

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/320021193>

Impact des pressions anthropiques sur les communautés de frugivores et la dispersion des graines en forêt guyanaise

Thesis · December 2012

CITATIONS

3

READS

285

1 author:



Olivier Boissier

12 PUBLICATIONS 67 CITATIONS

SEE PROFILE

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ECOLE DOCTORALE « SCIENCES DE LA NATURE ET DE L'HOMME » (ED 227)

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : **Ecologie**

Présentée et soutenue publiquement par

Olivier Boissier

Le 7 décembre 2012

Impact des pressions anthropiques sur les communautés de frugivores et la dispersion des graines en forêt guyanaise

Sous la direction de Pierre-Michel Forget et François Feer

JURY

Pr Eckhard Heymann, Université de Göttingen	Rapporteur
Pr Doyle McKey, Université de Montpellier	Rapporteur
Dr Patrick Jansen, Université de Wageningen et Smithsonian Institution	Examinateur
Pr Christophe Thébaud, Université Paul Sabatier	Examinateur
Pr Denis Couvet, Muséum National d'Histoire Naturelle	Président
Dr Pierre-Michel Forget, Muséum National d'Histoire Naturelle	Directeur de thèse
Dr François Feer, Muséum National d'Histoire Naturelle	Codirecteur de thèse

*Let's hope that a hundred years from now
we still can look at places like this*

John Terborgh

*"Hope" is the thing with feathers
That perches in the soul,
And sings the tune without the words,
And never stops - at all,*

*And sweetest - in the gale - is heard;
And sore must be the storm
That could abash the little bird
That kept so many warm.*

*I've heard it in the chillest land,
And on the strangest sea;
Yet, never, in extremity,
It asked a crumb - of me.*

Emily Dickinson

Résumé

Des surfaces toujours plus grandes de forêts tropicales humides apparemment épargnées par la déforestation sont en réalité affectées par des formes plus subtiles et moins visibles de perturbations anthropiques : la chasse, l'exploitation forestière, la collecte de produits forestiers non ligneux, la construction de routes et l'orpaillage ont tous un impact sur les populations et modifient des processus écosystémiques clés tels que les interactions mutualistes. La dispersion des graines par les frugivores peut être affectée à la fois par la chasse, qui a un impact sur les disperseurs, et par l'exploitation forestière, qui modifie les ressources en fruits. Dans les deux cas cela a des conséquences majeures sur le recrutement des arbres et la régénération de la forêt. Cependant, jusqu'à maintenant les impacts sur la dispersion des graines des modifications dans la structure des communautés de frugivores ont surtout été étudiées à l'échelle de l'espèce d'arbre. Cette thèse s'est intéressée au problème à l'échelle de la communauté. Les impacts de la chasse et de l'exploitation forestière sur les arbres et leurs disperseurs et prédateurs de graines ont été caractérisés à deux niveaux : un impact direct sur les communautés de frugivores et de granivores, et un impact indirect sur l'enlèvement des graines des communautés d'arbres endozoochoires. La Guyane a été choisie comme terrain d'étude, et deux sites aux situations contrastées ont été comparés. Le site perturbé de la Montagne de Kaw est facilement accessible depuis Cayenne et est chassé et localement exploité. A l'opposé, la station de recherche des Nouragues, site témoin, est reculée, protégée par une réserve naturelle et par conséquent quasiment intacte. Sur chaque site, des transects ont été utilisés pour recenser les communautés et estimer l'enlèvement des graines : trois transects aux Nouragues et quatre sur la Montagne de Kaw, dont deux en forêt chassée et deux en forêt chassée et exploitée. La longueur des transects est comprise entre 1600 et 2100 m. Le travail de terrain a été effectué en 2010 et 2011 pendant la saison des pluies (de fin janvier à début mai). Les communautés de mammifères et d'oiseaux diurnes frugivores et granivores ont été échantillonnées par *distance sampling* le long des transects, qui ont été parcourus dix fois chacun. Au niveau de l'espèce, des réductions d'abondance marquées ont été observées sur la Montagne de Kaw pour plusieurs espèces sensibles à la

chasse, y compris d'importants disperseurs de graines tels que les grands primates (*Ateles paniscus* and *Alouatta macconnelli*). Cependant, les effets respectifs de la chasse et de l'exploitation forestière sont difficilement discernables à l'échelle de la communauté, probablement en raison d'effets écologiques confondants. Les taux de consommation des fruits et d'enlèvement des graines ont été évalués à partir de comptages des fruits et des graines effectués au sein de quadrats d'un mètre carré placés au pied des arbres en fruits. Quatre familles d'arbres zoochores ont ainsi été étudiées : les Sapotaceae, les Myristicaceae, les Burseraceae et les Fabaceae. Les taux d'enlèvement des graines sont nettement inférieurs sur la Montagne de Kaw, au niveau à la fois de la famille et de la communauté, ce qui suggère que la communauté de frugivores modifiée est incapable d'assurer les mêmes niveaux d'enlèvement des graines que la communauté intacte. Des diminutions moins importantes de l'enlèvement des graines ont été observées pour les Burseraceae et les Myristicaceae, ce qui suggère qu'une certaine forme de compensation peut avoir lieu pour ces familles qui sont dispersées à la fois par les oiseaux et les mammifères. Enfin, je me suis concentré sur le genre *Virola* (Myristicaceae) en analysant les données d'une étude conduite en 2009 et 2010 avec un protocole similaire aux Nouragues, sur la Montagne de Kaw et au Mont Grand Matoury, un site chassé et fragmenté avec une communauté de frugivores très appauvrie. Des résultats cohérents avec ceux obtenus à l'échelle de la communauté ont été trouvés. Les taux d'enlèvement des graines sont considérablement plus bas au Mont Grand Matoury, qui est le site le plus perturbé, et les taux de manipulation par les mammifères décroissent significativement avec le degré d'anthropisation du site. Cette étude souligne l'importance de prendre en compte les interactions plantes – animaux au niveau de la communauté pour assurer la conservation et la gestion durables des forêts tropicales humides.

Mots clés : forêt tropicale humide ; dispersion des graines ; frugivorie ; chasse ; exploitation forestière ; communautés animales ; Guyane.

Abstract

Increasingly large tracts of tropical rain forests apparently spared from deforestation actually suffer from subtler, less conspicuous forms of anthropogenic disturbance: hunting, selective logging, firewood collection, road building and gold mining all impact populations and alter key ecosystem processes such as mutualistic interactions. Seed dispersal by frugivores can be affected both by hunting, which impacts the dispersers, and logging, which modifies the fruit resource, with major consequences for tree recruitment and forest regeneration. However, so far the impacts of altered frugivore communities on seed dispersal have mainly been studied at the plant species level. This Ph.D. aimed at getting a community-wide perspective on the matter. The impacts of hunting and logging on trees and their animal seed dispersers and predators were characterized at two levels: a direct impact on frugivore and granivore communities, and an indirect impact on seed removal of communities of endozoochorous trees. French Guiana was chosen as a field of study, with two contrasted sites to be compared. The human-impacted site, Montagne de Kaw, is easily accessible from nearby urban areas and sees hunting and, in some areas, logging, while the control site, the remote Nouragues Research Station, is located within a national reserve and is virtually untouched. In both sites, line transects were used to census communities and assess seed removal: three transects at Nouragues and four at Montagne de Kaw, including two in hunted forest and two in hunted and logged forest. Transect length ranged from 1600 m to 2100 m. Field work was conducted in 2010 and 2011 during the rainy season (late January to early May). Communities of diurnal frugivorous and granivorous mammals and birds were censused by distance sampling along the transects, which were walked ten times each. At the species level, this study showed pronounced reductions in abundance of several hunted and sensitive species at Montagne de Kaw, including some key seed dispersers such as large-bodied primates (*Ateles paniscus* and *Alouatta macconnelli*). However, the respective effects of hunting and logging were hard to discern at the community level, probably because of confounding ecological effects. Rates of fruit consumption and seed removal were evaluated from fruit and seed counts conducted in quadrats of 1 m² placed under fruiting trees, with a

focus on four families of animal-dispersed trees (Sapotaceae, Myristicaceae, Burseraceae and Fabaceae). Seed removal rates were markedly lower at Montagne de Kaw, both at the family and community level, which suggests that the altered frugivore community is unable to provide the same levels of seed removal as the intact one. Weaker declines in seed removal for Burseraceae and Myristicaceae suggest that some compensation may occur for these bird- and mammal-dispersed families. Finally, I focused on *Virola* spp. (Myristicaceae) and analyzed data from a study conducted in 2009 and 2010 with a similar protocol at Nouragues, Montagne de Kaw and Mont Grand Matoury, a hunted and fragmented site with a highly depleted frugivore community. Consistent results were found, with considerably lower seed removal rates at the most impacted site, Mont Grand Matoury, and rates of fruit handling by mammals decreasing significantly with the degree of site anthropization. This study thus highlights the importance of taking into account plant-animal interactions at the community level for the conservation and sustainable management of tropical rain forests.

Key words: tropical rain forest; seed dispersal; frugivory; hunting; logging; animal communities; French Guiana.

Table des matières

Résumé	3
Abstract	5
Table des matières	7
Table des figures	11
Table des tableaux	13
Remerciements	14
Introduction	19
▪ Les pressions anthropiques en forêt tropicale humide et leurs impacts sur les communautés animales	21
La chasse	23
<i>Amérique</i>	24
<i>Afrique</i>	26
<i>Asie et Nouvelle-Guinée</i>	28
L'exploitation forestière	30
▪ Impacts des pressions anthropiques sur la boucle de dispersion des graines	33
Importance écologique des frugivores	34

Impacts de la défaunation sur la boucle de dispersion des graines	37
▪ Objectifs de la thèse	44
Matériels et méthodes	46
▪ Site d'étude	46
Présentation générale de la Guyane	46
<i>Géologie : le bouclier guyanais</i>	46
<i>Géographie de la Guyane</i>	47
<i>Climat</i>	48
<i>Population</i>	49
<i>Aires protégées</i>	50
<i>La chasse en Guyane</i>	50
<i>L'exploitation forestière en Guyane</i>	52
La station des Nouragues : site témoin	52
La Montagne de Kaw : site chassé et partiellement exploité	55
▪ Protocole de terrain	62
Périodes et saison de terrain	62
Transects	62
Mesures de fermeture de la canopée	65
Pression de chasse	65
Estimations d'abondance des animaux frugivores et granivores	66
<i>Espèces d'étude</i>	66
<i>Protocole</i>	70
<i>Principe du distance sampling</i>	71
Echantillonnage de la diversité des fruits	72
Proportions de fruits mangés et de graines enlevées	73

Chapitre 1 – A comparison of two communities of tropical forest frugivores
and granivores under different hunting and logging conditions **75**

▪ Introduction	75
▪ Materials and Methods	77
▪ Results	81
▪ Discussion	83

Chapitre 2 – Human-induced modifications of the frugivore community
translate into reduced seed removal at the community level in a Neotropical
rainforest **104**

▪ Abstract	104
▪ Introduction	105
▪ Materials and Methods	107
▪ Results	113
▪ Discussion	114

Chapitre 3 – Rapid assessment of seed removal and frugivore activity as a
tool for monitoring the health status of tropical forests **128**

▪ Abstract	128
▪ Introduction	129
▪ Materials and Methods	131
▪ Results	134
▪ Discussion	135

Discussion générale **142**

▪ Choix des sites d'étude	143
---------------------------	-----

▪ Utilisation du distance sampling en forêt tropicale humide	145
▪ Conséquences de la défaunation sur les arbres : des impacts à toutes les échelles	148

Annexes **153**

Bibliographie **172**

Table des figures

Introduction

Figure 1 – Modèle de Janzen-Connell.

Figure 2 – La boucle de dispersion des graines, représentant le cycle reproducteur des Angiospermes.

Matériels et méthodes

Figure 1 – Limites géographiques du bouclier guyanais.

Figure 2 – Carte physique de la Guyane avec localisation des sites d'étude.

Figure 3 – Carte de la station des Nouragues avec plan des quadrats et localisation des transects.

Figure 4 – Situation de la Montagne de Kaw et localisation des aires protégées.

Figure 5 – Carte de la Montagne de Kaw avec localisation des transects.

Figure 6 – Carte de l'exploitation forestière de la Montagne de Kaw.

Figure 7 – Quelques-unes des espèces de frugivores mentionnées dans le texte.

Figure 8 – Exemple de profil de distance réalisé sous DISTANCE 6.0.

Figure 9 – Quelques représentants des quatre familles retenues pour l'analyse des proportions de fruits mangés et de graines enlevées.

Chapitre 1

Figure 1 – Sample-based rarefaction curves. (A) By site. (B) By treatment. (C) By transect.

Figure 2 – Observed and estimated species richness of the seven transects.

Chapitre 2

Figure 1 – (A) Fruit consumption rate of Sapotaceae at Nouragues and Montagne de Kaw.
(B) Seed removal rate of all families pooled together, and family-level rates of Burseraceae,
Myristicaceae and Sapotaceae.

Chapitre 3

Figure 1 – (A) Seed removal rate, by site, of *Virola michelii* and *V. kwatae*. (B) Proportion
of fruits handled by mammals for both species pooled together, by site.

Table des tableaux

Chapitre 1

Table 1 – Body mass, trophic guild and index of hunting pressure of all species recorded during the study.

Table 2 – Transect length, species richness (S), total number of individuals observed (N), Shannon's (H') and Simpson's ($1/D$) indices of diversity and Shannon's index of evenness (J') at each site, treatment and transect.

Table 3 – Morisita-Horn similarity of community composition between transects.

Table 4 – Abundances of each species expressed as mean encounter rate and absolute density estimate calculated with Distance.

Chapitre 2

Table 1 – Animal densities and 95 % confidence intervals estimated with DISTANCE 6.0.

Table 2 – Mean removal rate, mean sample size and number of trees sampled for each family and species at Nouragues and Montagne de Kaw (raw data).

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux directeurs de thèse, Pierre-Michel Forget et François Feer : Pierre-Michel, en m'acceptant en thèse, de m'avoir ainsi permis de passer huit mois dans l'environnement dans lequel je me sens le plus chez moi, ainsi que pour ses conseils et sa disponibilité lors de la rédaction ; François pour sa porte toujours ouverte, sa présence sur le terrain, son expérience des forêts américaines et africaines et son expertise de la conduite 4x4.

Je suis reconnaissant à Doyle McKey, Eckhard Heymann, Patrick Jansen, Denis Couvet et Christophe Thébaud d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse et d'évaluer ainsi mon travail.

Deux personnes ont occupé une place centrale dans cette thèse. Pierre-Yves Henry a été présent tout au long du projet, a joué un rôle moteur lors des comités de thèse et m'a apporté un soutien rigoureux et indispensable pour l'analyse statistique des données. Merci Pierre-Yves pour tes conseils et ta disponibilité, ainsi que d'avoir apporté une présence ornitho dans ce labo ignorant des beautés de la plume. A mon retour de Guyane en 2010 et 2011, j'ai passé plusieurs semaines à la carpothèque du laboratoire en compagnie d'Adeline Caubère, qui m'a aidé à identifier les centaines d'échantillons de fruits rapportés à chaque fois. Merci Adeline de m'avoir appris, à travers ton œil et ta loupe, à trouver la beauté dans les dessins du moindre bout de fruit brunâtre apparemment insignifiant. Ta façon de toujours voir le côté ensoleillé des choses a fait compter ces journées passées penchés ensemble sur mes échantillons parmi les moments les plus agréables de ma thèse.

Le cœur de ma thèse a naturellement été les huit mois passés sur le terrain en Guyane. J'ai ainsi pu compter sur de nombreux soutiens et compagnies de l'autre côté de la flaque. Marie Charlery et Mélanie Congretel m'ont aidé pour une bonne partie de l'échantillonnage de la diversité des fruits le long des transects. Je n'aurais jamais réussi à en faire autant tout seul, et leur compagnie a été la bienvenue pour ces basses tâches de fouillage de litière. Irene

Mendoza m'a également aidé et soutenu dans les premiers jours hésitants de définition du protocole d'échantillonnage des fruits.

A la station des Nouragues, j'ai vraiment passé d'excellents moments en compagnie de Patrick Châtelet, le responsable du camp, dont le sens de l'humour et les boulettes de viande amélioraient le quotidien. Je ne pourrai que regretter qu'il ait trop souvent été retenu à Cayenne en 2011. Wemo Betian, l'autre permanent du camp, m'a aidé à « rafraîchir » les transects, abandonnés depuis plusieurs années. C'était toujours un plaisir de le retrouver le soir autour de la table pour bénéficier de son expérience saramaca de la forêt et des animaux. Philippe Gaucher et Gilles Peroz ont assuré la logistique et se sont montré très serviables lors de mes transferts entre les Nouragues et la côte. J'ai notamment été touché par les visites de Philippe lors de mon alitement sur la Montagne de Kaw en 2010. Enfin, les Nouragues sont indissociables des amitiés que j'y ai nouées et qui ont fait de chaque retour au camp un moment de bonheur : Sean McCann, Tanguy Deville, Olivier Chaline, Guillaume Léotard, Jérémy Anso, Alexandra Pardow et bien d'autres... J'aurai aussi une pensée pour Bertrand, le pilote avec lequel j'ai fait mon baptême d'hélicoptère en 2009 – RIP.

Sur la Montagne de Kaw, Ben et Jef, les deux gardes de la réserve Trésor (Benoît Villette et Jean-François Szpigel de leur état civil), m'ont ouvert les portes de la réserve et m'en ont fait découvrir les recoins cachés, me permettant ainsi d'utiliser leur transect situé au fin fond de la réserve – c'était toujours un tel plaisir de dévaler la pente y menant entre 6h15 et 7h en se trempant les vêtements sur la végétation encore ruisselante de la pluie de la nuit, ou de la remonter le soir après 12 heures passées en forêt ! Nous avons du reste passé de très bons moments ensemble. Bernard Perrin, le responsable de la Montagne de Kaw pour l'ONF, m'a fort utilement conseillé sur le choix des parcelles de l'exploitation forestière et a pris sur son temps pour m'en faire découvrir. Il a été ma référence pour la Montagne de Kaw. Christian Zwahlen, le directeur de la scierie de Roura qui exploite les parcelles, s'est toujours montré d'une incroyable hospitalité lorsque je passais à la scierie pour l'informer de mes travaux, n'hésitant pas avec sa femme à ouvrir une bouteille de mousseux ! Je regrette juste de ne pas avoir eu le temps de passer le voir plus souvent. Enfin, mon hôte sur la Montagne Frédéric Lecorre s'est toujours montré d'un très bon accueil, et je ne suis pas près d'oublier mes longs séjours à Floramazon. Ruth qui venait me voir tous les soirs a constitué pendant des mois une présence amicale et familière, notamment lorsque j'étais malade.

Cécile Richard-Hansen, de l'ONCFS, a toujours été de très bon conseil pour mes transects, que ce soit à Kourou, en se croisant entre deux pirogues à Pararé, au téléphone ou

encore au Brésil. Merci pour ton aide et ton esprit critique ! Je suis également reconnaissant à Christopher Baraloto pour ses conseils.

De retour à Paris, j'ai toujours eu le plaisir de retrouver dans notre bureau mon ami Simon Ducatez, qui m'a accompagné tout au long de cette thèse, me remettant en selle sur les stats en début de troisième année et n'hésitant pas à répondre à l'appel du vent de Nord-Ouest quelques jours avant son rendu de thèse pour aller tâter du Puffin au Cap Gris-Nez ! Mais il aura fallu bien plus d'une personne pour m'aider sur les stats. Outre Pierre-Yves et Simon, Irene et François Mallard se sont montré secourables. Sans oublier bien sûr mon pote Souleymane Ndoye, qui a constitué sur la fin de la thèse une hotline R, se plongeant pour moi outre mesure dans les arcanes obscurs de la dix-huitième lettre. Jean-Yves Barnagaud s'est montré incroyablement serviable et disponible pour répondre par mail à mes questions sur Distance. J'aurais eu du mal à tout maîtriser tout seul sur la base des simples polys. Manu Vincent m'a relancé sur Illustrator pour mon poster de Glasgow, et Théo Flavenot a été extra dans les derniers jours de ma rédaction pour m'aider à pondre de supers cartes des sites et des transects grâce à sa maîtrise d'ArcGIS.

Outre Pierre-Yves, Jacques Gignoux et Frédéric Jiguet m'ont prodigué d'utiles conseils lors des deux comités de thèse, notamment pour recadrer certains aspects du protocole de terrain après la première mission. J'aurais juste souhaité bénéficier d'un comité dès les premiers mois de ma thèse afin de mettre ces remarques en application dès ma première année en Guyane !

Odile Poncy m'a été d'un apport déterminant dans les premiers et les derniers mois de ma thèse : sur le terrain, en me laissant l'accompagner à la recherche d'*Inga* lors de ma première semaine aux Nouragues et en acceptant ainsi de répondre à toutes mes questions sur la forêt qui m'était déjà chère ; et de retour à Paris en m'aidant à déterminer les fruits des susdits *Inga* qui avaient résisté à Adeline. Du côté ornitho, Olivier Claessens a répondu aux nombreuses questions qui me titillaient après la première mission en Guyane sur l'identification auditive et le statut de diverses espèces.

Au labo, outre Simon et Irene, j'ai passé beaucoup de bons moments avec Nivia Luzuriaga, ma pétillante co-bureau, Aisha Nyiramana et Claire Pichon. Nous formions le cercle des quatre doctorants en écologie tropicale, et soutenions tous à l'automne 2012 – parfait pour s'encourager mutuellement ! Je tiens également à remercier Marielle Peroz, Khaldia Akkari, Pascal Delpy et Céryl Técher pour leur bonne humeur, et tout le personnel de l'UMR 7179, et notamment Martine Perret, la directrice de l'UMR. J'ai beaucoup apprécié à

chaque fois que je venais dans son bureau le temps qu'elle prenait pour discuter et me conseiller, au-delà des papiers administratifs. J'ai enfin bénéficié de la gentillesse de Marc Théry et d'Anthony Herrel, qui m'ont respectivement prêté un microphone et un densiomètre pour mon travail de terrain.

La recherche n'est rien sans l'enseignement ; aussi je tiens à remercier très chaleureusement Marc Fournier, Mathilde Grassi, Jean-Philippe Parvy et tous les étudiants de la prépa CAPES SVT de Paris 6 pour l'expérience exceptionnelle de l'enseignement qu'ils m'ont donnée. L'encadrement du stage dans les Alpes pour la botanique et l'écologie alpines, et de la sortie à la Ménagerie du Jardin des Plantes pour la diversité des Vertébrés ont chaque fois constitué une source immense de plaisir et d'apprentissage partagé, ainsi qu'un bol d'air vis-à-vis de la thèse. Le monitorat a vraiment constitué pour moi une moitié de la thèse indissociable de la recherche, et je m'y suis consacré avec le plus grand bonheur.

Je voudrais enfin remercier quelques proches qui ont permis à cette thèse d'être ce qu'elle est, et ont fait que je puisse la commencer et surtout la finir.

Quentin Gautier, en mettant expressément un an à rédiger sa thèse pour m'attendre et soutenir non pas un an, mais deux jours avant moi, a ainsi fait preuve d'un sens de l'amitié et de la sympathie admirable, qui ne peut que faire rougir La Boétie.

Yassine Bouchoucha et Fanny Garel m'ont soutenu et conseillé tout au long de cette thèse au cours de déjeuners réguliers sur la Montagne. Leur présence à mes côtés m'a bénéficié bien plus qu'ils ne pourraient le croire.

L'Ecole Normale Supérieure, en multipliant les opportunités de découverte et de connaissance du monde, en ses murs et sur les cinq continents, est responsable en grande partie de ce que je suis aujourd'hui. Outre le fait d'avoir permis cette thèse en la finançant, elle m'a accueilli pour la rédaction dans les murs familiers et rassurants de sa bibliothèque, faisant ainsi perdurer un lien qui m'est cher.

J'ai de nombreuses raisons de remercier ma mère, qu'elle connaît, ainsi que ma sœur Florence.

Enfin, la place est à celle sans qui cette thèse n'existerait même pas : la forêt. Je résumerai le lien qui nous unit par la rencontre toujours fortuite, dans l'explosion de vie si calme et silencieuse qui la caractérise, de quelques-unes de ses personnifications : le Grand Tamanoir assoupi contre un tronc couché que je découvre à 1,5 m de moi en le franchissant, et qui se laisse observer pendant une heure ; la Harpie féroce découverte à la fin d'un transect,

bien à l'abri sous les frondaisons en lisière d'un chablis baigné de soleil ; le Tamandua, d'abord repéré dans mes écouteurs par le bruit des feuilles mortes qu'il déplace alors que j'enregistre le chant d'un Trogon, puis qui vient à ma rencontre sur le layon ; le Grand Tinamou qui surgit d'entre les contreforts d'un arbre et reste immobile pendant un quart d'heure à 15 m de moi ; les Coatis, grimpant chacun comme des flèches à un tronc d'arbre comme pour masquer leur identité, alors que je remonte exténué d'un transect ; le Paca, qui me donnait rendez-vous chaque nuit auprès des fruits de jacquier dont il est tant friand ; et la Tayra, qu'elle surgisse devant mes roues sur la route de Kaw, trahisse sa présence frugivore en canopée par les fruits qu'elle laisse tomber, ou s'alarme de ma présence seulement au bout d'un quart d'heure d'échantillonnage de fruits... Mais je n'oublierai pas mes petits préférés : l'Agami trompette, l'Alapi à cravate noire, le Jacamar à bec jaune, et tous les singes, dont l'observation est en forêt un plaisir quotidien.

Marie, en m'accompagnant tous les jours en forêt pour m'aider à collecter les fruits lors de ses deux visites, en relisant mon manuscrit et en m'apportant son soutien et ses encouragements sans faille tout au long de la thèse et surtout lors des derniers mois difficiles, vient clore ces remerciements de la façon la plus heureuse qui soit.

Introduction

Les forêts tropicales humides couvrent une surface totale de six millions de kilomètres carrés, soit à peine 4 % de la surface des terres émergées (Butler 2012). Pourtant, on estime qu'elles abritent 50 % des espèces vivantes. Cette richesse spécifique à l'échelle de la biosphère se retrouve au niveau des communautés. Ainsi, le nombre d'espèces d'arbres peut atteindre 300 par hectare dans l'Ouest de l'Amazonie (Gentry 1988), lorsque cinq ou six espèces dominent classiquement les forêts tempérées. De la même façon, 245 espèces d'oiseaux ont été trouvées nicheuses sur un secteur de 97 ha de forêt péruvienne (Terborgh et al. 1990), un chiffre à rapporter aux 277 espèces d'oiseaux nicheuses en France métropolitaine (UICN France et al. 2011).

Mais l'importance des forêts tropicales humides au niveau mondial ne se résume à leur immense richesse biologique. Sur le plan humain, elles ont un grand intérêt économique, et nombreuses sont les ressources extraites des forêts tropicales. Le bois est la première d'entre elles : le montant annuel du commerce international de bois tropical s'élève à 11,2 milliards de dollars (ITTO 2007), essentiellement en provenance d'Asie du Sud-Est. Les produits forestiers non ligneux (PFNL/NTFP) ont aussi une grande importance économique. Outre le bois de chauffe et le gibier, des produits comme le miel, les graines de *Bertholletia excelsa* (noix du Brésil ; Lecythidaceae), le latex de *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) ou l'huile de *Carapa* spp. (Meliaceae) font l'objet d'un commerce substantiel. Un autre service écosystémique majeur fourni par les forêts tropicales est la régulation du climat par la séquestration de carbone. Il est estimé que les forêts tropicales stockent 340 milliards de tonnes de carbone, soit l'équivalent de 40 années d'émissions humaines par combustion d'énergies fossiles (Canadell et al. 2007). La déforestation et la dégradation des forêts tropicales sont par ailleurs responsables de 20 % des émissions de carbone vers l'atmosphère (Myers 2007). Mais au-delà de cette importance internationale des forêts tropicales, celles-ci ont une importance locale pour les populations humaines qui y vivent et en vivent directement. Ainsi, en Amazonie brésilienne, huit millions de personnes vivent en milieu rural et dépendent donc plus ou moins directement de la forêt (Peres 2000a).

Mais la richesse biologique des forêts tropicales, et par conséquent les bénéfices économiques et sociaux qui en découlent, sont menacés. Le nombre d'espèces menacées qui leur sont inféodées est à la mesure de cette richesse. Ainsi, sur 902 espèces d'oiseaux forestiers menacées dans le monde, 93 % sont inféodées aux forêts tropicales, et 82 % aux forêts tropicales humides (del Hoyo et al. 2002). Tous phylums confondus, sur 16 091 espèces terrestres classées éteintes dans la nature, en danger critique, en danger ou vulnérables, 6 626 sont inféodées totalement ou partiellement aux forêts tropicales et subtropicales (IUCN 2012). L'importance de ces forêts pour la protection de la biodiversité au niveau mondial est également reflétée par les points chauds de biodiversité (Myers 1988; Myers et al. 2000) : sur 34 points chauds, 17 comprennent des forêts tropicales humides (Mittermeier et al. 2005).

La première cause de cette situation alarmante, et aussi la plus médiatisée, est la destruction de l'habitat par la déforestation. Entre 1990 et 1997, 5,8 millions d'hectares de forêt tropicale humide étaient déforestés par an (Achard et al. 2002). Cette tendance ne s'est guère infléchie dans les années 2000. Ainsi, 27,2 millions d'hectares ont été détruits de 2000 à 2005, soit 2,4 % de la surface totale des forêts tropicales humides (Hansen et al. 2008). Les moteurs de cette déforestation n'ont pas toujours été les mêmes et se sont modifiés au cours des années 1980. De 1960 à 1985, celle-ci était essentiellement le fait de petits paysans poussés par la pauvreté et soutenus par les états, qui défrichaient à petite échelle. Puis à partir du milieu des années 1980, de grandes entreprises agro-industrielles et grands propriétaires terriens ont pris le relais, poussées par une demande internationale croissante dans une économie de plus en plus mondialisée, notamment au Brésil et en Indonésie (Rudel et al. 2009). Mais l'étendue, le rythme et les moteurs de la déforestation varient selon les régions. L'Amazonie se caractérise par la déforestation la plus importante en termes de superficie absolue : le Brésil représente 48 % de la surface totale déforestée au plan mondial de 2000 à 2005 (Hansen et al. 2008). Au total, 18 % de la surface originelle de l'Amazonie ont été perdus. Les principaux moteurs de cette déforestation sont le bétail et le soja (Corlett and Primack 2011). Le bétail est responsable de 70 % des surfaces déforestées (Fearnside 2005) ; 65 000 km² ont été ainsi été détruits depuis 2005 pour faire place à des pâtures. Cependant, l'Amazonie brésilienne a récemment connu un fort ralentissement du rythme de la déforestation, qui est passée de 25 000 km² par an en 2004 à 5 000 km² par an en 2011, soit une chute de 80 % (www.mongabay.com). L'Asie du Sud-Est se caractérise par la déforestation la plus importante en termes de superficie relative ; 82 % de la couverture

forestière originelle ont été perdus. C'est en Indonésie que se concentre la plus grande part de cette déforestation. Les îles de Sumatra et Bornéo (Kalimantan) ont ainsi perdu 40 % de leurs forêts de plaine entre 1990 et 2005 (Hansen et al. 2009b). Les principaux moteurs de la déforestation sont l'exploitation forestière et la culture de palmier à huile (Corlett and Primack 2011). Enfin, l'Afrique ne représente que 5,4 % de la surface totale déforestée (Hansen et al. 2008). Les forêts du Bassin du Congo n'ont perdu que 5 % de leur surface originelle. Ceci reflète l'absence de déforestation d'échelle agro-industrielle ; celle-ci reste le fait de paysans qui opèrent à petite échelle, selon des processus traditionnels de déboisement.

Les pressions anthropiques en forêt tropicale humide et leurs impacts sur les communautés animales

Au vu de ces chiffres, on serait tenté de se focaliser sur la déforestation comme unique menace pesant sur les forêts tropicales, et de considérer qu'une forêt en place est une forêt sauve. Mais en 1992, Kent Redford mettait en garde contre ce raccourci en annonçant dans son article fondateur *The empty forest* : « We must not let a forest full of trees fool us into believing that all is well. Many of these forests are "living dead" (Janzen 1988), and, although satellites passing overhead may reassuringly register them as forest, they are empty of much of the faunal richness valued by humans. An empty forest is a doomed forest » (Redford 1992).

De nombreuses perturbations anthropiques dites « modérées » peuvent ainsi venir menacer la biodiversité d'une forêt tropicale et les processus écosystémiques qui y ont cours. Ces perturbations peuvent être plus ou moins cryptiques selon qu'elles affectent ou non la structure de la forêt (Peres et al. 2006). Les principales sont la chasse, l'exploitation forestière, la construction de routes, les feux, la collecte de produits forestiers non ligneux, l'exploitation minière et notamment l'orpaillage, mais également l'exploration pétrolière (Rabanal et al. 2010). Quelques-unes seront brièvement abordées ici avant que ne soient développées plus amplement la chasse et l'exploitation forestière, qui font l'objet de cette thèse.

Les impacts des routes en forêt tropicale sont multiples (Laurance et al. 2009). Celles-ci sont une source de perturbations physiques (sur les sols, l'hydrologie, l'érosion) et chimiques (pollution). Les ouvertures dans la canopée associées aux routes sont à la source de multiples effets de bord dont certains peuvent se faire sentir sur une très grande profondeur. Ainsi la mortalité des arbres se trouve-t-elle augmentée jusqu'à 300 m à l'intérieur de la forêt et le vent jusqu'à 400 m (Laurance et al. 2002). Les routes provoquent en outre une mortalité accrue de nombreuses espèces animales par collision avec les véhicules, et forment des barrières que les espèces inféodées à l'intérieur de la forêt tels que les oiseaux insectivores terrestres, solitaires ou liés aux rondes de sous-bois franchissent avec réticence (Laurance et al. 2004). Enfin, les routes favorisent l'afflux de populations humaines (colons, chasseurs, orpailleurs...) dans des régions jusque-là inaccessibles. En Afrique, la dégradation des habitats naturels est directement liée à la densité des routes (Wilkie et al. 2000). De la même façon, en Amazonie brésilienne, 95 % de toute la déforestation et des feux ont lieu à moins de 50 km des routes (Laurance et al. 2001).

La collecte de produits forestiers non ligneux est une forme de perturbation cryptique qui ne peut être décelée par télédétection (Peres et al. 2006). Celle-ci est couramment mise en avant comme un moyen de protéger les forêts tropicales de la déforestation en proposant aux populations locales une alternative économiquement viable (Silvertown 2004). Cependant, cette activité n'est pas nécessairement durable pour les espèces exploitées et pour les populations qui en tirent un revenu. Ainsi, si la collecte de noix du Brésil, la graine de l'arbre *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), fait l'objet d'un commerce d'une valeur de 33 millions de dollars pour le seul Brésil, cette exploitation n'est néanmoins pas durable. Les populations sujettes à une exploitation continue sont dépourvues de jeunes arbres, et le recrutement juvénile y est insuffisant pour maintenir ces populations sur le long terme (Peres et al. 2003). En outre, cette exploitation n'apporte pas un revenu suffisant aux personnes qui en vivent et complètent donc leurs revenus par des activités destructrices vis-à-vis de la forêt, telles que la chasse ou l'exploitation forestière (Escobar and Aldana 2003). La collecte de produits forestiers non ligneux est d'une manière générale très souvent accompagnée de chasse (Peres 1990; Plowden 2004), qui représente la première source de protéines des personnes vivant et travaillant en forêt.

L'orpaillage, c'est-à-dire l'exploitation de l'or alluvionnaire, s'est énormément développé en forêt tropicale depuis le début des années 2000, notamment sur le bouclier des Guyanes (Hammond et al. 2007) et au Pérou (Swenson et al. 2011). Alimentée par la flambée

de cours de l'or (de 272 \$ l'once en 2001 à 1224 \$ en 2010 ; World Gold Council 2012), cette exploitation se fait très majoritairement à petite échelle et de façon illégale. Outre les nombreuses conséquences sociales et sanitaires (intoxication au mercure, paludisme), les impacts écologiques sur la forêt sont nombreux : déforestation localisée autour des sites d'exploitation, pollution au mercure et modifications hydrologiques des cours d'eau forestiers (envasement), déclin des communautés aquatiques, chasse pour alimenter les camps (Hammond et al. 2007).

Comme on peut le constater sur la base de ces trois exemples, les perturbations anthropiques interagissent entre elles, et plusieurs opèrent souvent au même endroit de façon synergique, parfois à différentes échelles (Laurance and Peres 2006). Les routes, en tant que vecteurs de populations humaines, peuvent potentiellement véhiculer tous les autres types de perturbations. La chasse, qui est le premier moyen de subsistance des populations vivant et travaillant en forêt, accompagne presque toujours les autres activités humaines (Redford 1992).

Nous allons maintenant nous concentrer sur cette perturbation omniprésente qu'est la chasse, et sur une autre perturbation anthropique majeure et répandue, l'exploitation forestière. Nous étudierons l'étendue et les modalités de ces deux pressions, puis leurs impacts sur les communautés animales, notamment de mammifères et d'oiseaux.

La chasse

Les populations rurales en forêt tropicale humide dépendent fortement du gibier comme source de protéines (Milner-Gulland and Bennett 2003). Mais dans de nombreuses régions des tropiques, cette source de nourriture et de revenus vient à manquer. La surchasse conduit à l'extinction locale de nombreuses espèces. La productivité des forêts tropicales humides en termes de biomasse chassée est bien moindre que celle d'autres écosystèmes tropicaux comme les savanes, parfois de plus d'un ordre de grandeur (Robinson and Bennett 2004). Pourtant, environ 28 millions de Céphalophes bais *Cephalophus castaneus* et plus de 7 millions de Colobes bais *Procolobus* spp. sont chassés chaque année dans les forêts d'Afrique centrale (Fa and Peres 2001; Wilkie and Carpenter 1999). Les taux de prélèvement dans ces forêts sont l'équivalent de six fois le taux de prélèvement durable (Bennett 2002). Le prélèvement total de gibier atteint 23 500 tonnes par an simplement à Sarawak (Bennett

2002), entre 67 000 et 164 000 tonnes en Amazonie brésilienne (Fa et al. 2002; Peres 2000a; Robinson and Redford 1991), et entre 1 et 4,9 millions de tonnes en Afrique centrale (Fa and Peres 2001; Fa et al. 2002; Wilkie and Carpenter 1999). Cette « crise de la viande de brousse » menace à la fois la survie des espèces chassées et les moyens de subsistance de millions de personnes.

Les causes de cette crise sont multiples (Milner-Gulland and Bennett 2003) :

- la croissance démographique des populations humaines, associée à la diminution des surfaces forestières ;
- un accès accru des chasseurs aux forêts par le biais de la densification des réseaux routiers et de la fragmentation des forêts ;
- la diffusion d'outils de chasse modernes et efficaces, notamment les armes à feu et les collets ;
- la disparition des modes de régulation traditionnels de la chasse ;
- la forte augmentation de la part de la chasse commerciale dans les activités de chasse, en lien avec la connexion de populations autrefois isolées avec les marchés régionaux ;
- l'exacerbation de tous ces facteurs par le développement des industries extractives telles que l'exploitation forestière.

Globalement, la chasse et le commerce qui en est issu sont très difficiles à quantifier en raison de leur caractère en majorité informel et souvent illégal. En plus d'un commerce légal au volume déjà très important (Nijman 2010), on estime que le montant annuel du commerce illégal d'animaux sauvages atteint au niveau mondial huit milliards de dollars, ce qui le place en troisième position derrière le trafic illégal d'armes et de drogues (WCS 2002).

Néanmoins, il est possible de dessiner quelques tendances par continent de l'étendue de la chasse et de ses impacts sur les communautés animales.

Amérique

Sur l'ensemble de l'Amazonie brésilienne, on estime que 23,5 millions d'animaux sont tués chaque année à la chasse, soit 89 224 tonnes de viande d'une valeur marchande totale de 190,7 millions de dollars (Peres 2000a). Le ratio en biomasse du prélèvement sur la

production est de 0,081 à l'échelle du Bassin Amazonien. Au début des années 2000, aucune espèce n'était chassée de manière non durable (Fa et al. 2002).

La chasse est tant le fait des colons que des Amérindiens en Amérique tropicale ; ces derniers chassent néanmoins une diversité d'espèces beaucoup plus grande (Redford and Robinson 1987). D'une manière générale, les espèces les plus prisées sont : les tatous (*Dasypus* spp.), les pécaris (*Tayassu pecari* et *Pecari tajacu*), les Cervidés (*Mazama* spp.), les tapirs (*Tapirus* spp.), le Paca (*Cuniculus paca*), les agoutis (*Dasyprocta* spp.), les Atélidés (singes laineux *Lagothrix* spp., atèles *Ateles* spp. et hurleurs *Alouatta* spp.) et Cébidés (capucins *Cebus* spp.), les coatis (*Nasua* spp.), les tinamous (*Tinamus* et *Crypturellus* spp.), les Cracidés (*Crax*, *Mitu*, *Pauxi* et *Penelope* spp.), les agamis (*Psophia* spp.) et les toucans (*Ramphastos* spp.) (Peres 2000a; Redford and Robinson 1987).

Les impacts de la chasse sur les communautés se font avant tout sentir sur la biomasse. La biomasse des vertébrés peut ainsi passer de 1200 kg.km⁻² sur des sites non chassés à moins de 200 kg.km⁻² sur des sites chassés de manière intensive. Ce sont les espèces d'un poids supérieur à 5 kg qui sont les plus affectées. Leur densité se trouve fortement diminuée sur les sites chassés depuis longtemps, ce qui reflète la préférence des chasseurs pour les proies de plus grande taille. Ces espèces représentent une part très importante de la biomasse des forêts intactes (entre 65 et 78 %), ce qui explique la forte diminution de celle-ci sur les sites chassés (Peres 2000a). Les espèces les plus sensibles sont notamment les singes laineux *Lagothrix* spp., les atèles *Ateles* spp., le Pécaris à lèvres blanches *Tayassu pecari*, le Tapir du Brésil *Tapirus terrestris* et les hoccois *Crax* et *Mitu* spp. (Peres and Palacios 2007). Mais la sensibilité de ces espèces n'est pas seulement due à une préférence des chasseurs. Elle s'explique aussi par leurs traits d'histoire de vie, caractéristiques des espèces de grande taille. Ainsi, chez les Mammifères, les espèces les plus sensibles sont celles au taux intrinsèque d'accroissement naturel faible, à la longévité importante et au temps de génération long (Bodmer et al. 1997). La préférence des chasseurs pour les espèces de grande taille et la plus grande sensibilité de celles-ci se retrouvent au niveau des tableaux de chasse de villages d'âges différents. Les communautés récemment établies chassent un petit nombre d'espèces de grande taille. Mais au fur et à mesure que ces espèces se raréfient, les chasseurs doivent se reporter sur un plus grand nombre d'espèces, qui sont aussi de plus petite taille (Jerozolimski and Peres 2003).

Mais la chasse sélective des plus grosses espèces a aussi des conséquences sur les espèces non chassées. A l'échelle des communautés de primates, la disparition des grandes espèces d'Atélidés est associée à une augmentation de la densité des espèces de taille intermédiaire non chassées (*Pithecia* spp. et *Cacajao* spp.) (Peres and Dolman 2000). Ce phénomène de compensation de densité est potentiellement associé à un relâchement de la compétition, les espèces de taille intermédiaire profitant alors de manière accrue des ressources en fruits et en graines traditionnellement consommées par les plus grandes espèces. Néanmoins, cette compensation ne s'observe pas pour les primates de petite taille comme les tamarins (Callitrichidés).

Mais la sensibilité des espèces à la chasse n'est pas seulement une question de taille. Au niveau des guildes trophiques, les espèces frugivores sont celles dont l'abondance décline le plus sur les sites intensément chassés, en comparaison avec les granivores et les herbivores, et ce indépendamment des effets de la taille corporelle (Peres and Palacios 2007). Or les frugivores jouent un rôle majeur à l'échelle de l'écosystème dans la dispersion des graines. Comme nous le verrons plus tard, la chasse peut donc avoir des conséquences au-delà des espèces chassées, sur les processus écosystémiques.

Afrique

La biomasse totale chassée dans le Bassin du Congo est au moins 30 fois supérieure à celle estimée pour le Bassin Amazonien. Ainsi, ce sont jusqu'à 4,9 millions de tonnes qui sont prélevées chaque année (Fa et al. 2002). Un chasseur africain tue en moyenne 200 animaux par an, soit une biomasse de 1000 kg (Fa et al. 2005) Le ratio en biomasse du prélèvement sur la production, à 2,4, est lui aussi 30 fois plus élevé que sur le continent américain. Parmi les espèces chassées, 60 % le sont de manière non durable (Fa et al. 2002).

Plusieurs facteurs démographiques et sociaux peuvent expliquer ces différences. La population rurale du Bassin du Congo est de 24 millions de personnes (Wilkie and Carpenter 1999), contre 8 millions sur le Bassin Amazonien (Peres 2000a), tandis que la surface forestière du Bassin du Congo est deux fois moindre. Ensuite, la viande d'origine sauvage représente la première source de protéines pour les habitants du Bassin du Congo (Wilkie and Carpenter 1999) ; la proportion de repas qui comprennent de la viande de gibier atteint près de 90 % dans les villages forestiers du Gabon (Milner-Gulland and Bennett 2003). Enfin, il

existe en Afrique une forte demande urbaine de viande de gibier, qui alimente un commerce important et s'ajoute aux besoins des populations rurales (Wilkie and Carpenter 1999).

A l'échelle du continent, les espèces les plus chassées sont avant tout les ongulés, qui représentent 73,2 % de la biomasse (46,6 % des prises). Il s'agit notamment des céphalophes (*Philantomba* spp. et *Cephalophus* spp.). Les rongeurs (*Atherurus africanus*, *Cricetomys* spp., *Thryonomys swinderianus...*) représentent 12,2 % de la biomasse (37 % des prises) et les primates (notamment *Procolobus* spp. et *Cercopithecus* spp.) 12 %. La plupart des espèces sont chassées au collet, en lien avec la préférence pour les espèces terrestres. En Afrique aussi, ce sont les espèces les plus grosses qui sont préférentiellement chassées ; les espèces au poids compris entre 15 et 100 kg représentent ainsi plus de la moitié de la biomasse prélevée (Fa et al. 2005). Comme en Amérique, ce sont ces espèces, aux taux de reproduction faibles, qui sont les plus sensibles à la chasse, tandis que les plus petites espèces à stratégie r peuvent apparemment tolérer des pressions de chasse relativement intenses (Wilkie and Carpenter 1999). Sur le plan des guildes trophiques, les frugivores représentent 82 % des animaux tués à la chasse (Fa et al. 2005).

Cette pression de chasse a déjà eu des effets désastreux sur la survie de certaines espèces. Elle a mené au bord de l'extinction le Colobe bai de Miss Waldron *Procolobus badius waldronei* des forêts de Côte d'Ivoire et du Ghana (McGraw 2005; McGraw and Oates 2002; Oates et al. 2000). La chasse commerciale est également responsable du déclin catastrophique des populations de grands singes (*Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes*), dont les effectifs ont décliné de plus de moitié entre 1983 et 2000 dans l'Ouest du Bassin du Congo (Walsh et al. 2003). Cependant, les espèces apparemment les plus sensibles et menacées ne sont pas nécessairement les seules à être menacées par la chasse. Ainsi, le Céphalophe bai *Cephalophus dorsalis*, le Céphalophe bleu *Philantomba monticola*, et le Hocheur *Cercopithecus nictitans* sont trois des espèces les plus chassées sur le continent (Fa et al. 2005). Elles sont abondantes, peuvent tolérer des pressions de chasse relativement intenses, et sont par conséquent toutes les trois considérées comme de préoccupation mineure (LC) par l'IUCN (IUCN 2012; Linder and Oates 2011). Pourtant, la modélisation de l'impact de la chasse sur la dynamique de leurs populations montre qu'après une phase de prélèvements croissants, leurs effectifs vont probablement connaître dans le futur un effondrement brusque et inattendu, sans passage par une phase de prélèvements décroissants (Barnes 2002). Même les espèces les plus abondantes et apparemment les plus tolérantes sont donc menacées par la surexploitation.

Les impacts de la chasse à l'échelle des communautés sont mal connus en Afrique (Fa and Brown 2009) ; la plupart des études se sont concentrées sur les primates. L'impact de la chasse sur ce groupe est très prononcé. En effet, les différences de densité entre sites protégés et sites chassés peuvent atteindre un facteur 100, toutes espèces confondues (N'Goran et al. 2012). Toutes les études mettent en évidence des différences de sensibilité à la chasse entre espèces, les Colobes bais *Procolobus* spp. étant généralement plus sensibles que certaines espèces de Cercopithèques *Cercopithecus* spp., plus tolérantes (Linder and Oates 2011; N'Goran et al. 2012; Refisch and Koné 2005). L'abondance du Hocheur *C. nictitans*, une espèce écologiquement flexible, peut même augmenter au fil du temps sur des sites intensément chassés. Ceci suggère l'existence possible d'un phénomène de compensation de densité par relâchement compétitif, suite à la raréfaction d'autres espèces comme les Colobes bais (Linder and Oates 2011).

Asie et Nouvelle-Guinée

La situation en Asie tropicale est peut-être encore plus catastrophique qu'en Afrique. Certaines espèces comme l'Eléphant d'Asie *Elephas maximus* et les rhinocéros (*Rhinoceros sondaicus* et *Dicerorhinus sumatrensis*) sont chassées de façon non durable depuis deux à trois mille ans. Elles ont depuis connu une très forte contraction de leur aire de répartition (Corlett 2007). Mais les déclins de la plupart des espèces ont moins de 50 ans. Par exemple, sur les 40 dernières années, 12 espèces de mammifères ont disparu du Vietnam, en grande partie à cause de la chasse (Bennett and Rao 2002). Comme sur les autres continents, la chasse cible principalement trois groupes : les ongulés (Cervidés et Suidés), les primates et les autres mammifères arboricoles, tels que les pangolins (*Manis* spp.), et les rongeurs comme les porcs-épics (Hystricidés) (Corlett 2007). Cependant, la chasse en Asie a une spécificité majeure. Si en Amérique et en Afrique la chasse, qu'elle soit de subsistance ou commerciale, a pour presque unique objectif la collecte de viande, en Asie elle a aussi pour objet certaines parties du corps des espèces ciblées, notamment pour la médecine traditionnelle (os de tigre, cornes de rhinocéros, bêzoards de langur...). Ceci ajoute aux espèces traditionnellement chassées pour leur viande une très grande diversité d'autres espèces (Félidés et Ursidés par exemple), qui font l'objet d'un commerce très lucratif. Ce commerce n'est pas local, comme l'est le commerce de viande de brousse en Afrique, mais régional et international (Corlett 2007; Nijman 2010). Il est en grande partie illégal. La Chine est la principale source de cette

demande. En plus de la chasse pour la nourriture ou la médecine traditionnelle chinoise, il existe aussi en Asie un énorme commerce d'animaux vivants, notamment de bébés animaux et d'oiseaux de cage (Corlett 2007).

La chasse en Nouvelle-Guinée reste essentiellement une chasse de subsistance. Les taux de prélèvement sont de $23,5 \text{ kg}.\text{km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Cuthbert 2010), à comparer aux $39,5 \text{ kg}.\text{km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ du Bassin Amazonien et aux $2645 \text{ kg}.\text{km}^{-2}.\text{an}^{-1}$ du Bassin du Congo (Fa et al. 2002). Les coucous (Phalangeridés) et les bandicoots (Peroryctidés) sont les espèces les plus chassées. La chasse des échidnés (*Zaglossus* spp.), des kangourous arboricoles (*Dendrolagus* spp.) et des coucous n'est probablement pas durable (Cuthbert 2010).

Dans toutes les régions tropicales, la chasse est fortement liée à deux autres types de perturbations anthropiques : les routes et l'exploitation forestière.

Les routes permettent aux chasseurs d'accéder aux forêts et connectent celles-ci aux marchés de consommation de viande de brousse, notamment en abaissant les coûts de transport de la viande jusqu'aux marchés (Wilkie et al. 2000). En Amazonie, l'abondance des espèces de grande taille les plus prisées tend à augmenter au fur et à mesure que l'on s'éloigne des voies d'accès (routes et voies fluviales navigables) (Peres and Lake 2003). De même au Gabon, l'abondance des céphalophes et des Eléphants de forêt *Loxodonta cyclotis* augmente avec la distance aux routes (Laurance et al. 2006).

L'exploitation forestière elle aussi favorise la chasse, de plusieurs manières. Le réseau de routes forestières et de pistes de débardage créé lors de l'exploitation d'une concession forestière donne aux chasseurs accès à des forêts autrefois reculées et aux populations de gibier intactes. Ces pistes sont reliées au réseau routier national, ce qui connecte les forêts aux centres de consommation urbains (Robinson et al. 1999). La main d'œuvre nécessaire au travail sur les concessions provoque l'immigration de populations dans des zones autrefois peu densément peuplées. De petites villes se créent autour des scieries, qui sont approvisionnées en viande depuis la forêt. Ainsi, au Congo, le développement des opérations d'exploitation a entraîné une augmentation de 69 % en 6 ans de la population des villes sur les concessions, et de 64 % de l'approvisionnement en viande de brousse (Poulsen et al. 2009). Il est fréquent que les véhicules des compagnies forestières elles-mêmes soient utilisés pour le transport quotidien des animaux tués à la chasse (Wilkie et al. 1992). L'immigration modifie

également les pratiques de chasse locales. Le nombre d'espèces chassées augmente, et l'usage de certains outils de chasse efficaces comme les collets se répand (Poulsen et al. 2009). Les populations locales, qui chassaient initialement pour leur subsistance, sont poussées vers une pratique commerciale de la chasse. Ainsi, jusqu'à 75 % de la viande chassée par les communautés locales peuvent être destinés à la vente (Robinson et al. 1999).

Mais indépendamment de son rôle de catalyseur des activités de chasse, l'exploitation forestière a des conséquences écologiques sur la structure de la forêt et les communautés animales qui lui sont propres.

L'exploitation forestière

L'exploitation forestière sélective (c'est-à-dire par prélevement de seulement certains arbres sélectionnés) affecte des surfaces considérables de forêts tropicales humides. On estime qu'au moins 20 % du biome était exploité entre 2000 et 2005 (Asner et al. 2009). Chaque année, de 50 000 à 59 000 km² de forêts sont nouvellement exploités (Robinson et al. 1999). Au milieu des années 1990, on estimait que 58 % des forêts tropicales humides asiatiques, 19 % des forêts africaines et 28 % des forêts néotropicales avaient déjà été exploités par des compagnies forestières (Grieser Johns 1997). Alors que la chasse reste le fait d'individus, l'exploitation forestière relève souvent de grandes compagnies multinationales à dimension industrielle, qui sont au cœur d'un commerce international florissant. Le volume annuel du commerce international de bois tropical s'élève à 11,2 milliards de dollars (ITTO 2007). Certaines espèces produisant un bois de luxe sont d'une valeur considérable, comme les *Dalbergia* spp. (Fabaceae) de Madagascar, ou l'acajou *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) d'Amérique tropicale, dont la valeur à l'export peut atteindre 1800 dollars par mètre cube (Grogan et al. 2010).

L'essentiel de la production de bois tropical provient d'Asie du Sud-Est. Les deux premiers exportateurs mondiaux sont l'Indonésie et la Malaisie (Corlett and Primack 2011). L'Indonésie produit à elle seule 34 millions de mètres cubes de bois par an (ITTO 2008). Les forêts d'Asie du Sud-Est sont en effet très riches en Dipterocarpaceae, lesquelles sont sujettes à une forte demande internationale (Corlett and Primack 2011). Ceci aboutit à une exploitation beaucoup plus intense que dans les autres cas d'exploitation forestière sélective, qui peut atteindre 150 m³.ha⁻¹ (Putz et al. 2001). Cependant, ces forêts tendent à s'épuiser, et

les grandes compagnies forestières internationales (notamment malaisiennes) se tournent maintenant vers l’Amérique tropicale, l’Afrique et la Nouvelle-Guinée (Corlett and Primack 2011). Le Brésil produit 25 millions de mètres cubes de bois par an (ITTO 2008). En Amazonie brésilienne, entre 12 000 et 20 000 km² de forêts étaient exploités chaque année entre 1999 et 2002, soit l’équivalent de jusqu’à 123 % des surfaces déforestées. Cette exploitation est à l’origine de l’émission de 100 millions de tonnes de carbone par an (Asner et al. 2005). Quant aux forêts d’Afrique tropicale, elles ont longtemps été épargnées par l’exploitation forestière, avec des surfaces exploitées réduites et des taux de prélèvement faibles. Cependant, l’exploitation forestière est en pleine expansion en Afrique centrale. On estime qu’une surface de 90 000 km² est affectée par l’exploitation forestière, soit 5 % de la surface totale des forêts (Laporte et al. 2007). Le plus grand pays de la région, la République Démocratique du Congo, produit 300 000 mètres cubes de bois par an (ITTO 2008).

L’intensité de l’exploitation peut énormément varier selon les situations, de moins d’un mètre cube par hectare en Bolivie à 150 mètres cubes par hectare en Malaisie et aux Philippines (Putz et al. 2001). Cependant, si l’exploitation forestière est sélective sur le plan des arbres coupés et prélevés, elle a un impact sur la structure de toute la forêt. Entre 3 et 10 % des arbres sont généralement prélevés, mais l’ouverture des pistes de débardage, la chute des arbres voisins lors de l’abattage des arbres et l’activité des machines aboutissent bien souvent à la destruction de 40 à 80 % des arbres. La surface terrière et la couverture et la hauteur de la canopée se trouvent réduites, tandis que la taille moyenne des chablis et la distance entre les arbres augmentent. Ces modifications structurales ont des impacts sur le microclimat de la forêt ; la température, la lumière et le vent augmentent en sous-bois, et l’humidité atmosphérique diminue (Şekercioğlu 2002). Ceci augmente la susceptibilité de la forêt aux feux. Il existe néanmoins un système de pratiques connu sous le nom d’exploitation à impact réduit (Reduced Impact Logging, RIL), qui a pour but de réduire les dommages structuraux à la forêt. Le RIL implique un inventaire complet des arbres avant l’exploitation pour planifier efficacement les pistes de débardage, la coupe des lianes pour éviter les dommages aux arbres voisins et l’abattage directionnel des arbres. Le RIL permet de réduire la mortalité des arbres de 27 % et les ouvertures dans la canopée de 43 % (Johns et al. 1996; Pinard and Putz 1996).

Les conséquences sur les communautés animales des modifications de la structure de la forêt, des variables environnementales et de l’abondance des ressources induites par l’exploitation forestière sont complexes. Ces modifications pourront bénéficier à certaines

espèces et être néfastes à d'autres, suivant les exigences écologiques de chacune. Typiquement, les espèces spécialistes de l'intérieur de la forêt disparaissent, tandis que celles favorisant ou tolérant les lisières et les chablis prolifèrent (Peres et al. 2010). Globalement, les effets de l'exploitation sélective sur les communautés animales sont moindres que ceux d'autres perturbations comme les feux ou la fragmentation (Barlow et al. 2006). Par exemple, dans des forêts à Dipterocarpaceae de Bornéo ayant perdu 53 % de leur biomasse au-dessus du sol, la richesse spécifique faunistique n'est pas inférieure de plus de 10 % à celle des forêts primaires. Au moins 90 % des espèces présentes en forêt primaire se retrouvent en forêt exploitée (Berry et al. 2010). Cependant, ces chiffres à l'échelle de la communauté cachent le devenir de certaines catégories d'espèces plus sensibles ou spécialisées. Ainsi, en Malaisie péninsulaire, seulement 75 % des espèces d'oiseaux de forêt primaire se retrouvent dans des forêts exploitées il y a pourtant plus de 30 ans, et la proportion d'espèces dominantes y est plus élevée (Peh et al. 2005). De la même façon, à Kibale en Ouganda, des forêts exploitées intensivement à la fin des années 1960 ne contiennent plus que 69 % des espèces d'oiseaux de forêt primaire (Şekercioğlu 2002). Les communautés peuvent ainsi mettre énormément de temps à récupérer. À Kibale toujours, les populations de deux espèces de *Cercopithecus* continuent à décliner sur les secteurs intensivement exploités, et ce des décennies après la fin de l'exploitation. Une troisième espèce de primate ne montre pas de signe de récupération depuis la fin des activités, et une quatrième voit ses effectifs augmenter lentement. Seule la cinquième espèce, *Colobus guereza*, très folivore, est plus abondante dans les zones exploitées qu'en forêt primaire (Chapman et al. 2000). Les espèces folivores sont généralement favorisées dans les forêts exploitées, car la plus grande intensité lumineuse qui parvient à travers les trouées de la canopée favorise la production de jeunes feuilles (Ganzhorn 1995).

Les déterminants de la sensibilité des espèces à l'exploitation forestière sont à la fois phylogénétiques et écologiques. Ainsi, chez les mammifères de Bornéo, l'âge phylogénétique est le premier déterminant de la sensibilité des espèces à l'exploitation, plus que des facteurs comme la taille corporelle, les traits d'histoire de vie démographiques, la guilde trophique ou l'habitat. Les espèces les plus sensibles sont les plus anciennes phylogénétiquement, qui sont plus spécialisées et apparemment moins adaptables (Meijaard et al. 2008). Mais bien souvent, la sensibilité des espèces est aussi associée à leurs caractéristiques écologiques, notamment leur guilde trophique (Barlow et al. 2007b; Barlow et al. 2006; Peters et al. 2006). Chez les Oiseaux, une analyse globale a ainsi montré que l'abondance des frugivores et des

insectivores diminuait suite aux perturbations telles que l'exploitation forestière sélective, tandis que celle des granivores augmentait (Gray et al. 2007).

Les frugivores apparaissent donc comme un groupe particulièrement vulnérable à la chasse et à l'exploitation forestière : ils sont plus ciblés par les chasseurs (Fa et al. 2005), sont plus sensibles à la pression de chasse (Peres and Palacios 2007), et répondent négativement à l'exploitation forestière sélective (Gray et al. 2007). Or, les frugivores jouent un rôle particulièrement important au niveau écosystémique en assurant la dispersion des graines, ce qui participe à la régénération de la forêt. Leur élimination ou leur raréfaction du fait des activités anthropiques peuvent donc avoir des conséquences à l'échelle de tout l'écosystème en modifiant les interactions plantes – animaux. Au-delà de l'impact direct de la chasse et de l'exploitation forestière sur les populations et la structure des communautés animales, nous allons donc maintenant nous intéresser à leur impact indirect sur un processus écosystémique aussi important que la dispersion des graines.

Impacts des pressions anthropiques sur la boucle de dispersion des graines

La raréfaction ou la disparition d'un groupe fonctionnel ont potentiellement des conséquences importantes sur les fonctions écologiques que celui-ci assure à l'échelle de l'écosystème (Şekercioğlu 2006; Şekercioğlu et al. 2004). Par exemple, l'absence de prédateurs de vertébrés en forêt tropicale entraîne la prolifération de leurs proies herbivores et par conséquent une forte limitation du recrutement des arbres par cascade trophique de type *top-down* (Terborgh et al. 2001). Sur le plan des interactions plantes-animaux, l'extinction d'un tiers de l'avifaune endémique des îles Hawaï, en grande partie nectarivore et donc pollinisatrice des plantes locales, alliée à l'extinction fonctionnelle de plusieurs autres espèces, a provoqué l'extinction de 31 espèces de Campanulaceae par limitation de la pollinisation (Cox and Elmquist 2000). Les frugivores assurent eux aussi, par le biais de la

dispersion des graines, de nombreuses fonctions bénéfiques pour les plantes avec lesquelles ils interagissent, et dont le maintien pourrait être menacé en leur absence.

Importance écologique des frugivores

Les animaux frugivores occupent une place centrale dans la dispersion des graines en forêt tropicale. Ainsi, dans certaines forêts, jusqu'à 90 % des espèces d'arbres peuvent être dispersées par les animaux (Howe and Smallwood 1982). Plus de la moitié des espèces d'arbres et d'arbustes du Costa Rica est dispersée par les seuls oiseaux (Stiles 1985). La place qu'occupent les frugivores dans les écosystèmes forestiers tropicaux est aussi reflétée par leur biomasse. Ils représentent en effet la majeure partie de la biomasse des vertébrés dans certaines forêts tropicales (Gautier-Hion et al. 1985; Peres 1999b), et jusqu'à 85 % de la biomasse totale des mammifères et des oiseaux dans une forêt du Mexique (Estrada et al. 1993).

Vis-à-vis des plantes dont ils dispersent les graines, les animaux frugivores offrent de nombreux bénéfices.

- Lorsqu'ils consomment les fruits d'un arbre, les frugivores vont par la suite en transporter les graines dans leur tractus digestif et les déféquer ailleurs (endozoochorie). Ils peuvent également transporter les fruits ou les graines sans les avaler, ou volontairement pour les consommer ailleurs, ou involontairement par le biais de leur pelage ou de leur plumage (exozoochorie). Dans tous les cas, les graines sont transportées ailleurs, plus loin que sous la couronne de l'arbre où les fruits tomberaient par gravité. Les graines non dispersées qui se retrouvent sous l'arbre et les plantules qui en émergent sont soumises à une mortalité densité-dépendante provoquée par les prédateurs de graines (Janzen 1970), les herbivores (Connell 1971), les pathogènes (Packer and Clay 2000) et les compétiteurs (Howe and Smallwood 1982; Nathan and Muller-Landau 2000). La dispersion des graines par les frugivores leur permet donc d'échapper à cette mortalité. C'est le cœur de la **théorie de Janzen-Connell** (Connell 1971; Janzen 1970), qui repose sur l'hypothèse que les prédateurs et pathogènes spécialistes d'une certaine espèce agissent de façon plus intense à proximité des arbres adultes reproducteurs de cette espèce qu'ailleurs en forêt. Ceci est formalisé par deux courbes (Figure 1). L'une représente la densité attendue des graines. Celle-ci est maximale au niveau de l'arbre reproducteur, ce qui correspond aux graines tombées non dispersées. Puis plus l'on

s'éloigne de l'arbre, plus la probabilité que les graines soient dispersées à cette distance diminue. L'autre courbe, dite courbe d'échappement, représente la probabilité de recrutement, c'est-à-dire la proportion de graines germant et passant aux stades ultérieurs de développement. Cette courbe est fonction de l'impact densité-dépendant des prédateurs et pathogènes, lequel décroît avec la distance.

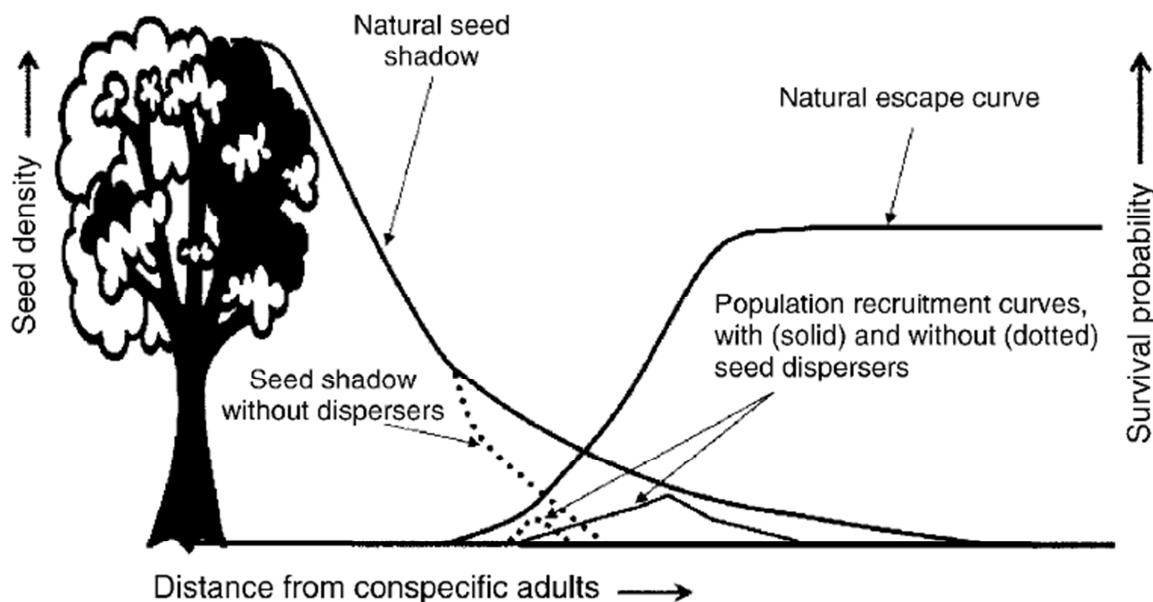


Figure 1 : Modèle de Janzen-Connell (Connell 1971; Janzen 1970). L'axe des x représente la distance à l'arbre reproducteur et l'axe des y la densité attendue des graines au sol et la probabilité de recrutement (courbe d'échappement). L'absence de disperseurs entraîne une modification de la courbe de densité attendue des graines, et donc de la courbe de recrutement de la population. D'après Terborgh et al. (2008).

La courbe d'échappement croît donc au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'arbre. Le produit de ces deux courbes génère une courbe de recrutement de la population, qui représente la distribution attendue des plantules. Leur densité est maximale à des distances intermédiaires de l'arbre, où un nombre encore important de graines parviennent, mais où la mortalité densité-dépendante est réduite. Les frugivores, ou tout autre mode de dispersion, tel que le vent, permettent à une plus grande proportion de graines d'atteindre le sol à des

distances importantes de l'arbre, où elles échapperont à la mortalité densité-dépendante et auront de plus grandes chances de germer et de survivre ultérieurement.

- Le transport des graines par les frugivores peut potentiellement se faire sur des très longues distances. La distance de dispersion dépend essentiellement de deux paramètres : la distance parcourue par le frugivore lui-même, fonction de son comportement et de son domaine vital, et du temps de rétention des graines dans le tractus digestif. Plus une graine y passe de temps, plus elle peut potentiellement être dispersée sur une longue distance. Par exemple, les toucans (Ramphastidés) dispersent généralement les graines entre 270 et 450 m de l'arbre, mais potentiellement jusqu'à 3600m (Holbrook 2011). De même, deux espèces de calaos (Bucérotidés) d'Afrique centrale dispersent 80 % des graines à plus de 500 m de l'arbre reproducteur. Cette distance peut aller jusqu'à 6900 m (Holbrook and Smith 2000), voire potentiellement plus (Holbrook et al. 2002). La dispersion des graines à longue distance permet d'augmenter le flux de gènes entre populations d'arbres. La faculté des oiseaux de traverser différents types d'habitats joue ainsi un rôle majeur dans le contexte de la fragmentation des forêts (Hamilton 1999).

- Par leur comportement et leur activité, les animaux frugivores influencent la répartition spatiale des arbres en forêt, qui découle directement de celle des graines dispersées. Par exemple, les primates visitent préférentiellement les espèces d'arbres dont ils consomment les fruits, et par conséquent dispersent la majorité des graines sous celles-ci, où l'on retrouve beaucoup plus de jeunes arbres de ces espèces qu'ailleurs en forêt (Terborgh and Nuñez-Iturri 2006). La dispersion des graines est ainsi spatialement hétérogène et souvent agrégée, à la fois à grande échelle, par exemple sous les dortoirs de primates ou au niveau des latrines de tapir, et à petite échelle, sous la forme d'amas correspondant aux fèces (Fragoso et al. 2003; Julliot 1997; Russo and Augspurger 2004). Mais cette dispersion orientée peut être directement favorable à la survie des graines et à l'établissement des plantules. Ainsi, les mâles d'Araponga tricaronculé *Procnias tricarunculatus* (Cotingidés) passent 80 % de la journée à chanter depuis des arbres morts situés en lisière de chablis. Par conséquent, plus de la moitié des graines dispersées par cette espèce le sont sous les perchoirs dans les chablis, où la mortalité des plantules est près de deux fois inférieure à celle dans le reste de la forêt (Wenny and Levey 1998). De la même façon, la Coracine casquée *Cephalopterus penduliger*, un autre Cotingidé, disperse les graines de façon orientée et prévisible au niveau de ses leks. Par rapport aux graines dispersées ailleurs en forêt, celles dispersées au niveau des leks

proviennent de sources beaucoup plus variées et éloignées, ce qui contribue à homogénéiser la structure génétique de l'espèce d'arbre dispersée (Karubian et al. 2010).

- Le passage par le tube digestif des frugivores peut avoir plusieurs effets bénéfiques sur la survie des graines. Le fait que les graines soient déposées au sol enveloppées dans les fèces les protège des attaques des prédateurs de graines comme les Bruchidés (Fragoso et al. 2003). Par ailleurs, le passage même par le tube digestif favorise souvent la germination des graines, voire la survie des plantules, par exemple par abrasion mécanique ou chimique du tégument des graines lors de la digestion (Murphy et al. 1993; Traveset 1998; Traveset and Verdú 2002).
- Enfin, la dispersion des graines par les frugivores permet aux plantes de s'établir dans de nouveaux habitats (Howe and Smallwood 1982), notamment de recoloniser des espaces perturbés ou déforestés, dans le cadre de paysages fragmentés. Les arbres isolés jouent alors le rôle de noyaux d'attraction pour les frugivores volants (oiseaux et chauves-souris), qui dispersent des espèces aussi bien pionnières que de forêt primaire et participent ainsi au maintien de la diversité spécifique et à la reconnexion des fragments forestiers (Galindo-González et al. 2000). Cette dimension est particulièrement importante dans le cadre de programmes de restauration d'habitats (Robinson and Handel 1993).

Un paramètre important qui conditionne les espèces que les frugivores consomment et dispersent est la taille des graines. En effet, les animaux sont limités dans la taille des graines qu'ils peuvent avaler par le diamètre de leur gosier. Par conséquent, les arbres qui produisent de grosses graines attirent un nombre plus restreint de frugivores de grande taille qui sont capables de les avaler. Ces espèces sont donc plus spécialisées, ce qui n'est pas nécessairement le cas de leurs disperseurs, qui peuvent aussi bien consommer des fruits à petites graines (Wheelwright 1985).

Impacts de la défaunation sur la boucle de dispersion des graines

Les activités anthropiques, et notamment la chasse, transforment de plus en plus de forêts en forêts vides (Redford 1992), ou plus exactement à moitié vides (Redford and Feinsinger 2001), où une partie des frugivores est éteinte ou fonctionnellement éteinte. Ces espèces ne peuvent donc plus assurer la dispersion des graines des espèces qu'elles consomment habituellement. Comme nous l'avons vu, la chasse ne vise pas toutes les espèces

de la même façon et se concentre principalement sur les animaux de grande taille. Les conséquences de cette défaune pour les plantes endozoochores vont donc être variables, notamment en fonction de la taille des graines.

Les impacts des pressions anthropiques sur la régénération des arbres peuvent être appréhendés à toutes les étapes du processus, que l'on peut appeler la « boucle de dispersion des graines » (Figure 2) (Wang and Smith 2002).

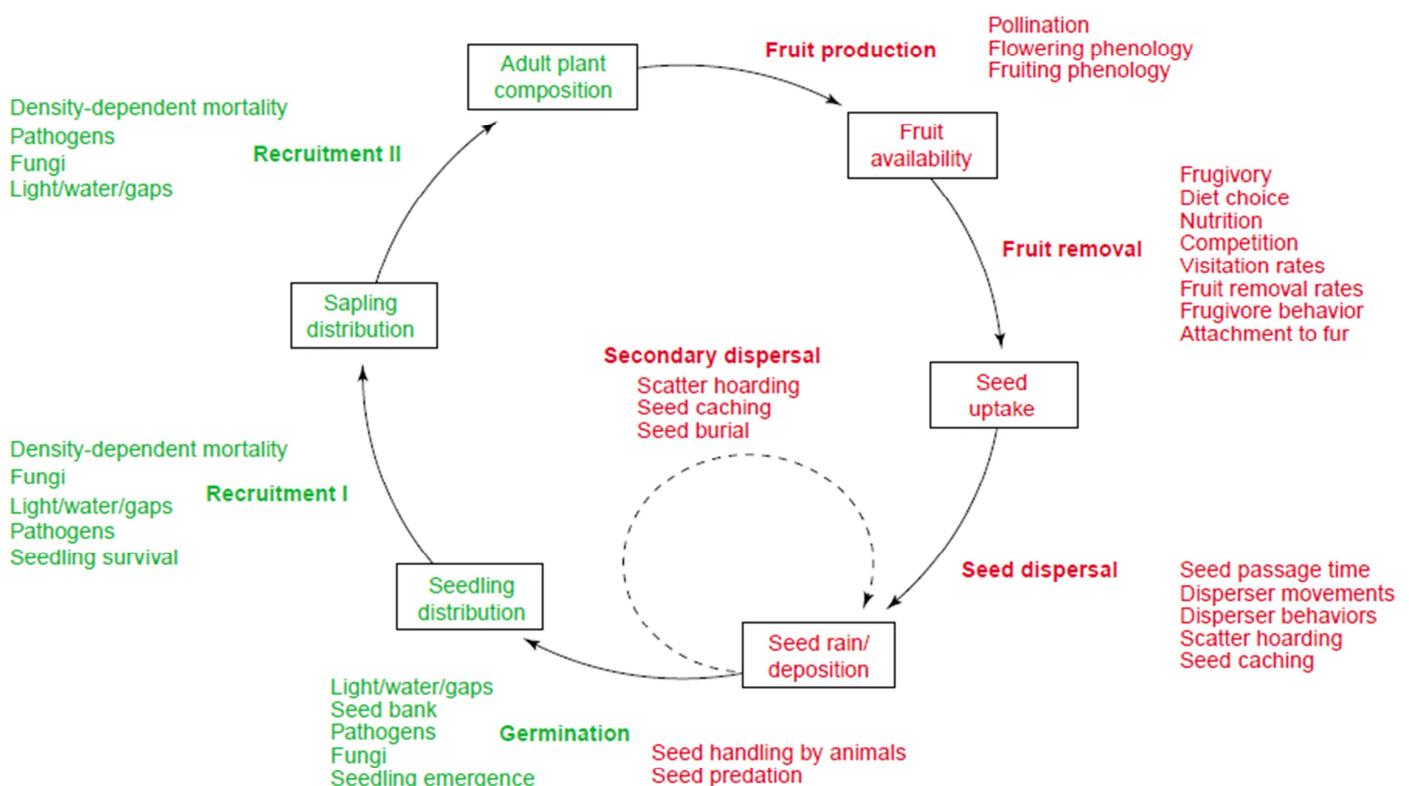


Figure 2 : La boucle de dispersion des graines, représentant le cycle reproducteur des Angiospermes. Les flèches représentent les processus (en gras) qui font passer d'une étape du cycle reproducteur à une autre, avec la liste des paramètres qui les conditionnent. Les encadrés représentent les grandeurs et distributions clés mesurables à chaque étape. D'après Wang et Smith (2002).

- Le **recrutement** est l'étape sur laquelle les impacts de la défaune sont probablement les plus visibles. En effet, la répartition, la densité et la diversité des plantules et

des jeunes arbres sont la résultante de tous les processus situés en amont du cycle reproducteur et sur lesquels la chasse a un impact. Globalement, le recrutement des jeunes arbres est réduit dans les forêts chassées, où leur densité est inférieure à celle trouvée dans les forêts intactes (Roldán and Simonetti 2001; Terborgh et al. 2008). Ceci peut s'expliquer dans le cadre du modèle de Janzen-Connell. La chasse aboutit à la raréfaction ou à la disparition des grands mammifères et oiseaux, ce qui limite la dispersion des espèces à grosses graines que ceux-ci consomment. Cela correspond à une courbe de densité attendue des graines tronquée : plus de graines tombent directement sous l'arbre et beaucoup moins sont dispersées à grande distance (Figure 1). La courbe d'échappement n'étant a priori pas ou peu modifiée, cela aboutit à une courbe de recrutement de la population d'amplitude réduite pour ces espèces, d'où une densité globale moindre de jeunes arbres.

Ceci est confirmé lorsque l'on se penche sur l'abondance relative des différentes espèces de plantules et de jeunes arbres en fonction de leur mode de dispersion. L'importance relative de chaque groupe d'espèces varie entre sites intacts et sites chassés. Ainsi, les espèces à grosses graines dispersées par les grands mammifères et oiseaux sont beaucoup moins bien représentées sur les sites chassés, ce qui témoigne d'une diminution de leur recrutement (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Nuñez-Iturri et al. 2008; Terborgh et al. 2008; Vanthomme et al. 2010). Par exemple, au Pérou, la diversité spécifique des jeunes arbres dispersés par les primates de taille moyenne à grande (genres *Ateles*, *Lagothrix*, *Alouatta* et *Cebus*) est réduite de 55 % dans les forêts chassées par rapport aux forêts intactes, et leur densité de 60 % (Nuñez-Iturri and Howe 2007). La chasse sélective des espèces animales les plus grosses a donc un impact sélectif sur les espèces d'arbres à grosses graines que celles-ci dispersent. Seule une étude a obtenu un résultat inverse. Wright et al. (2007) trouvent au contraire au Panama que le recrutement des espèces à grosses graines est favorisé dans les sites chassés. Ils font l'hypothèse que la chasse des grands prédateurs de graines a pour conséquence une prédation réduite des grosses graines, et donc une survie accrue. L'effet de la chasse sur la prédation des graines serait plus important que celui sur leur dispersion.

Inversement, les espèces ne reposant pas sur les espèces gibiers pour la dispersion des graines voient l'abondance relative de leurs plantules et jeunes arbres augmenter sur les sites chassés. Il s'agit des espèces dispersées par des animaux non chassés, tels que les mammifères de petite taille, les petits oiseaux et les chauves-souris, et des espèces dispersées de façon abiotique, notamment par le vent (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Terborgh et al. 2008; Wright et al. 2007). La densité des plantules et des jeunes arbres de ces dernières

espèces peuvent augmenter de 284 % dans des forêts chassées par rapport à des forêts intactes (Nuñez-Iturri et al. 2008). Ceci favorise par ailleurs le développement des lianes, dont la grande majorité est anénochore (Wright et al. 2007). Les données disponibles suggèrent que peu d'espèces sont démographiquement stables sur les sites chassés ; jusqu'à 72 % des espèces d'arbres sont potentiellement en diminution (Terborgh et al. 2008). Les changements dans la composition des communautés de jeunes arbres sont amenés à se traduire au niveau de la communauté des arbres adultes. La chasse a donc potentiellement des conséquences à l'échelle de toute la forêt, dont la richesse spécifique végétale risque de diminuer.

- Plus en amont de la boucle de dispersion, la **prédatation des graines** par les granivores est un phénomène qui vient moduler les potentialités et les conséquences de la dispersion. On peut distinguer deux types de prédatation des graines. La prédatation pré-dispersion se fait sur les graines en développement ou matures alors qu'elles sont encore sur l'arbre en fruits. Elle est essentiellement le fait d'oiseaux (notamment Psittacidés), de mammifères arboricoles et d'insectes. La prédatation post-dispersion se fait sur les graines au sol dispersées ou tombées sous l'arbre. Les principaux animaux concernés sont les rongeurs (mais aussi Suidés, Tayassuidés, Cervidés...), les insectes (notamment Coléoptères Bruchidés) et les oiseaux terrestres. Les impacts de la chasse sur la prédatation pré-dispersion ont été peu étudiés. Une étude sur une espèce à grosses graines a montré que la prédatation dans les arbres par les mammifères était inférieure sur les sites chassés par rapport aux sites intacts, tandis que la chasse n'avait pas d'effet sur la prédatation par les insectes (Beckman and Muller-Landau 2007).

Les effets de la chasse sur la prédatation post-dispersion sont complexes et dépendent à la fois de la taille des graines et de celle de leurs prédateurs. Ainsi, en Bolivie, la prédatation de grosses graines d'Arecaceae diminue dans les forêts intensément chassées, probablement en relation avec la raréfaction des pécari (Roldán and Simonetti 2001). De la même façon, au Panama, la proportion de graines d'Arecaceae détruites par les rongeurs (dont les agoutis, chassés) passe de 85 – 99 % dans les forêts protégées à 4 – 50 % dans les forêts chassées. La prédatation par les Bruchidés profite de la raréfaction des rongeurs dans ces dernières, où elle atteint 30 – 50 %, contre 0 – 10 % dans les forêts protégées (Wright et al. 2000). Dans les forêts où la défaunation est intense, les petits rongeurs dominent. Or, ceux-ci ont une préférence marquée pour les petites graines. Celles-ci sont donc intensément prédatées, avec pour conséquence de faibles taux de germination, tandis que les grosses graines sont épargnées (Dirzo et al. 2007).

- L'étude de la **dispersion des graines** proprement dite est délicate. En effet, à moins de suivre les frugivores jusqu'au lieu de déposition des graines pour s'assurer qu'elles ont effectivement été dispersées – ce qui peut être fait (Wenny and Levey 1998), bien souvent on ne peut rigoureusement parler que d'enlèvement ou de disparition des graines (*seed removal*). On peut quantifier celle-ci, par exemple en observant le nombre de graines consommées par des frugivores dans un arbre en fruits ou en comptant le nombre de fruits et de graines tombés au sol ou dans un collecteur disposé au pied d'un arbre (voir par exemple Holbrook and Loiselle 2009 ci-dessous). Le nombre de graines enlevées ou disparues comprend alors à la fois les graines dispersées et celles éventuellement prédatées.

La chasse a un impact direct sur les abondances des espèces visées. Par conséquent, moins d'animaux frugivores rendent visite aux arbres en fruits sur les sites chassés, ce qui se traduit par des taux d'enlèvement des graines inférieurs à ceux observés sur des sites protégés (Holbrook and Loiselle 2009). Les fruits et les graines non consommés restent alors sur l'arbre, puis finissent par tomber et s'accumuler au sol, où on les trouvera en plus grande abondance dans les forêts chassées (Wang et al. 2007). Chez *Choerospondias axillaris* (Anacardiaceae), la proportion de fruits non dispersés peut ainsi atteindre 94 % dans des forêts de Thaïlande où la défaunation est intense, alors qu'elle est normalement de 15 à 21 % (Brodie et al. 2009). Les apports récents de la génétique (Godoy and Jordano 2001; Ouborg et al. 1999) permettent maintenant de déterminer si les diaspores accumulées au pied d'un arbre en sont directement tombées ou ont été dispersées depuis d'autres arbres de la même espèce par des frugivores se nourrissant dans la couronne. Par des analyses génétiques d'exclusion de maternité, Wang et al. (2007) ont ainsi montré que parmi les diaspores accumulées au pied des arbres, la proportion de diaspores dispersées tombait de 42 % sur leur site protégé à seulement 2 % sur leur site chassé. Cette approche est très intéressante car elle permet de « convertir » les taux de disparition des graines observés sur la base de simples comptages en taux de dispersion effectifs.

Les taux de dispersion des graines d'une espèce sur un site peuvent aussi être approchés en s'éloignant des arbres en fruits pour maintenant partir à la recherche des graines dispersées en forêt, à distance des arbres reproducteurs, le long de transects par exemple. Les résultats sont les mêmes que ceux obtenus au pied des arbres en fruits : beaucoup moins de graines sont dispersées en forêt chassée qu'en forêt protégée (Brodie et al. 2009; Wright et al. 2000). Par exemple, les taux de dispersion de deux espèces d'Arecales du Panama passent

de 85 – 99 % sur des sites protégés où leurs disperseurs sont abondants à 3 – 40 % sur des sites chassés (Wright et al. 2000).

Les impacts de la chasse se font aussi sentir sur la dispersion secondaire, c'est-à-dire la dispersion effectuée par les animaux tels que les rongeurs qui prélèvent les fruits et les graines au sol et les emportent ailleurs, souvent pour les cacher ou les stocker. Certaines espèces à très grosses graines dont les disperseurs originels sont éteints sont maintenant uniquement dispersées de cette façon (Guimarães et al. 2008; Jansen et al. 2012). Or, des disperseurs secondaires de ces espèces tels que les agoutis *Dasyprocta* spp. et les acouchis *Myoprocta* spp. sont chassés. En conséquence, la proportion de graines dispersées par ces rongeurs est fortement réduite par la chasse, et beaucoup s'accumulent au pied des arbres, où elles subiront une mortalité densité-dépendante accrue (Forget and Jansen 2007). L'une des rares études consacrées à l'impact non pas de la chasse, mais de l'exploitation forestière sur le cycle de dispersion des graines s'est concentrée sur la dispersion secondaire par les agoutis. Les sites exploités se caractérisent par une proportion de graines emportées moindre et des distances de dispersion inférieures par rapport aux sites intacts, ce qui suggère que l'exploitation modifie le comportement de dispersion des rongeurs (Gutiérrez-Granados 2011).

Néanmoins, l'effet de la chasse dépend de la taille des graines et ne se fait pas nécessairement sentir au même stade de leur enlèvement. Ainsi, au Panama, l'enlèvement primaire (dans la canopée) d'une espèce à petites graines est fortement réduit sur des sites chassés, tandis que celui d'une espèce à grosses graines n'est pas affecté. Inversement, l'enlèvement secondaire (au sol) de l'espèce à grosses graines est diminué de plus de moitié sur les sites chassés, tandis que celui de l'espèce à petites graines reste inchangé. Cette dernière repose potentiellement plus sur la dispersion primaire, ce qui expliquerait sa plus grande sensibilité à la chasse au stade initial de dispersion (Beckman and Muller-Landau 2007).

Beaucoup de ces cas d'étude illustrent le fait que les impacts des perturbations anthropiques, et notamment de la chasse, sur le cycle de dispersion des graines sont complexes et peuvent varier pour une même espèce suivant le stade considéré (dispersion primaire ou secondaire, prédation pré- ou post-dispersion, recrutement). Il est donc difficile de prédire pour une espèce quelle sera la résultante de tous ces processus sur le recrutement final (Wright 2003; Wright et al. 2000). Notamment, les grosses graines ne sont pas nécessairement toujours les plus affectées à chaque stade du cycle, même si les observations au stade ultime

du recrutement suggèrent que leur dépendance vis-à-vis d'un nombre restreint de frugivores de grande taille ciblés par la chasse les rend particulièrement vulnérables (Terborgh et al. 2008).

Néanmoins, si les effets de la défaunation sur le recrutement sont généralement étudiés à l'échelle de la communauté (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Roldán and Simonetti 2001; Terborgh et al. 2008; Vanthomme et al. 2010), ce n'est pas le cas de la dispersion des graines. En effet, toutes les études existantes se concentrent sur une (Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Galetti et al. 2006; Holbrook and Loiselle 2009; Lermyte and Forget 2009; Wang et al. 2007) ou deux espèces d'arbres (Beckman and Muller-Landau 2007; Wright et al. 2000). Si ces choix sont naturellement guidés par des raisons pratiques, la complexité des effets de la chasse que nous venons d'évoquer rend difficile la généralisation de ces cas d'étude à l'échelle de la communauté.

Par ailleurs, plusieurs études font le choix de quantifier à la fois la défaunation elle-même (en estimant les abondances des frugivores) et ses impacts sur la régénération des plantes. Cependant, là encore, la communauté n'est jamais appréhendée dans son ensemble. Il s'agit bien souvent de se limiter aux principaux disperseurs de l'espèce d'arbre étudiée. Les estimations d'abondance se limitent ainsi à quelques exceptions près aux espèces chassées, que ce soient les mammifères (Brodie et al. 2009; Nuñez-Iturri and Howe 2007; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000) ou les mammifères et quelques espèces de grands oiseaux (Roldán and Simonetti 2001; Terborgh et al. 2008; Vanthomme et al. 2010). Pourtant, les oiseaux comptent des disperseurs de graines d'importance majeure, tels que les calaos (Holbrook and Smith 2000; Holbrook et al. 2002; Kitamura 2011), les toucans (Holbrook 2011; Holbrook and Loiselle 2009), les touracos (del Hoyo et al. 1997) ou les cotingas (Karubian et al. 2010; Wenny and Levey 1998), de même que d'importants prédateurs de graines comme les Psittacidés (Galetti and Rodrigues 1992). Les oiseaux pourraient jouer un rôle encore plus important en l'absence des grands frugivores chassés comme les primates. Il est donc important de considérer la communauté de frugivores et de granivores dans son ensemble pour apprécier les conséquences de la défaunation sur la régénération des plantes.

Objectifs de la thèse

Ce travail s'inscrit donc à l'échelle de la communauté. Les conséquences des pressions anthropiques sur les interactions plantes-animaux seront étudiées à l'échelle des communautés d'animaux frugivores et granivores d'un côté, et des communautés d'arbres endozoochores de l'autre. Plus précisément, nous nous intéresserons à l'impact direct de la chasse et de l'exploitation forestière sur les mammifères et oiseaux frugivores et granivores, puis à leur impact indirect sur la dispersion des graines. Ce travail est basé sur la comparaison de deux sites de forêt tropicale humide en Guyane française. L'un est protégé de la chasse et de l'exploitation forestière (Réserve Naturelle des Nouragues), tandis que l'autre est chassé et également exploité sur un secteur (Montagne de Kaw).

Les principaux objectifs de la thèse sont :

(1) comprendre les impacts de ces deux pressions anthropiques majeures sur les communautés de mammifères et d'oiseaux, en se concentrant sur deux guildes d'importance écologique majeure, les frugivores (disperseurs de graines) et les granivores (prédateurs de graines), sans pour autant se limiter aux espèces chassées ;

(2) examiner comment les modifications observées à l'échelle de la communauté animale se traduisent au niveau de la dispersion des graines de la communauté des arbres endozoochores, dans le but de vérifier si les conclusions obtenues à l'échelle de l'espèce par les études existantes s'appliquent à l'échelle de la communauté.

Après avoir exposé les sites d'étude et les principales méthodes utilisées, nous nous concentrerons donc d'abord sur la comparaison entre les communautés de mammifères et d'oiseaux frugivores et granivores du site protégé et du site chassé et exploité. Nous les comparerons en termes de richesse spécifique, de diversité, de similarité et d'abondance des différentes espèces (Chapitre 1). Puis nous nous intéresserons aux impacts des différences observées sur la frugivorie et la dispersion des graines, en estimant sur chaque site les taux de consommation des fruits et d'enlèvement des graines pour quatre grandes familles d'arbres endozoochores : les Burseraceae, les Myristicaceae, les Sapotaceae et les Fabaceae. Ces taux seront estimés sur la base du décompte des fruits et graines tombés au sol (Chapitre 2). Enfin, nous nous focaliserons sur le genre *Virola* (Myristicaceae) pour approfondir les usages de la

méthode d'évaluation rapide du taux d'enlèvement des graines présentée dans le chapitre 2. Nous verrons notamment que l'on peut aussi par ce biais estimer l'activité de certains frugivores. Nous ajouterons un troisième site d'étude aux deux précédents pour la tester sur un gradient de sites touchés par des perturbations d'intensité croissante (Chapitre 3). Nous discuterons enfin la portée et les limites de cette étude.

Matériels et méthodes

Site d'étude

Présentation générale de la Guyane

La Guyane s'inscrit dans un grand ensemble géologique précambrien du Nord de l'Amérique du Sud, le bouclier guyanais. Il s'agit de l'un des trois cratons d'Amérique du Sud, c'est-à-dire une portion de lithosphère continentale stable et ancienne. Près de 98 % du bouclier est constitué de roches protérozoïques (2500 – 542 Ma) (Hammond 2005). Le bouclier guyanais s'étend entre l'Océan Atlantique et la rive Nord de l'Amazone et du Rio Negro, de l'état brésilien de l'Amapá à l'Est au Sud-Est de la Colombie à l'Ouest. Il englobe en outre la Guyane, le Suriname, le Guyana et le Venezuela au Sud de l'Orénoque (Figure 1). Sur le plan géologique, le bouclier guyanais se distingue par l'abondance relative sur sa bordure Nord-Est de ceintures de roches vertes, qui sont des basaltes métamorphisés (Hammond 2005). Il se caractérise également par la présence d'épaisses couches de roches sédimentaires protérozoïques, qui forment les fameux tepuis du Sud-Est du Venezuela. La plus haute de ces montagnes tabulaires est le Mont Roraima, qui culmine à 2810 m aux frontières du Venezuela, du Guyana et du Brésil. Cependant, le point culminant du bouclier guyanais est le Pico da Neblina, à 2994 m, situé plus à l'Ouest au Brésil. En ce qui concerne la Guyane, celle-ci repose principalement sur des terrains d'âge paléoprotérozoïque (2,2 – 2,0 Ga). Les ceintures de roches vertes y sont très bien représentées (Grimaldi and Riéra 2001).

Géographie de la Guyane

La Guyane, département d'outre-mer français, est située en limite Nord-Est du bouclier guyanais, au bord de l'Océan Atlantique. Elle est comprise entre 2 et 6° de latitude Nord et entre 51 et 55° de longitude Ouest. Elle est délimitée à l'Ouest par le fleuve Maroni et à l'Est par le fleuve Oyapock (Figure 2). Sa frontière Sud est la ligne de partage des eaux entre les fleuves guyanais et le bassin de l'Amazone, marquée par les monts Tumuc Humac. La Guyane est frontalière du Suriname à l'Ouest et du Brésil au Nord et au Sud. La superficie du département est de 83 534 km². Le point culminant est la Montagne Bellevue de l'Inini (851 m). La Guyane est recouverte à 98 % de forêt tropicale humide (FAO 2010).



Figure 1 : Limites géographiques du bouclier guyanais. Source : Wikimedia Commons.

Climat

Le climat de la Guyane est de type équatorial. La région est soumise aux alizés de Nord-Est et de Sud-Est, contrôlés respectivement par les anticyclones des Açores et de Sainte-Hélène. Comme ailleurs sous les tropiques, les saisons sont gouvernées par les mouvements latitudinaux de la zone intertropicale de convergence (ZIC), bande zonale de basses pressions créée par la rencontre des deux systèmes d'alizés. La saison des pluies commence en novembre, lorsque la ZIC arrive sur la Guyane depuis l'hémisphère Nord, et se termine en août, lorsqu'elle repart vers les Antilles. La saison sèche s'étale sur le reste de l'année. Il existe également au sein de la saison des pluies un épisode de moindres précipitations d'une durée de quelques semaines. Ce « petit été de mars » est dû à la migration vers le Sud de la ZIC, qui se positionne alors au voisinage de l'Équateur. Les précipitations annuelles varient fortement au sein de la Guyane, allant de 1700 mm à l'extrême Nord-Ouest du département à 4000 mm au Nord-Est sur la Montagne de Kaw. Si les précipitations varient fortement selon la période de l'année et la région, les autres paramètres climatiques sont très stables et varient faiblement au fil de l'année, en vertu de la position équatoriale de la Guyane et de sa façade océanique. Les températures moyennes sont de l'ordre de 26°C tout au long de l'année, avec des minima à 16 – 18°C et des maxima à 34 – 36°C. L'humidité relative moyenne est de 80 à 90 % selon la saison. Malgré la forte pluviométrie, l'ensoleillement est important, avec en moyenne 2200 heures d'insolation annuelle. Enfin, les vents sont très réguliers, d'intensité faible à modérée (Grimaldi and Riéra 2001; Météo France).

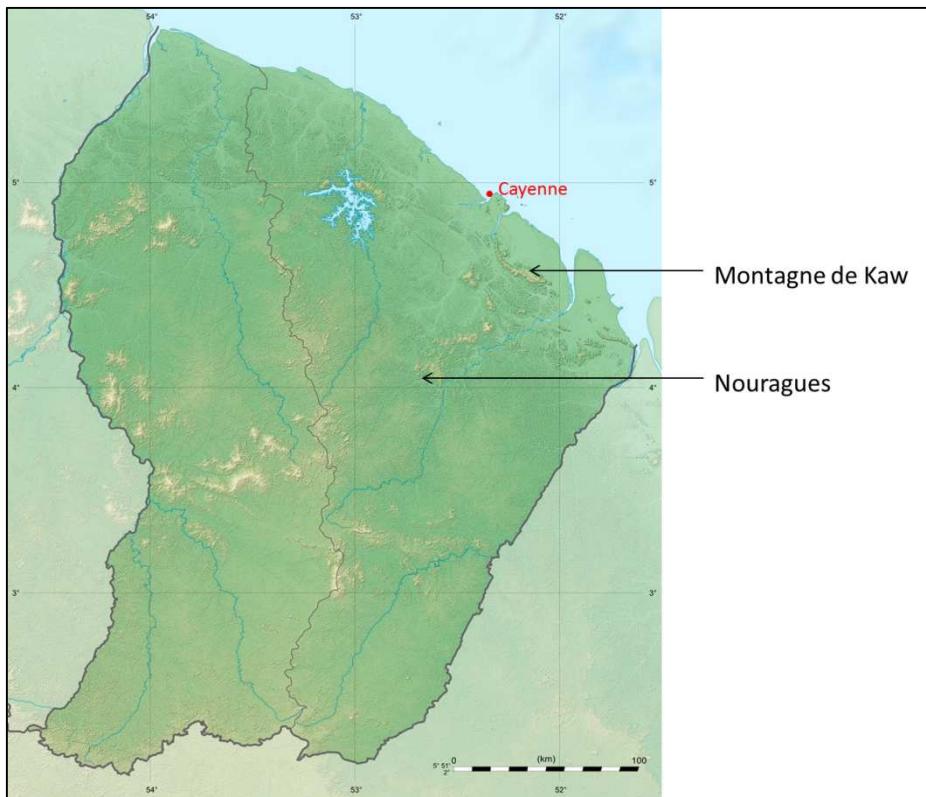


Figure 2 : Carte physique de la Guyane avec localisation des sites d'étude. Source : Wikimedia Commons.

Population

La population de la Guyane était de 224 000 habitants en 2009, soit une densité de 2,7 habitants au kilomètre carré (INSEE 2009). Cependant, elle est en augmentation rapide, avec un taux d'accroissement annuel de 3,7 % (2,7 % dus à l'accroissement naturel et 1 % à l'immigration). La très grande majorité de la population est concentrée sur une étroite bande côtière. Elle est composée de plusieurs communautés, dont les Créoles, les Amérindiens (communautés Arawak, Palikur, Kali'na, Wayana, Wayãpi et Teko), les Noirs Marrons ou Bushi-Nengué, les Français de métropole, les Chinois, les Brésiliens et les Hmong originaires du Laos.

La concentration de la population sur la côte, alliée à la densité particulièrement faible de la Guyane, contribue à créer un fort contraste côte/intérieur sur le plan des pressions anthropiques. Celles-ci sont en effet concentrées sur la bande côtière (déforestation,

urbanisation, agriculture, chasse), tandis qu'elles sont beaucoup plus diffuses à l'intérieur du territoire et liées à l'accessibilité par les cours d'eau (orpailage et chasse associée). Cependant, l'augmentation extrêmement rapide de la population signifie que ces pressions sont toutes en augmentation.

Il est également important de souligner que le contexte socio-économique guyanais est extrêmement différent de celui de la plupart des autres pays tropicaux. Ainsi, le PIB par habitant du département en 2010 est de 14 362 euros, soit 19 101 dollars (IEDOM 2012). En comparaison, celui du Suriname voisin pour la même année est de 6 841 dollars et celui du Guyana de 2 923 dollars (FMI 2012). En tant que département d'outre-mer, la Guyane bénéficie des mêmes standards sociaux que la métropole (RSA, SMIC...). Elle est soumise au même cadre législatif. Cela signifie que beaucoup des problématiques qui ont été exposées en introduction à l'échelle pantropicale ne se posent pas du tout avec la même intensité en Guyane.

Aires protégées

La Guyane comprend sept réserves naturelles : les Réserves Naturelles Nationales des Nouragues (105 800 ha, UICN catégorie Ia), de la Trinité (76 000 ha, UICN catégorie Ia), de l'Amana (14 800 ha, UICN catégorie IV), du Mont Grand Matoury (2 123 ha, UICN catégorie IV), des marais de Kaw-Roura (94 700 ha, UICN catégorie IV) et du Grand Connétable (7 852 ha, UICN catégorie IV), et la Réserve Naturelle Régionale Trésor (2 464 ha, UICN catégorie Ib). Depuis 2007, le Sud du département est également protégé par le Parc Amazonien de Guyane (2 300 000 ha pour la zone cœur, UICN catégorie II).

La chasse en Guyane

Toutes les communautés chassent en Guyane, mais les motivations diffèrent selon les groupes sociaux et la localisation. La chasse de subsistance est essentiellement pratiquée par les Amérindiens et les Bushi-nengué qui vivent en communautés traditionnelles le long des fleuves, sur des sites isolés. La chasse commerciale est le fait d'équipes de chasseurs d'appartenances diverses qui revendent ensuite le gibier à des restaurateurs ou à des particuliers urbains. Enfin, la chasse « de loisir » concerne surtout les Créoles et les

métropolitains. Elle est pratiquée principalement sur la bande littorale ou à proximité des fleuves (Hansen et al. 2009a). Il faut également distinguer la chasse pratiquée pour alimenter les camps d'orpailleurs de l'intérieur, et dont l'impact est probablement non négligeable.

Les espèces chassées sont les mêmes que dans le reste de l'Amérique tropicale (voir Introduction, p. 16). Cependant, les espèces visées dépendent là encore de la communauté et du contexte géographique. Par exemple, l'Atèle noir *Ateles paniscus* est seulement chassé par les Amérindiens, pour la subsistance, et par les Bushi-nengué, surtout pour des raisons cultuelles (C. Richard-Hansen, ONCFS, comm. pers.). D'une manière générale, les primates sont plus chassés par les Amérindiens, qui les consomment traditionnellement, surtout dans les villages de l'intérieur. Les communautés littorales du Nord-Ouest (Mana) chassent beaucoup d'oiseaux d'eau, en lien avec les zones humides avoisinantes. Tous les chasseurs, en revanche, recherchent activement les Artiodactyles (Tayassuidés et Cervidés) et les grands oiseaux terrestres (Tinamidés, Cracidés et Psophiidés) (Richard-Hansen et al. 2009). Globalement, six espèces voient leurs abondances significativement réduites sur les sites chassés : l'Atèle noir, le Singe hurleur roux *Alouatta macconnelli*, le Capucin brun *Cebus apella*, le Pécari à collier *Pecari tajacu*, le Hocco alector *Crax alector* et l'Agami trompette *Psophia crepitans* (Richard-Hansen et al. 2009). L'Atèle noir et le Hocco alector apparaissent comme les espèces les plus sensibles, et sont généralement restreintes aux forêts intactes (de Thoisy et al. 2010).

Sur le plan de la réglementation, la situation de la Guyane est unique par rapport à la métropole et aux autres départements d'outre-mer, en cela que la partie chasse du Code de l'environnement n'y est pas applicable. Il n'y a donc pas de permis ni de saison de chasse, et quiconque possède un fusil peut en pratique chasser quand il veut et où il veut, à l'exception des aires protégées. Cependant, seules huit espèces sont autorisées au commerce : le Pécari à lèvres blanches *Tayassu pecari*, le Pécari à collier, le Paca *Agouti paca*, l'Agouti *Dasyprocta leporina*, le Cabiaï *Hydrochaeris hydrochaeris*, le Tatou à neuf bandes *Dasyurus novemcinctus*, le Tatou de Kappler *D. kappleri* et l'Iguane vert *Iguana iguana*. Le Tapir du Brésil *Tapirus terrestris*, le Hocco alector, la Pénélope marail *Penelope marail* et l'Agami trompette ont été retirées de la liste des espèces commercialisables en 2007. Il existe en outre une liste d'espèces protégées, dont font entres autres partie trois espèces de primates (l'Atèle noir, le Saki à face pâle *Pithecia pithecia* et le Saki satan *Chiropotes satanas*), les Aras *Ara* spp. et le Coq-de-roche orange *Rupicola rupicola* (Hansen et al. 2009a; Richard-Hansen and Hansen 2004). L'ONCFS dispose d'une cellule active en Guyane.

L'exploitation forestière en Guyane

L'exploitation forestière est gérée par l'ONF. Elle est restreinte à une bande de 70 km de large située au Sud de la bande côtière, d'une superficie total de 8 500 km² (Brunaux and Demenois 2003). Un total de 62 000 m³ de bois est récolté chaque année. En comparaison, le Suriname extrait 181 000 m³ et le Guyana 395 000 m³ (FAO 2010). Sur une grande partie de l'Amérique du Sud, et en particulier sur le bouclier guyanais, les essences de valeur ne représentent qu'une petite partie des espèces existantes. Les opérations sont par conséquent hautement sélectives, et extraient généralement moins de 5 arbres par hectare (ter Steege et al. 2002). Ainsi, en Guyane les cubages sont généralement de 3 à 10 m³.ha⁻¹ (Brunaux and Demenois 2003). Les deux-tiers de la production se concentrent sur quatre essences : l'Angélique (*Dicorynia guianensis*, Fabaceae), le Gonfolo (*Qualea rosea* et *Ruizterania albiflora*, Vochysiaceae), le Grignon franc (*Ocotea rubra*, Lauraceae) et l'Amarante (*Peltogyne* spp., Fabaceae). La production est essentiellement du bois de charpente et de menuiserie, produit par dix scieries sur le département et écoulé à 80 % sur le marché local. On estime que la filière forêt – bois emploie directement 700 personnes en Guyane (Brunaux and Demenois 2003).

La station des Nouragues : site témoin

La station de recherche des Nouragues (4°05' N, 52°40' W), établie en 1986 et maintenant gérée par le CNRS, est située dans la Réserve Naturelle Nationale des Nouragues. Celle-ci a été créée en 1995 et couvre 105 800 ha de forêt tropicale humide. La station est située 100 km à l'intérieur des terres (Figure 2) et à 65 km à vol d'oiseau de la ville de Régina. L'accès se fait par pirogue depuis celle-ci, sur 100 km sur le fleuve Approuague et son affluent l'Arataye, puis 7 km à pied, ou bien par hélicoptère depuis Cayenne (30 minutes de vol). Cette grande isolation, alliée à l'absence totale d'exploitation forestière et à son statut de protection, fait de la station des Nouragues un site témoin idéal affranchi des pressions anthropiques. Cependant, il existe sur la réserve plusieurs camps d'orpaillage illégaux (Laurance et al. 2012), auxquels sont certainement associées des activités de chasse. Néanmoins, le camp plus proche se trouve à une distance de 5 km de la station, et il en est séparé par des reliefs importants (inselberg) (P. Châtelet, comm. pers.). La présence permanente du personnel de la station et de chercheurs garantit que le secteur d'étude est dépourvu de pressions anthropiques autres que la simple présence des chercheurs.

Les précipitations annuelles moyennes sont de 2 990 mm, et la température annuelle moyenne de 26°C (Grimaldi and Riéra 2001). La station est située au pied d'un inselberg granitique de 430 m, qui s'intègre au massif des Montagnes Balenfois. La forêt autour de la station est située quant à elle à une altitude comprise entre 60 et 200 m (Figure 3 et Annexe 1). Aux abords immédiats de la station, le Grand Plateau repose sur des roches volcaniques métamorphisées sous le faciès schiste vert, de la série de Paramaca, tandis que le Petit Plateau est composé des mêmes granites caraïbes que l'inselberg (Grimaldi and Riéra 2001). Ces deux plateaux sont séparés par un affluent de l'Arataye, la crique des Nouragues. Tous deux sont quadrillés par des layons formant des quadrats de 100 m sur 100 m, pour une superficie totale d'environ 100 ha.

Hormis la forêt basse caractéristique des pentes de l'inselberg, la forêt des Nouragues est une forêt haute de terre ferme, de basse altitude. La canopée atteint 30 – 35 m et le sous-bois est clair. Il existe également des secteurs de forêt riche en lianes, ainsi que de forêt marécageuse à *Euterpe oleracea* (Arecaceae), appelée pinotière, dans les dépressions. La densité des arbres de plus de 10 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) varie entre 468 et 681 arbres par hectare, et celle des arbres de plus de 30 cm entre 64 et 125 arbres par hectare. Le nombre d'espèces d'arbres inventoriés sur la zone (15,8 ha) est de 550, pour 63 familles. La richesse spécifique est comprise entre 39 et 87 espèces par hectare ($DHP \geq 30\text{ cm}$). Les sept familles les plus représentées sont les Caesalpinoideae (Fabaceae), les Sapotaceae, les Lecythidaceae, les Mimosoideae (Fabaceae), les Chrysobalanaceae, les Lauraceae et les Burseraceae. Ces familles représentent environ 40 % des espèces et 50 % des arbres ($DHP \geq 10\text{ cm}$). Au niveau spécifique, *Eschweilera coriacea*, *Vouacapoua americana* et *Eperua falcata* sont de loin les espèces les plus abondantes, mais aucune espèce n'est dominante (Poncy et al. 2001).

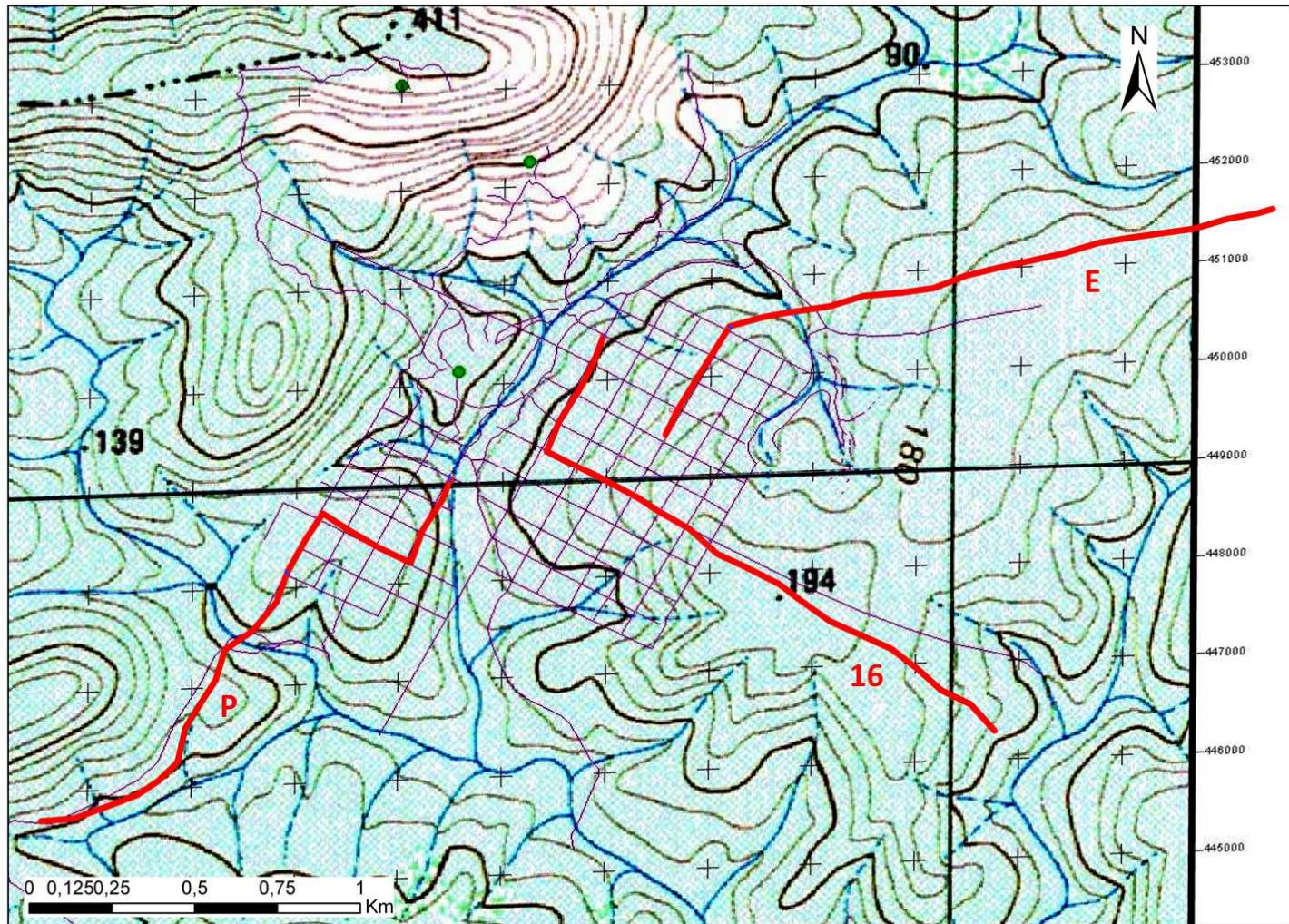


Figure 3 : Carte de la station des Nouragues avec plan des quadrats et localisation des transects. Source du fond de carte : station de recherche desNouragues.

La Montagne de Kaw : site chassé et partiellement exploité

La Montagne de Kaw ($4^{\circ}33' N$, $52^{\circ}12' W$) se trouve à 70 km au Nord-Est de la station des Nouragues (Figure 2). Elle est située à 25 km à l'intérieur des terres, à 25 km de Cayenne et commence à quelques kilomètres de la ville de Roura (2600 habitants). Il s'agit d'une colline allongée de 40 km de long, avec une étroite ligne de crête en arc de cercle orientée Nord-Ouest – Sud-Est. Elle s'étend entre le Mahury à l'Ouest et la rivière de Kaw à l'Est (Figures 4 et 5). Les versants tombent assez abruptement de chaque côté vers le Nord-Est et le Sud-Ouest. La Montagne de Kaw culmine à 309 m, et sa ligne de crête se situe à plus de 200 m sur presque toute sa longueur. Elle est séparée de la mer par les marais de Kaw, vastes marais à végétation essentiellement herbacée qui s'étendent sur plus de 100 000 ha.

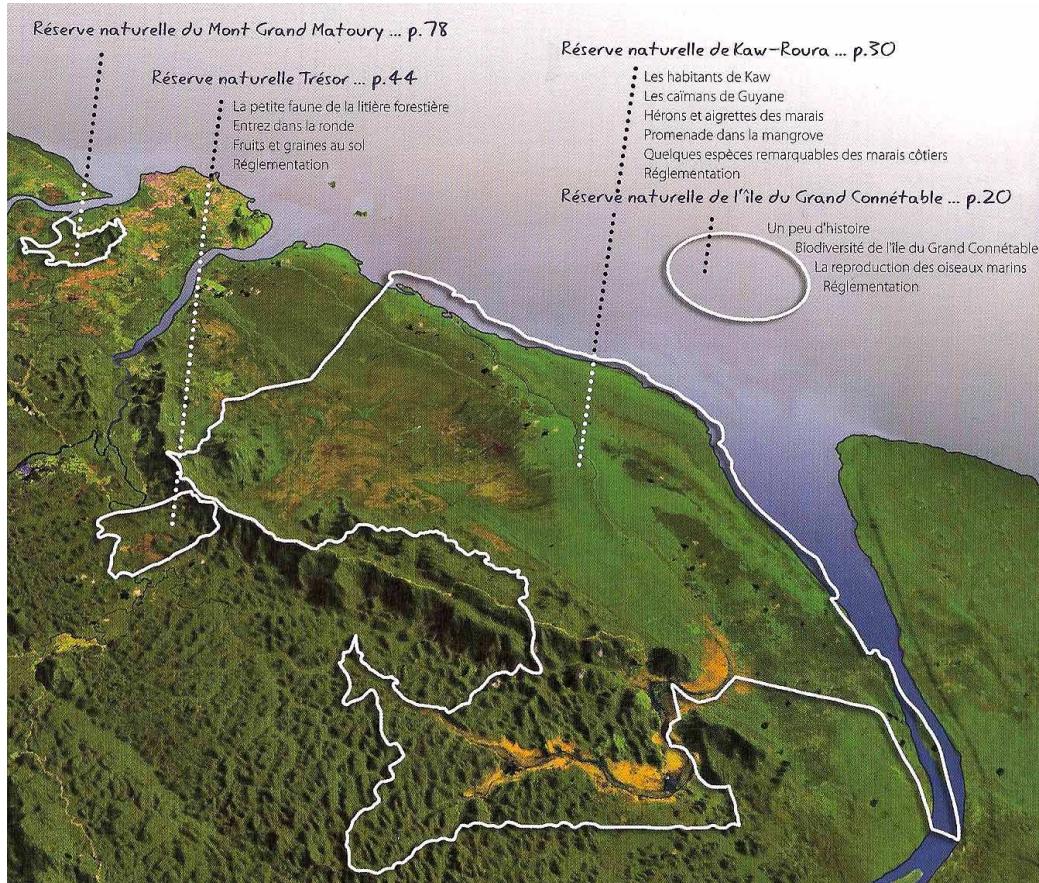


Figure 4 : Situation de la Montagne de Kaw et localisation des aires protégées. D'après Dewynter and Delafosse (2007).

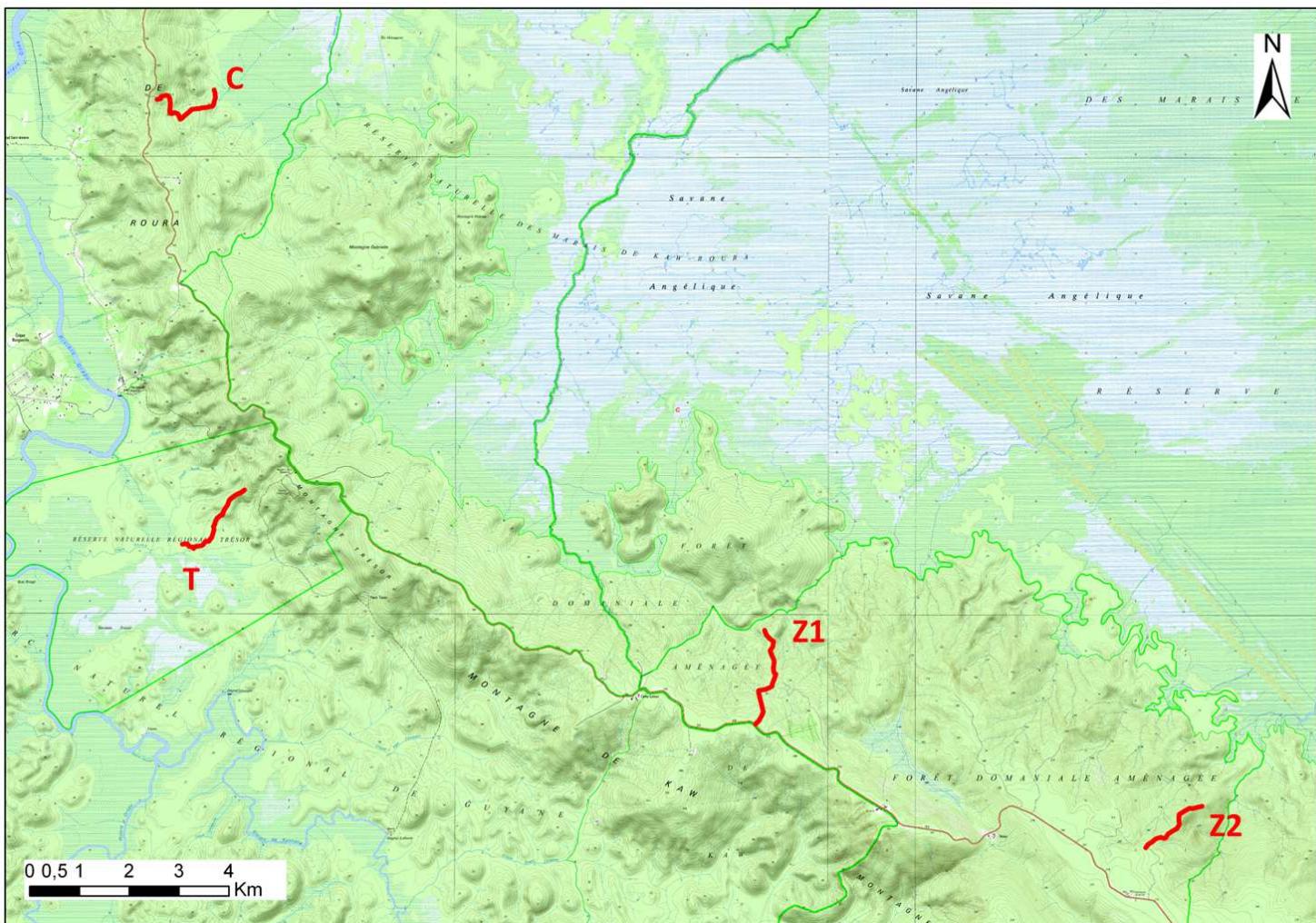


Figure 5 : Carte de la Montagne de Kaw avec localisation des transects. Traitement Chasse : C et T ; traitement Chasse et exploitation forestière : Z1 et Z2. Les limites de l'exploitation apparaissent sous la forme d'une ligne vert clair. Source du fond de carte : IGN SCAN 25.

Les Nouragues et la Montagne de Kaw font partie du même type de paysage « hauts reliefs – montagne » (les Nouragues sont également du type « plateaux hauts et allongés ») (Richard-Hansen 2010). Comme en partie les Nouragues, la Montagne de Kaw est constituée de roches de la série de Paramaca du domaine intracratonique, dont la partie inférieure est essentiellement sédimentaire et la partie supérieure volcanique. Les deux sont en grande partie métamorphisées, en roches vertes pour le Paramaca supérieur (BRGM 2005). Comme la plupart des grands sommets de Guyane, la Montagne de Kaw est recouverte d'une épaisse cuirasse latérito-bauxitique indurée, d'origine éocène, résultat de l'altération des roches. La circulation des eaux de pluie sur et sous la cuirasse forme de nombreuses grottes et rivières souterraines (de Granville 1986). La Montagne de Kaw est le premier massif que rencontrent les alizés, pour lesquelles elle forme une barrière topographique. Les précipitations y sont par conséquent très importantes : avec en moyenne 4 099 mm par an, c'est probablement le site où il pleut le plus en Guyane (Météo France, cité par Forget and Poncy 2008).

La végétation de la Montagne de Kaw est nettement moins bien étudiée que celle des Nouragues. Sur la cuirasse latérito-bauxitique, la forêt est généralement basse, avec une hauteur de canopée variant entre quelques mètres et une dizaine de mètres de haut. Les arbres sont riches en épiphytes (mousses) et le sous-bois caractérisé par la présence de grandes Bromeliaceae (de Granville 1986 ; O. Boissier, obs. pers.).

Sur les pentes, là où n'affleure plus la cuirasse, des sols ferrallitiques généralement profonds permettent le développement d'une forêt haute et riche, dont la physionomie est similaire à celle des forêts de l'intérieur poussant sur le même type de sol (de Granville 1986). Seul un hectare a été inventorié exhaustivement sur le plan botanique, au sein de la Réserve Naturelle Régionale Trésor, à une altitude de 267 m (ter Steege et al. 2003). La densité des arbres ($DHP \geq 10$ cm) y est de 442 arbres, représentant 164 espèces. Cette diversité est l'une des plus importantes rencontrées en Guyane. Les familles les plus abondantes sont les Lecythidaceae, les Vochysiaceae, les Sapotaceae et les Mimosoideae (Fabaceae). Quatre espèces sont particulièrement communes (plus de 20 individus) : *Qualea rosea* (Vochysiaceae), *Lecythis persistens*, *Eschweilera coriacea* et *E. grandiflora* (Lecythidaceae). Les Melastomataceae sont très abondantes en sous-bois, et presque tous les troncs sont couverts d'épiphytes (Araceae et Cyclanthaceae). La forêt est aussi caractérisée par l'abondance des arbres pionniers, possiblement en rapport avec une nature dynamique de la forêt due à des précipitations et une charge d'épiphytes élevées entraînant de nombreux chablis. Rappelons cependant que ces résultats ne concernent qu'un seul hectare de forêt et ne

sauraient être considérés comme représentatifs de l'ensemble des localités et des altitudes de la Montagne de Kaw.

Enfin, en bas des pentes sur chaque versant, on rencontre des forêts inondables, qui se transforment en forêts marécageuses dans les zones basses, lesquelles conduisent à des savanes inondées et aux marais de Kaw (Forget and Poncy 2008).

La Montagne de Kaw est couverte par une mosaïque d'aires protégées (Figure 4). La plus grande est la Réserve Naturelle Nationale des marais de Kaw – Roura, créée en 1998. Celle-ci couvre 94 700 ha et protège une partie du versant Nord de la Montagne de Kaw ainsi que la quasi-totalité des marais de Kaw. Sur le versant Sud, la Réserve Naturelle Régionale Trésor, créée en 1997, protège 2 464 ha de forêt et de savane. A ces deux aires protégées se superposent le Parc Naturel Régional de Guyane (IUCN catégorie V), qui couvre la moitié occidentale de la Montagne de Kaw, et la zone humide d'importance internationale Ramsar des Marais de Kaw, dont les limites englobent celles de la Réserve des marais de Kaw – Roura.

La crête de la Montagne de Kaw est parcourue par une route (la D6) qui relie la ville de Roura au « dégrad de Kaw », débarcadère qui dessert le village et les marais de Kaw. Cette route a été ouverte en 1980 et asphaltée en 1991 (B. Perrin, ONF, comm. pers.). Elle correspond à une bande déforestée d'environ 30 – 40 m de large. Celle-ci ne forme pas nécessairement un obstacle aux mouvements de la faune. Les Tamarins à mains dorées *Saguinus midas* la traversent ainsi fréquemment. Mais c'est aussi le cas d'autres espèces peut-être moins tolérantes des lisières. Ainsi, la Tayra *Eira barbara* et le Hocco *alector* ont été vus traverser la route en plein milieu de journée, et le Paca la nuit (O. Boissier, obs. pers.). La route met la majorité de la Montagne de Kaw à moins d'une heure de route de Cayenne. Elle est empruntée par les habitants du village de Kaw et des cinq habitations permanentes qui se trouvent sur la montagne, par les touristes et promeneurs qui viennent visiter les marais de Kaw et les quelques sentiers forestiers (sentier botanique de la réserve Trésor par exemple), et par des chasseurs.

La Montagne de Kaw étant la grande étendue de forêt la plus proche de Cayenne, elle attire outre les chasseurs locaux ceux de l'agglomération de Cayenne, voire des touristes venus de métropole pour chasser. Les chasseurs chassent depuis la route, pour certains la nuit en pick-up avec des spots, depuis les pistes forestières d'exploitation, ou à pied sur les layons qui parcourent la montagne, la plupart issus d'anciennes pistes de débardage de l'exploitation

forestière (O. Boissier, obs. pers.). En plus de la route, certains chasseurs accèdent également au versant Sud de la Montagne de Kaw par bateau, en empruntant la rivière Orapu (B. Villette, réserve Trésor, comm. pers.). Les zones protégées ne sont pas respectées, et de la chasse illégale a lieu dans les réserves (B. Villette, comm. pers. ; O. Boissier, obs. pers.). Tous les chasseurs chassent au fusil, au plomb ou par balle selon les proies recherchées. Certains chassent avec des chiens, souvent en roulant lentement le long d'une piste forestière avec le chien à l'arrière du pick-up, s'arrêtant pour le suivre en forêt lorsque celui-ci a flairé un animal (O. Boissier, obs. pers. et conversations avec des locaux). Il est fréquent de trouver des cartouches au sol en forêt. Celles-ci sont très nombreuses sur les pistes, suggérant que les chasseurs tirent les oiseaux qui passent en vol. On rencontre également des affûts surélevés dans certains secteurs (trois branches clouées horizontalement entre deux troncs) (voir Annexe 3). Une bonne partie de la chasse se concentre le week-end, lorsque des citadins viennent chasser sur deux jours en passant la nuit en forêt ou en établissant un camp sur une piste (O. Boissier, obs. pers.).

On constatera sur la carte de la Figure 4 que la Réserve Naturelle des marais de Kaw – Roura est percée à l'emporte-pièce au centre de la Montagne de Kaw. Celle-ci correspond à la « forêt aménagée », c'est-à-dire l'exploitation forestière de la Montagne de Kaw (Figure 6). Celle-ci est gérée par l'ONF dans le cadre d'un contrat d'approvisionnement avec la scierie de Roura, qui se trouve sur la Montagne de Kaw. De 1995 à 2011, 33 000 m³ de bois ont ainsi été exploités sur le versant Nord, soit une moyenne de 1941 m³ par an. Les cubages varient entre 4 et 10 m³.ha⁻¹ si l'on considère la surface cadastrale de chaque parcelle, mais sont probablement plutôt de l'ordre de 8 à 20 m³.ha⁻¹ si l'on prend en compte le fait que chaque parcelle n'est pas exploitée sur toute sa superficie. Deux essences concentrent 60 % du volume extrait : le Gonfolo rose (*Qualea rosea*, Vochysiaceae) et le Balata franc (*Manilkara bidentata*, Sapotaceae) (O. Brunaux, ONF, comm. pers.). Plusieurs pistes forestières ainsi que de nombreuses pistes de débardage ont été créées dans le cadre de cette exploitation (Figure 6). Elles sont largement mises à profit par les chasseurs.

Trois perturbations anthropiques principales se concentrent donc sur la Montagne de Kaw, chacune d'étendue variable : la route, dont l'impact concerne ses abords immédiats sur la crête ; la chasse, qui a lieu potentiellement partout, mais dont l'intensité décroît probablement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la route et des autres voies d'accès (Peres and Lake 2003) ; l'exploitation forestière enfin, qui est circonscrite à la surface désignée. Il convient également de signaler l'existence, sur le versant Sud de la Montagne de

Kaw au niveau de Camp Caïman, d'une concession accordée à la compagnie aurifère canadienne Iamgold. Des explorations minières ont eu lieu dans ce secteur de la forêt, dans le but d'ouvrir une mine d'or à ciel ouvert (projet Cambior). Cependant, le 30 janvier 2008, l'Etat a décidé de ne pas donner suite à ce projet, notamment en raison de conséquences environnementales potentiellement désastreuses (Forget and Poncy 2008). Les activités sur le site sont depuis arrêtées, avec une présence humaine minime.

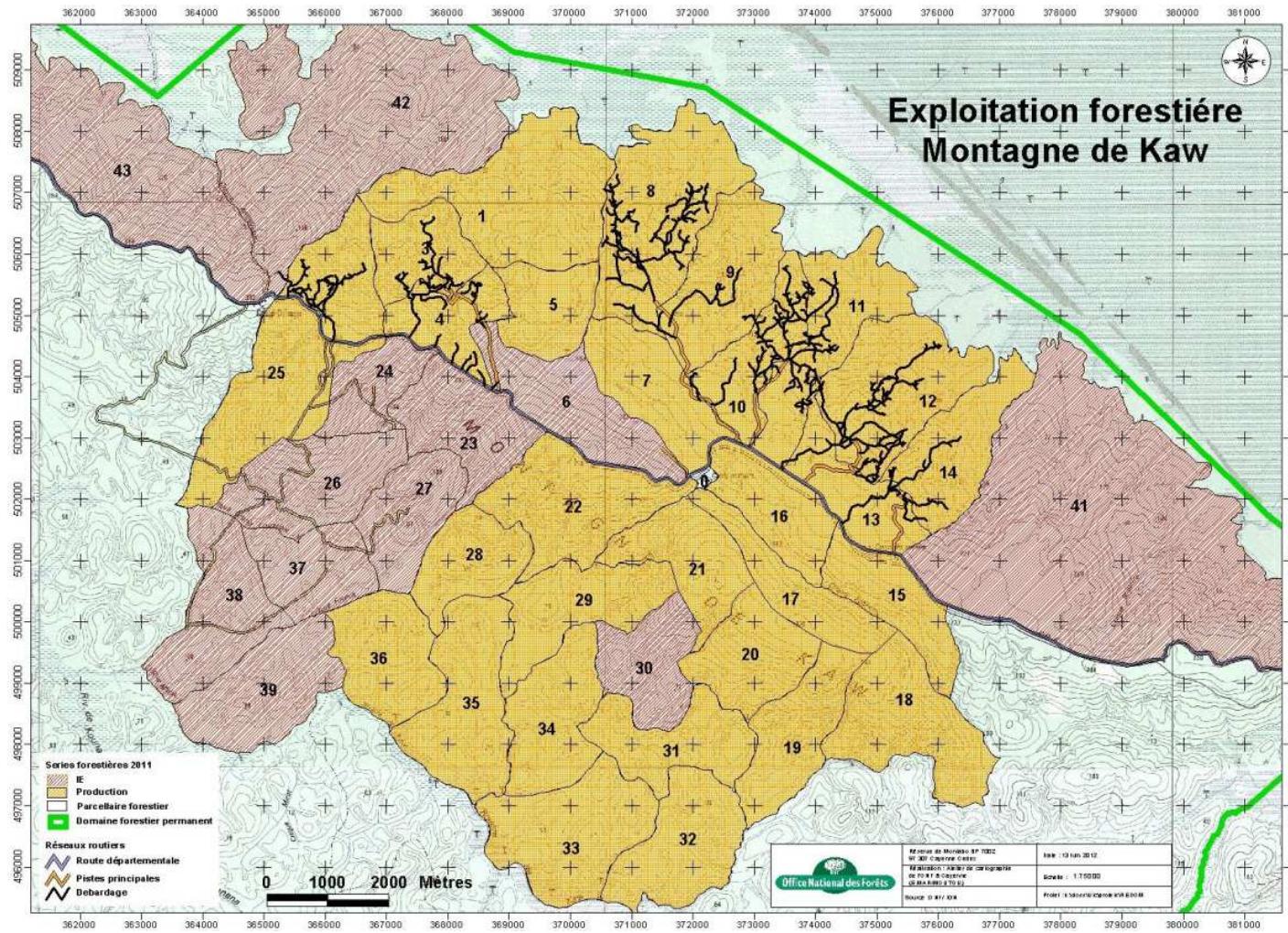


Figure 6 : Carte de l'exploitation forestière de la Montagne de Kaw. Orange : production. Rose : intérêt écologique (protégé). Le transect Z1 se trouve sur les parcelles 3 et 4 et le Z2 sur la parcelle 14. Source : ONF Guyane.

Protocole de terrain

Périodes et saison de terrain

Une première mission de terrain de reconnaissance a été effectuée du 5 novembre au 5 décembre 2009 afin de se familiariser avec le contexte naturel guyanais et de choisir les futurs sites d'étude. Les sites suivants ont été visités : les Nouragues, la Montagne de Kaw, le Mont Grand Matoury (à proximité de Cayenne), la Montagne des Singes (près de Kourou), Paracou et la piste de Saine-Elie (à côté de Sinnamary). Il a finalement été décidé que les contraintes temporelles et logistiques ne permettaient de retenir que deux sites, en raison du grand nombre de données à collecter pour chaque site. Les Nouragues (site témoin) et la Montagne de Kaw (site perturbé) ont été retenus en raison de leur plus grande proximité géographique (tous les autres sites se trouvent plus à l'Ouest) et de la plus grande similarité de leurs forêts (les autres sont des forêts côtières).

Les missions de terrain ont ensuite eu lieu du 26 janvier au 12 mai 2010 et du 24 janvier au 6 mai 2011, c'est-à-dire pendant la saison des pluies. Celle-ci a été choisie car elle correspond au pic de fructification de la plupart des familles d'arbres, qui se situe en mars – avril (Sabatier 1985). Chaque site était visité deux fois trois semaines au sein d'une mission, en alternance avec l'autre site. Les périodes de séjour sur chaque site ont été inversées en 2011 par rapport à 2010, afin de limiter au maximum un potentiel effet de la saison, qui pourrait influer sur la phénologie de la fructification ou sur l'activité des animaux et le chant des oiseaux.

Transects

Toute la collecte de données (animaux et fruits) s'est faite le long de transects. Trois transects ont été choisis aux Nouragues (site Inselberg), comme traitement témoin « ni chasse ni exploitation forestière » et quatre sur la Montagne de Kaw : deux sur l'exploitation forestière, comme traitement « chasse et exploitation forestière », et deux en-dehors, comme traitement « chasse ». La longueur choisie a été de 2000 m, même si certains sont légèrement plus courts ou plus longs (voir ci-dessous).

Aux Nouragues, d'anciens transects de l'ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) ouverts pour effectuer des relevés d'abondance des espèces gibier et abandonnés depuis plusieurs années ont été rouverts et rebalisés avec l'aide de Wemo Betian, de la station des Nouragues.

J'ai disposé de peu de temps pour la reconnaissance et le choix des transects sur la Montagne de Kaw et n'avais par ailleurs personne pour m'aider à ouvrir des transects rectilignes. Ces layons supplémentaires auraient en outre été réutilisés par les chasseurs. J'ai donc dû mettre à profit les anciennes pistes de débardage sur l'exploitation forestière, qui étaient abandonnées depuis au moins 6 ans au début de l'étude. Elles avaient repoussé et étaient réduites à l'état de layon de quelques mètres de large.

Voici une brève description de chaque transect :

- Nouragues (Figure 3 et Annexe 1) :
 - Transect P (2000 m) : ce transect commence sur le Petit Plateau, au I18, emprunte les layons I, 21 et F, puis se prolonge sur le chemin de Pararé après avoir traversé la crique Cascade. Son altitude varie entre 75 et 130 m (approximativement).
 - Transect 16 (2000 m) : ce transect commence sur le Grand Plateau, au K12, emprunte le layon K puis le 16 (forte déclivité) et son prolongement au-delà du Q. Son altitude varie entre 100 et 190 m (approximativement).
 - Transect E (2000 m) : ce transect commence sur le Grand Plateau, au N14, emprunte le layon N jusqu'au N10 puis son prolongement vers l'Est après avoir passé le profond vallon de la crique de l'Arrivée. Il se termine à proximité d'une pinotière (forêt marécageuse à *Euterpe oleracea*). Son altitude varie entre 120 et 190 m (approximativement).
- Montagne de Kaw (Figure 5 et Annexe 2 pour les cartes détaillées et les profils topographiques des transects) :
 - Traitement Chasse :

- Transect C (2000 m) : ce transect commence à 200 m de la route de Kaw, à environ 6 km de Roura. Il emprunte en grande partie une ancienne piste et traverse de la forêt secondaire et primaire. Il se termine sur ses 300 derniers mètres dans une pinotière. Son altitude varie entre 160 et 6 m.
 - Transect T (2100 m) : ce transect se situe dans la Réserve Naturelle Régionale Trésor. Il est celui utilisé en 2009 par les gardes de la réserve pour réaliser leurs relevés d'abondance des espèces gibier. Il est accessible après 40 min de marche difficile depuis la route. Il traverse 300 m de forêt inondable (point 1000 à 1300), puis longe un cours d'eau d'environ 6 m de large, la crique Favard, sur ses 700 derniers mètres. Sa longueur supérieure de 100 m est due à une anomalie de balisage de la part des gardes de la réserve. Son altitude varie entre 70 et 5 m.
- Traitement Chasse et exploitation forestière :
- Transect Z1 (1900 m) : ce transect commence à 20 m de la route. Il est interrompu après 300 m car le chemin descend alors la pente sur cuirasse latéritique sur laquelle se développe une forêt basse extrêmement différente. Il est repris après 400 m et le retour de la forêt haute. Il utilise une ancienne piste de débardage réduite à l'état de layon. Il traverse les parcelles 3 et 4 de l'exploitation forestière, dont l'exploitation s'est arrêtée en 2004 et dont les cubages extraits ont été de l'ordre de 9 et 19 $m^3.ha^{-1}$, respectivement (O. Brunaux, ONF, comm. pers.). Sa longueur est inférieure de 100 m car il ne semblait pas possible d'aller plus loin. Son altitude varie entre 285 et 70 m.
 - Transect Z2 (1600 m) : on accède à ce transect par une piste forestière d'1,5 km. Il utilise une ancienne piste de débardage réduite à l'état de layon. Il se trouve dans la parcelle 14 de l'exploitation forestière, dont l'exploitation s'est arrêtée en 2003 et dont les cubages extraits ont été de l'ordre de 18,5 $m^3.ha^{-1}$ (O. Brunaux, comm. pers.). Le réseau de pistes de

débardage est dense. Sa longueur est inférieure de 400 m car au-delà la piste s'interrompt pour laisser place à du recrû extrêmement dense et impénétrable où la visibilité est très réduite. Son altitude varie entre 255 et 110 m.

Les transects de la Montagne de Kaw sont perpendiculaires à la route et à la pente, ce qui est méthodologiquement avantageux puisqu'ils sont ainsi perpendiculaires aux gradients d'habitats ou potentiellement de densité des animaux (Buckland et al. 2001).

Mesures de fermeture de la canopée

Afin d'obtenir une mesure indicative des différences de structure de la forêt sur les différents transects, et notamment au vu des ouvertures dans la canopée sur l'exploitation forestière, j'ai réalisé en 2011 des mesures de fermeture de la canopée grâce à un densiomètre à miroir convexe (sphérique de type A) (Jennings et al. 1999). Il s'agit d'un miroir convexe quadrillé que l'on tient dans la paume de sa main et sur lequel on compte la proportion de carrés sur lesquels on voit une ouverture dans la canopée. J'ai effectué une mesure tous les 100 m sur chaque transect, en m'éloignant au moins de 10 m du chemin à chaque fois. A chaque mesure, j'ai fait une lecture dans la direction de chaque point cardinal, puis ai fait la moyenne des quatre lectures. Cependant, je n'ai malheureusement pas eu le temps d'analyser ces données.

Pression de chasse

Afin d'obtenir une mesure semi-quantitative de la pression de chasse sur les transects, j'ai noté tous les indices de chasse que j'y trouvais : cartouches et balles au sol, coups de feu entendus, chasseurs rencontrés, affûts de chasse et traces de camp. Les résultats sont présentés en Annexe 3.

Estimations d'abondance des animaux frugivores et granivores

Espèces d'étude

Je me suis intéressé à toutes les espèces de mammifères et d'oiseaux frugivores et granivores, à quelques exceptions près. J'ai exclu les micromammifères, qui sont difficilement visibles et ne peuvent être comptés qu'à l'aide de pièges. Ensuite, je ne me suis pas intéressé aux espèces nocturnes, puisque je n'ai réalisé mes transects que de jour (cf infra). Il s'agit notamment du Kinkajou *Potos flavus*, du Paca *Agouti paca*, des Rats épineux *Proechimys* spp., des Didelphidés et des Chiroptères. Enfin, j'ai omis quatre familles d'oiseaux très majoritairement insectivores mais qui comprennent quelques frugivores occasionnels ou plus réguliers (entre parenthèses). Il s'agit des Picidés (*Celeus* spp., notamment *Celeus elegans*), des Thamnophilidés (*Myrmotherula surinamensis* et *Percnostola rufifrons* consomment occasionnellement des fruits), des Tyrannidés (certains genres tels que *Mionectes*, *Zimmerius* et *Tyrannulus* consomment régulièrement des fruits) et des Viréonidés (*Vireolanius leucotis*, *Vireo olivaceus* et *Hylophilus* spp., qui consomment essentiellement des arthropodes mais dont le régime est mal connu) (del Hoyo et al. 2003, 2004, 2010; del Hoyo et al. 2002).

L'échantillonnage des communautés aviennes en forêt tropicale humide requiert beaucoup d'expérience, notamment pour ce qui est de l'identification auditive (Terborgh et al. 1990). Mon expérience précédente de l'avifaune néotropicale consistait en deux semaines au Costa Rica en 2005. J'ai pu me familiariser avec les oiseaux de Guyane pendant le mois de reconnaissance en novembre 2009, ainsi qu'avant de commencer mes premiers transects en 2010. J'ai utilisé comme guide d'identification *Birds of Northern South America* (Restall et al. 2006). J'ai appris les chants et cris des oiseaux à l'aide du coffret de CD *Chants d'oiseaux de Guyane* (Renaudier and Deroussen 2008), que j'ai complété avec les bibliothèques participatives en ligne The Internet Bird Collection (<http://ibc.lynxeds.com/>) et Xenocanto (<http://www.xeno-canto.org/>). J'ai bien sûr rapidement complété ces connaissances « théoriques » par mon expérience de terrain.

La liste complète des espèces rencontrées, avec leurs noms français, anglais et latin, leur poids, leur régime alimentaire et leur pression de chasse est donnée en Annexe 4. Une liste moins détaillée est également donnée dans le Tableau 1 du Chapitre 1. La Figure 7 illustre quelques-unes des espèces qui seront discutées par la suite.

A



B



C



D



E



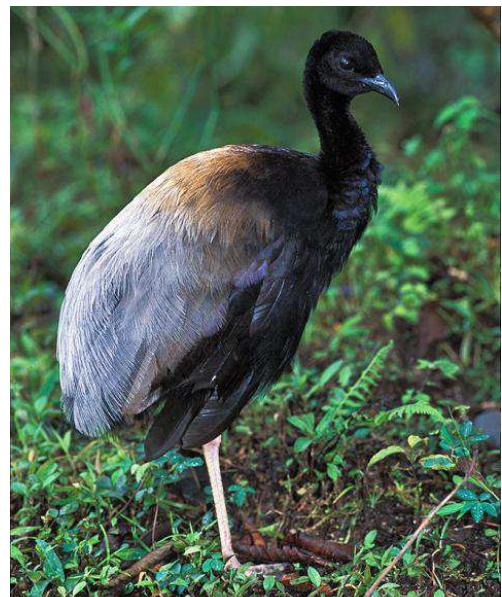
F



G



H



I



J



K



L



Figure 7 : Quelques-unes des espèces de frugivores mentionnées dans le texte. (A) Atèle noir *Ateles paniscus* (Atélidés) ; (B) Singe hurleur roux *Alouatta macconnelli* (Atélidés) ; (C) Capucin brun *Cebus apella* (Cébidés) ; (D) Tamarin à mains dorées *Saguinus midas* (Callitrichidés) ; (E) Agouti doré *Dasyprocta leporina* (Dasyproctidés) ; (F) Pécari à collier *Pecari tajacu* (Tayassuidés) ; (G) Hocco alector *Crax alector* (Cracidés) ; (H) Agami trompette *Psophia crepitans* (Psophiidés) ; (I) Amazone poudrée *Amazona farinosa* (Psittacidés) ; (J) Toucan à bec rouge *Ramphastos tucanus* (Ramphastidés) ; (K) Coracine noire *Querula purpurata* (Cotingidés) ; (L) Manakin à tête d'or *Pipra erythrocephala* (Pipridés). Crédits photographiques : Sean McCann (A et C), et internet, essentiellement The Internet Bird Collection (<http://ibc.lynxeds.com/>).

Protocole

Il a été choisi d'échantillonner les communautés de mammifères et d'oiseaux par transects. Si on préfère généralement les points d'écoute pour échantillonner les oiseaux dans des habitats denses et complexes tels que les forêts tropicales (Bibby et al. 2000), ceux-ci sont en revanche complètement inadaptés pour les mammifères, pour lesquels on utilise des transects (Peres 1999a). Ces derniers sont néanmoins également régulièrement utilisés pour les oiseaux (Barlow et al. 2007b; Lammertink 2004; Lee and Marsden 2012), pour lesquels des méthodes d'estimation d'abondance absolue telles que le *distance sampling* fournissent des estimations relativement robustes (Gale et al. 2009). Les transects sont donc apparus comme le meilleur compromis pour échantillonner à la fois les mammifères et les oiseaux.

Le grand nombre d'espèces à échantillonner se traduit par un grand nombre de contacts par transect (généralement entre 40 et 60). M'arrêter à chaque contact pour mesurer la distance exacte à l'animal à l'aide d'un télémètre m'aurait donc demandé beaucoup trop de temps. J'ai donc fait le choix d'estimer les distances aux contacts visuels et (en 2011 seulement) auditifs, sans outil. Avant de commencer, je me suis entraîné à l'estimation à l'œil des courtes distances (< 20 m) à l'aide d'un décamètre.

Je parcourais les transects équipé d'une paire de jumelles Swarovski 10 x 42 EL, d'un magnétophone numérique Fostex FR-2LE afin d'enregistrer les chants inconnus ou douteux (surtout au début), d'un carnet de terrain et d'un stylo. Je débutais les transects à 7 h, afin d'avoir suffisamment de lumière en sous-bois pour pouvoir détecter les animaux terrestres. Je marchais à la vitesse de 800 m.h⁻¹, en prenant le soin de faire le moins de bruit possible. Je calibrerais ma vitesse à l'aide de marqueurs de distance placés tous les 100 m le long du transect (rubalise nouée à un arbre). A chaque contact d'une espèce d'étude, je notais l'espèce, le nombre d'individus, la nature du contact (visuel ou auditif), l'heure, la position le long du transect (déterminée à l'aide des marqueurs) et la distance orthogonale au transect estimée. Pour les espèces grégaires, je prenais la distance au centre du groupe. J'estimais la distance en classes de 5 m pour les contacts visuels et en cinq intervalles de distance pour les contacts auditifs : 0 – 20 m, 20 – 50 m, 50 – 100 m, 100 – 200 m et plus de 200 m. J'ai pris un soin particulier à éviter tout double comptage, et ignorais tout contact pour lequel il existait une possibilité que le même individu ait déjà été contacté plus tôt au cours du transect. Je notais les oiseaux à l'envol, mais omettais ceux vus ou entendus passer en vol, car ceux-ci ne faisaient que traverser la zone. Or, certaines espèces, notamment des Psittacidés tels que les

Piones *Pionus* spp. ou la Conure versicolore *Pyrrhura picta* crient constamment en vol mais restent silencieuses lorsqu'elles sont posées dans un arbre, occupées à se nourrir. Je les entendais fréquemment, mais en vol, et ne les notais donc que rarement. Par ailleurs, les espèces silencieuses et discrètes, qui préfèrent s'éloigner en silence plutôt que de s'envoler à l'approche de l'observateur tendent également à être sous-estimées, comme dans le cas de la plupart des méthodes d'échantillonnage d'oiseaux (Bibby et al. 2000). J'étais régulièrement amené à effectuer des arrêts pour repérer, identifier et compter certains animaux. Je notais systématiquement l'heure de ces arrêts et essayais de les écourter autant que possible. En raison de ces arrêts, je finissais généralement le transect entre 10h30 et 11h.

Je n'effectuais pas de transect les jours de pluie. S'il se mettait à pleuvoir au milieu d'un transect, je m'arrêtai, notais l'heure puis reprenais le transect si la pluie s'interrompait au bout de moins de 30 min. Sinon, j'abandonnais le transect et le reprenais depuis le début un jour suivant. Sur un site, je parcourais un transect différent chaque matin, en alternance afin de ne pas déranger les animaux sur le même transect plusieurs jours de suite et ainsi risquer de créer un évitement du transect.

J'ai au total parcouru chaque transect 10 fois au cours de l'étude : quatre fois en 2010 et six fois en 2011. Cela correspond à 70 passages. La distance totale parcourue est de 136 km, 60 km aux Nouragues et 76 km à la Montagne de Kaw. J'ai exclu de l'analyse (et de ces chiffres) les trois premiers transects effectués aux Nouragues en 2010, qui étaient les tout premiers de l'étude, afin de limiter le biais lié à l'expérience. En effet, ceux-ci comprenaient un trop grand nombre de contacts auditifs indéterminés, ce qui n'était pas le cas par la suite.

Principe du *distance sampling*

Plus un animal est éloigné du transect, plus la probabilité qu'il soit détecté par l'observateur diminue : la végétation limite la visibilité et les sons s'atténuent. C'est ce qui définit la détectabilité. Or, celle-ci peut varier, en fonction de l'espèce ou de l'habitat (plus ou moins dense). C'est la raison pour laquelle on relève la distance orthogonale au transect de chaque contact. En traçant pour chaque espèce l'histogramme de fréquence des contacts en fonction de la distance au transect (Figure 8), on peut y adapter une fonction de probabilité de détection théorique (décroissante) qui va permettre de calculer le nombre d' individus qui ont été « manqués » en fonction de ceux qui ont été détectés, et ainsi obtenir une estimation de la

densité absolue de l'espèce (en individus / km²). Une hypothèse clé est que tous les animaux présents sur la ligne du transect (i. e. à une distance nulle) sont détectés. Plus de détails peuvent être trouvés dans Buckland et al. (2001). Les détails de mon protocole d'analyse sont exposés dans les Méthodes des chapitres 1 et 2.

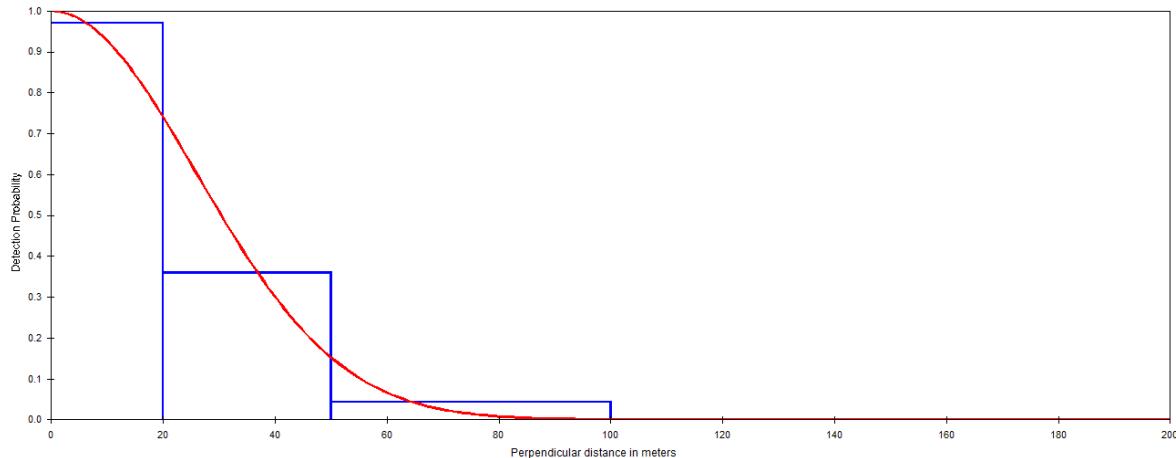


Figure 8 : Exemple de profil de distance réalisé sous DISTANCE 6.0 (Thomas et al. 2009) pour le Tamarin à mains dorées *Saguinus midas*. La distance orthogonale au transect est donnée en abscisses et la probabilité de détection en ordonnées. L'histogramme en bleu représente les données observées et la courbe en rouge la probabilité de détection théorique adaptée aux données.

Echantillonnage de la diversité des fruits

La diversité des fruits tombés au sol a été échantillonnée le long des transects en 2010 et 2011 selon un protocole aléatoire stratifié. Le long de chaque transect, trois positions par section de 100 m ont été aléatoirement obtenues grâce à la fonction alea d'Excel, avec pour condition que la distance entre chaque position soit supérieure à 10 m et inférieure à 90 m : par exemple 13 m, 67 m, 98 m, 140 m, 153 m, 188 m, etc, soit au total 60 positions aléatoires par transect de 2 000 m. Une liste de positions différente a été générée chaque année pour chaque transect.

A chacune de ces positions le long du transect, un quadrat d'1 m² a été posé au sol sur le chemin. La litière y a été fouillée à la main et tous les fruits et graines de toutes espèces de

l'année en cours ont été collectés. Pour chaque espèce, le nombre de fruits et de graines a été compté, et un échantillon a été photographié puis prélevé dans un sachet en papier afin d'être séché puis identifié au laboratoire avec l'aide d'Adeline Caubère, responsable de la carpothèque. Je n'ai pas prélevé les espèces que je savais identifier avec certitude.

Ce protocole a pour but de renseigner à la fois sur la diversité et l'abondance de la ressource en fruits, et indirectement sur la composition floristique de la forêt traversée par le transect. Les données sont toujours en cours d'analyse. Une liste d'espèces pour chaque site est donnée en Annexe 5.

Proportions de fruits mangés et de graines enlevées

Chaque année, les arbres zoothores en fruits avec d'importants nuages de fruits tombés au sol ont été repérés le long des transects, et ce jusqu'à une distance de 50 m du transect. Sous chaque arbre, un quadrat d'1 m² a été posé au sol au maximum de densité des fruits. Au sein du quadrat, tous les fruits et graines de l'espèce ont été collectés et comptés, selon les catégories suivantes : (1) fruits entiers, (2) fruits ouverts (pour les espèces à fruits déhiscents), (3) fruits mangés et (4) graines. Ces nombres ont été utilisés pour calculer pour chaque arbre une proportion de fruits mangés (pour les espèces à fruits charnus) et une proportion d'enlèvement des graines. Les détails de calcul de ces proportions seront donnés dans le chapitre 2.

Tous les arbres ayant des fruits apparemment zoothores ou dont certains étaient mangés ont été échantillonnés, sans nécessairement que j'aie une connaissance préalable de chaque espèce. Au total, 80 arbres ont été échantillonnés. De la même façon que précédemment, les fruits de chaque arbre ont été photographiés et prélevés pour être séchés et identifiés au laboratoire. Les familles suivantes ont ainsi été échantillonnées au cours de l'étude : Burseraceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Ebenaceae, Fabaceae, Hippocrateaceae, Menispermaceae, Myristicaceae, Myrtaceae et Sapotaceae. Cependant, seules quatre familles étaient représentées en nombre suffisant sur les deux sites et ont donc été retenues : les Burseraceae, les Fabaceae, les Myristicaceae et les Sapotaceae (Figure 9). Toutes les autres familles étaient représentées à raison d'un seul arbre par famille (trois pour les Myrtaceae).

A



B



C



D



Figure 9 : Quelques représentants des quatre familles retenues pour l'analyse des proportions de fruits mangés et de graines enlevées. (A) *Tetragastris panamensis* (Burseraceae) ; (B) *Iryanthera sagotiana* (Myristicaceae) ; (C) *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) ; (D) *Inga leiocalycina* (Fabaceae). Photographies : Olivier Boissier et Marie Charlery.

Chapitre 1

A comparison of two communities of tropical forest frugivores and granivores under different hunting and logging conditions

Introduction

Every year, large tracts of formerly intact tropical rain forest are being affected by anthropogenic disturbance (Robinson et al. 1999). Several types of human pressures often co-occur spatially, with combined effects on wildlife: for example, collection of non-timber forest products and hunting (Peres 1990; Plowden 2004), logging and hunting (Robinson et al. 1999), or roads and hunting (Laurance et al. 2006; Laurance et al. 2009; Peres and Lake 2003; Wilkie et al. 2000). Hunting is almost always a component of these activities, as it is a key means of subsistence for the people who work and live in the forest (Redford 1992). But other activities often hugely increase the exploitation of wildlife. For example, logging opens forests to hunters, triggers immigration to formerly sparsely populated forest areas, creates markets for wild meat, connects urban consumption centers with forests and changes local patterns of resource use (Poulsen et al. 2009; Robinson et al. 1999; Wilkie et al. 1992). Only exceptionally does logging occur without hunting (Bicknell and Peres 2010).

Because of this confounding co-occurrence, the effects of hunting and logging on animal communities are hard to discern and are thus seldom investigated together (Poulsen et al. 2011; Sethi and Howe 2009). Yet, it is important to consider the interactions between different forms of forest disturbance in order to better reconcile human activities and wildlife conservation (Peres et al. 2010). The effects of logging alone are generally studied at the scale of communities of mostly non-hunted organisms, such as small mammals (Wells et al. 2007), birds (Aleixo 1999; Lammertink 2004; Peh et al. 2005; Şekercioğlu 2002), amphibians (Ernst

et al. 2006), butterflies (Hill et al. 1995), or, in some rare cases of non-hunted logged forests, primates (Chapman et al. 2000) or mammals and birds (Bicknell and Peres 2010). Conversely, studies on the effects of hunting are almost always restricted to game species (Bodmer et al. 1997; de Thoisy et al. 2005; Peres 2000a; Refisch and Koné 2005) and are seldom conducted at the community level. But non-hunted species might also be affected by hunting (Thiollay 1986), either negatively, for instance through changes in tree species composition induced by hunting (Terborgh et al. 2008), or positively, through density compensation following competitive release (Peres and Dolman 2000).

However, what emerges from both logging and hunting studies is that some functional guilds are more affected than others. The abundance of insectivorous birds decreases significantly following disturbance such as selective logging (Gray et al. 2007), consistently with these birds' sensitivity to fragmentation (Şekercioğlu et al. 2002). Likewise, frugivores have been shown to be more sensitive than other guilds to hunting (Peres and Palacios 2007) and other forms of forest disturbance (Gray et al. 2007), whereas granivore abundance increases significantly following disturbance (Gray et al. 2007). But as seed dispersers and predators, these two guilds play a key ecological role in forest regeneration. By taking seeds away from parent trees, seed dispersers reduce the density-dependent mortality that seeds and seedlings would encounter if seeds fell directly beneath the tree canopy (Connell 1971; Janzen 1970). Seeds can be dispersed over very long distances (Holbrook 2011; Holbrook et al. 2002), which increases gene flow between tree populations (Hamilton 1999). Frugivores may also direct dispersed seeds to sites favorable for seedling establishment, such as canopy gaps under song perches of Three-wattled Bellbird *Procnias tricarunculatus* (Wenny and Levey 1998). By contrast, granivores predate on seeds and thus limit tree recruitment (Janzen 1970), but also participate in seed dispersal by dropping fruits and seeds to the ground and thus making them available to secondary dispersers (Galetti and Rodrigues 1992).

Since different guilds respond to forest disturbance differently, the aim of this study was to focus on a specific guild and census it in detail in order to better understand the impacts of hunting and logging on animal communities. Because of their ecological significance, we decided to focus on frugivores and granivores, which both rely on the same food resource: fruits. We used line transects to survey the community of frugivorous and granivorous mammals and birds at two rain forest sites in French Guiana. One is protected from both hunting and logging, while the other one is hunted and also logged on some plots. We examined the effects of both activities on the community in terms of species richness,

diversity, similarity and abundance of each species. Our main questions were: (1) What are the impacts of hunting and logging on frugivores and granivores, at the community scale? (2) What specific species are impacted?

Materials and Methods

Study sites

The protected forest site is located at Nouragues Research Station ($4^{\circ}05'$ N, $52^{\circ}40'$ W), in the 105,800 ha Nouragues National Nature Reserve in central French Guiana. The climate is of equatorial type and is characterized by one dry (August – November) and one wet season (December – July), with a slight decrease in precipitation around March. The average annual rainfall is 2990 mm, and the mean annual temperature 26°C (Grimaldi and Riéra 2001). The elevation ranges from 60 to 200 m above sea level. The habitat is mature lowland evergreen rain forest, dominated by a 430 m high granite inselberg. The site is located 100 km upriver from the nearest settlement, the town of Régina. Access is by river only, coupled with a three-hour walk. Although some poaching occurs in other parts of the reserve in relation to illegal gold mining (Laurance et al. 2012), the site is effectively protected from hunting due to permanent presence of researchers and/or staff. Logging does not occur inside the reserve.

The hunted and logged forest is situated on Montagne de Kaw ($4^{\circ}33'$ N, $52^{\circ}12'$ W), 70 km north-east of Nouragues Research Station. The climate is the same as at Nouragues, but for a higher mean annual rainfall of 4099 mm, with important local variations. Montagne de Kaw is a 40 km long, elongated hill, reaching 309 m above sea level (study locations from 20 to 290 m in elevation). Montagne de Kaw and Nouragues are part of the same forest landscape (Richard-Hansen 2010). The site is adjacent to the town of Roura, population 2600, and an hour's drive from Cayenne, the provincial capital. A road that runs along the ridge was opened in 1980 and paved in 1991. Both local and urban populations hunt along the road and on the tracks that go into the forest, using shotguns, motorized vehicles, and, for some of them, dogs and spotlights (O. Boissier, pers. obs.). Hunting is both recreational and commercial (C. Richard-Hansen, pers. comm.). Although parts of Montagne de Kaw are

protected as Kaw-Roura National Nature Reserve and Trésor Regional Nature Reserve, the forest is not effectively protected from hunting, which occurs within reserve boundaries (O. Boissier, pers. obs.; C. Richard-Hansen, pers. comm.). The most sought-after species include peccaries (Tayassuidae), deer (*Mazama* spp.), tapir (*Tapirus terrestris*), atelid and capuchin monkeys (*Ateles paniscus*, *Alouatta macconnelli*, *Cebus apella* and *C. olivaceus*), armadillos (Dasypodidae), paca (*Agouti paca*), agouti (*Dasyprocta leporina*), Cracidae, trumpeters (*Psophia crepitans*) and toucans (Ramphastidae) (C. Richard-Hansen, pers. comm.). Commercial selective logging occurs within a logging concession where 1941 m³ of timber are taken annually. *Qualea rosea* (Vochysiaceae) and *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) represent 60 % of the extracted volume.

Study species

All diurnal frugivorous and granivorous mammals and birds were recorded (Emmons and Feer 1997; Thiollay et al. 2001), with a few exceptions. Micromammals that cannot be surveyed by line transects and require the use of pitfall traps were not included. Among birds, overwhelmingly insectivorous families that contain some occasional or more regular frugivores were excluded. These were Picidae, Thamnophilidae, Tyrannidae and Vireonidae (del Hoyo et al. 2003, 2004, 2010; del Hoyo et al. 2002). Finally, nocturnal mammals were not censused, most notably Kinkajou *Potos flavus*, nocturnal rodents such as Paca *Agouti paca* and spiny rats *Proechimys* spp., and bats. Body mass, trophic guild and hunting pressure of each censused species is summarized in Table 1.

Line transects

We performed line transect censuses to estimate the density of frugivores and granivores at each site. Three transects were used at Nouragues (P, 16, E; control site) and four at Montagne de Kaw, two of which were in the logging concession (Z1 and Z2; hunting and logging) and two outside (C and T; hunting alone), including one in the illegally hunted Trésor Nature Reserve (T). Pre-existing transects from prior mammal surveys were selected at Nouragues and Trésor. The other three transects at Montagne de Kaw were on abandoned,

regrown tracks which were regularly used by hunters. Transect length was 2000 m at Nouragues. Transects at Montagne de Kaw were 1600, 1900, 2000 and 2100 m in length (Table 2). Transect length was fairly short compared with other similar studies (Lammertink 2004; Nuñez-Iturri and Howe 2007; Terborgh et al. 2008; Wright et al. 2000) given the great number of mammalian and avian species to be censused, which translated into high contact frequency along transects. Line transects appeared to be the best compromise to census both mammals and birds at the same time. Surveys were performed during the wet season (late January – early May) in 2010 and 2011. All surveys were conducted by the same observer (OB) to reduce observer bias. Transects were walked every day in turns, with each site being alternately censused for three weeks so as to minimize any seasonal effects. Transects were walked 10 times each over the two years of the study, four times in 2010 and six times in 2011. No survey was conducted on rainy days. If rain started during a transect walk, the census was suspended and resumed if rain stopped within 30 minutes, and aborted otherwise. Surveys started at 0700 h. Transects were walked at an average speed of 800 m.h^{-1} , with markers every 100 m for calibration. For each contact, the observer recorded the species, number of individuals, type of detection (visual or auditory), time, position along the transect, and estimated the perpendicular distance from the transect line to the animal or the center of the group for gregarious species. Distance was estimated in 5 m classes for visual contacts and in five distance intervals for acoustic contacts (0 – 20 m, 20 – 50 m, 50 – 100 m, 100 – 200 m and beyond 200 m). All distances beyond 200 m were subsequently discarded in the analyses. Distances to aural contacts were estimated in 2011 only. Birds flushed by the observer were recorded, but not those seen or heard flying past. This lead to an underestimation of species that call mostly in flight and remain silent when perched, such as some Psittacidae species (e.g. *Pionus* spp.). Quiet and secretive bird species that do not flush easily also tend to be underestimated, as with most bird survey methods (Bibby et al. 2000). Total distance walked was 136 km, 60 km at Nouragues and 76 km at Montagne de Kaw.

Data analysis

To compare species richness among sites, treatments and transects, we used EstimateS version 8.2.0 (Colwell 2006) to graph sample-based rarefaction curves (also known as expected species accumulation curves), using the analytical formula developed by Colwell et al. (2004). Because we wanted to compare samples in terms of species richness rather than

species density, we rescaled the rarefaction curves by individuals (Gotelli and Colwell 2001). To estimate the total species richness of each transect and thus take into account those species that remained undiscovered, we calculated the Incidence-based Coverage Estimator ICE (Chazdon et al. 1998), the incidence-based estimator Chao2 (Chao 1987) and the Michaelis-Menten model-based estimator MMMeans (Raaijmakers 1987) with EstimateS. ICE and Chao2 are nonparametric statistics, whereas MMMeans extrapolates species accumulation curves. ICE and Chao2 were calculated by considering each transect walk as a replicate for the transect (R. Colwell, pers. comm.). We chose these three estimators because they have been found to be the best predictors of tropical bird species richness (Herzog et al. 2002; Peh et al. 2005). We also calculated Simpson's ($1/D$) and Shannon's (H') diversity indices with EstimateS, and used the latter to derive Shannon's index of evenness ($J' = H' / \ln S$). Finally, we compared the communities of different sites, treatments and transects using Morisita-Horn index of similarity (MHIS), which we calculated with EstimateS.

We used DISTANCE 6.0 software (Thomas et al. 2009) to estimate animal densities from the 2011 data. Each species was analyzed separately, and observations were stratified by site and transect. Species with fewer than 10 contacts were not examined. Visual and acoustic detections were truncated to an effective strip width of 200 m on either side of the transect. The distance distribution of each species was examined and intervals were merged if necessary. We fit detection functions to the data, using uniform and half-normal key functions with or without adjustment terms. Whenever possible, separate detection functions were fit for Nouragues and Montagne de Kaw, to account for potential differences in detection probability between the two sites. The best model was selected on the basis of the lowest Akaike Information Criterion (Buckland et al. 2001). Model fit was examined with chi-square goodness-of-fit tests. Since distances were estimated by the same observer but not accurately measured with a rangefinder, the densities calculated are suitable for comparisons between sites and between species within this study, but their absolute value should not be used for comparisons with other studies. For each animal species, the density was considered different between the two sites when 95 % confidence intervals did not overlap. Besides, since several species had too few records to produce a reliable density estimate, or because their distance profile did not meet the assumptions of distance sampling (e.g. all animals on the transect line are detected, which is often violated in a tropical rain forest, Gale et al. 2009; Lee and Marsden 2012), we also computed an index of relative abundance for each species, defined as

the number of individuals or groups counted per kilometer (mean encounter rate). Data from both 2010 and 2011 were used for the calculation of this index.

Results

A total of 3015 contacts of target species were made over the course of the study, of which 86.8 % were acoustic, and 13.2 % visual. A total of 91 % of contacts were identified. Among the unidentified contacts, 71 % were identified at the genus level.

Species richness and diversity

Eighty species of frugivores and granivores were observed during the study, including 15 species of mammals and 65 species of birds. The same number of species, 69, was contacted at both sites (Table 2). This figure was reached with a smaller effort at Nouragues (60 km) compared to Montagne de Kaw (76 km), as illustrated by the rarefaction curves (Figure 1A). However this difference was not significant. Considering treatments, there was no difference between ‘hunted’ and ‘hunted and logged’, which followed the same pattern of species accumulation and did not significantly differ from the ‘protected’ treatment (Figure 1B). When individual transects were considered, three groups tended to differentiate in a pattern slightly different from what one might expect from treatment (Figure 1C). These were, with decreasing richness: (1) the Nouragues transects (P, 16, E), (2) the hunted and logged transects (Z1 and Z2) together with transect C (hunted/unlogged), and (3) transect T (hunted/unlogged). Transect T was significantly less rich than all three Nouragues transects, and significantly fewer species were recorded on transect Z2 than on transect E.

The three estimators of total species richness suggest that we missed 7-20 % of species actually present at Nouragues, and that 9-27 % of the community remained undetected at Montagne de Kaw (Figure 2). ICE and Chao2 indicate that transect C at Montagne de Kaw (hunted/unlogged) may be richer than transects at Nouragues. Conversely, all estimators suggest that transect T (hunted/unlogged) is less rich than any other transect, with the exception of transect Z2 (hunted/logged), whose shorter length (1600 m) makes comparisons with other transects difficult.

According to both Shannon's and Simpson's indices of diversity, the forest was more diverse at Nouragues than at Montagne de Kaw (Table 2). It was also more even. At the treatment level, both hunted and hunted and logged forests were less diverse than the protected forest of Nouragues. However, hunted and logged forests were not less diverse than forests affected by hunting alone; they were even more diverse. Transect T at Montagne de Kaw was much less diverse than all other transects. Transects at Nouragues were the most diverse. Transect Z1 (hunted/logged) was the most diverse at Montagne de Kaw.

Similarity

Nouragues and Montagne de Kaw shared 72.5 % of their species (58 species, MHIS 92.1 %). At the treatment level, the non-hunted and unlogged forest at Nouragues shared 69.3 % of its species with the hunted and unlogged treatment at Montagne de Kaw (52 species, MHIS 90.1 %) and 68 % with the hunted and logged treatment (51 species, MHIS 87.6 %). The two treatments at Montagne de Kaw shared 66.6 % of their species (46 species, MHIS 88.6 %).

At the transect level, the highest MHIS values were found within treatments: 91 % between Z1 and Z2 (hunted/logged) and 89 % between transects at Nouragues (Table 3). However, the similarity between C and T (hunted/unlogged) was low (80.7 %). The lowest similarity was found within Montagne de Kaw, between T and Z2 (73.8 %).

Abundance

Absolute density estimates could be calculated with Distance for only 37 individual species, out of 80 contacted during the study. In the case of 27 species, density could not be calculated because of insufficient sample size in 2011 (< 10 contacts). Among those for which a density estimate was obtained, nine species or groups of species exhibited significant differences in abundance between the two sites (Table 4). Five were significantly less abundant at Montagne de Kaw compared to Nouragues. These were Black Spider Monkey *Ateles paniscus*, ungulates (*Mazama americana*, *M. nemorivaga*, *Pecari tajacu* and *Tapirus terrestris*), Blue-crowned Motmot *Momotus momota*, Purple-throated Fruitcrow *Querula*

purpurata and Slate-colored Grosbeak *Saltator grossus*. Four species were significantly more abundant at Montagne de Kaw relative to Nouragues: Channel-billed Toucan *Ramphastos vitellinus*, Golden-headed Manakin *Pipra erythrocephala*, White-throated Manakin *Corapipo gutturalis* and Pectoral Sparrow *Arremon taciturnus*. Moreover, several other species showed marked differences in abundance between the two sites, even though sample size was probably too small for the differences to be significant. Red Howler Monkey *Alouatta macconnelli* was almost twelve times more abundant at Nouragues than at Montagne de Kaw, and Gray-fronted Dove *Leptotila rufaxilla* and White-crowned Manakin *Dixiphia pipra* were close to five and eight times more abundant at Montagne de Kaw, respectively. Finally, another five species or genera whose absolute densities could not be calculated with Distance were over five times more abundant at Nouragues according to the index of relative abundance: Black Curassow *Crax alector*, Macaws *Ara* spp., Collared Trogon *Trogon collaris*, Guianan Cock-of-the-rock *Rupicola rupicola* and Thrush-like Mourner *Schiffornis turdina*. There was thus a strong trend for lower abundance at Montagne de Kaw for eleven species or groups of species and for higher abundance for six species.

Discussion

Comparing sites

At the site level, the protected community at Nouragues tended to be richer, more even and more diverse than the hunted community at Montagne de Kaw. Yet Montagne de Kaw covers a greater altitudinal range than Nouragues (270 m versus 120 m), and transects there are scattered over a much greater area than at Nouragues. One could thus expect a greater species richness and diversity at Montagne de Kaw. The fact that the opposite trend is observed suggests that hunting might have an impoverishing effect on the community of frugivores and granivores, in addition to other potential ecological factors. Nevertheless, this effect was moderate at the community level since the two communities were very similar according to the Morisita-Horn index of similarity. It should be noted that, out of the 80 species recorded during the study, 32 are never hunted. If these are not indirectly affected by

hunting, they might limit the ‘visibility’ of the effect of hunting at the community level. A generalized linear model is under development to try and explain the differences observed in the density of each species between the two sites in terms of species body mass, trophic guild and hunting pressure, as defined in Table 1.

The effect of hunting at Montagne de Kaw is more clearly visible when it comes to the abundance of specific species. Out of the 11 species or species groups which exhibited strong signs of decreased abundance at Montagne de Kaw relative to Nouragues, four are large-bodied animals that are among the preferred targets of hunters: Black Spider Monkey, Red Howler Monkey, ungulates and Black Curassow (Peres 2000a; Redford and Robinson 1987; Richard-Hansen et al. 2009). These species are known to be sensitive to harvesting and to decrease in abundance following hunting (Bodmer et al. 1997; Peres and Palacios 2007). Most notably, Black Spider Monkey and Collared Peccary *Pecari tajacu* were never observed at Montagne de Kaw during the study. The former is probably locally extinct at the site. Abundance of this and other primate species will be discussed in more detail in chapter 2. Nevertheless, not all hunted species had lower densities at Montagne de Kaw: Capuchins *Cebus* spp. were present at densities similar to those observed at Nouragues, while Tinamous (Tinamidae) and Marail Guan *Penelope marail* seemed to be slightly more abundant and Channel-billed Toucan was five times more abundant at Montagne de Kaw relative to Nouragues. This could indicate moderate levels of hunting, with only the most sensitive, large-bodied species being affected. But this could also be explained by ecological factors, such as possibly more abundant food resources in some secondary patches at Montagne de Kaw.

Non-hunted species that were found to be less abundant at Montagne de Kaw than at Nouragues (e.g., *Trogon collaris*, *Querula purpurata*, *Saltator grossus*) may have ecological or biogeographical preferences for the primary forest of the interior. *Rupicola rupicola*, a cliff-nesting bird, breeds at both sites, but its nesting grounds were much closer to transects at Nouragues than at Montagne de Kaw, hence its scarcity at the latter site. Of six species with strong trends for higher abundance at Montagne de Kaw, three were manakins (Pipridae). All members of the family but *Tyranneteutes virescens* seemed to be more abundant at this site. Manakins feed primarily on fruits of Melastomataceae (del Hoyo et al. 2004), a family found to be abundant in the forest undergrowth at Montagne de Kaw (O. Boissier, pers. obs.), where it possibly benefits from the greater amount of light reaching the understory through larger canopy openings. The abundance of this food resource could be a possible explanation for the

higher density of manakins observed at Montagne de Kaw, especially on the logged transects. Light also plays a key role in manakin lek displays (Endler and Théry 1996; Théry 1990). The greater amount of light reaching the understory might also favor these birds by creating more suitable sites for leks. In addition, *Corapipo gutturalis* favors slopes (Restall et al. 2006), a topographical feature naturally more abundant at Montagne de Kaw. *Leptotila rufaxilla* was found to be much more abundant at Montagne de Kaw, especially on the logged transects, in accordance with this bird's preference for secondary growth (Barlow et al. 2007b).

Comparing treatments

While clear differences appeared at site level between Nouragues and Montagne de Kaw, some of which could be related to hunting, patterns of species richness and diversity within Montagne de Kaw did not fit with the 'hunting' and 'hunting and logging' treatments. Apart from a slightly lower similarity of the 'hunting and logging' treatment relative to Nouragues, logging did not seem to have a compounding effect with respect to hunting. This may be explained by some degree of heterogeneity between transects within treatments. Indeed, while transects at Nouragues and within the 'hunting and logging' treatment exhibited high similarity, transects C and T of the 'hunting' treatment were less similar. In particular, transect T in Trésor Nature Reserve was particularly species-poor and little diverse. This could be explained by a history of heavy hunting prior to the establishment of the reserve in 1997, with continued illegal hunting today (O. Boissier, pers. obs.). But this is unlikely to fully account for the lower diversity, which is observed at the community level, not for hunted species only. In this regard, the topographical situation of transect T may be responsible for its lower diversity. The transect is located at the foot of the hill, between 20 and 90 m in elevation, while all other transects at Montagne de Kaw start from the ridge and cover a much greater altitudinal range, approximately from the top to the bottom of the hill. But slopes have been shown to be biologically richer and to harbor more frugivores than areas downhill (Forget and Hammond 2005), which may explain the lower richness of transect T independently of anthropic factors. Interestingly, transects with the greatest elevation gain within one site (16 at Nouragues and Z1 at Montagne de Kaw) have the highest indices of diversity within their site, suggesting topography might play a key role in determining diversity at the transect level, before the effects of hunting and logging.

In contrast with species-poor transect T, transect C of the same ‘hunting’ treatment was the most species-rich transect at Montagne de Kaw, even exceeding the Nouragues transects according to two of the three species richness estimators. Yet, C is the transect located closest to the town of Roura, and could thus be expected to be the most impoverished by hunting. Again, the higher species richness of this transect is probably best explained by ecological factors. The forest at this transect is much more heterogeneous than along others. The transect goes through a diversity of forest habitats, including primary forest, secondary forest characterized in places by a *Heliconia*-rich undergrowth, and a *Euterpe oleracea* palm swamp. This probably creates a greater diversity of microhabitats as well as more ecotones, favoring a diversity of species with various ecological requirements that are not characteristic of the interior of primary forest. Three species found on this transect were observed nowhere else during the study: Common Squirrel Monkey *Saimiri sciureus*, White-bearded Manakin *Manacus manacus* and Pectoral Sparrow *Arremon taciturnus*. *S. sciureus* has a marked preference for riverine forest and thrives in secondary forest (Emmons and Feer 1997); a group was observed once in the palm swamp. *M. manacus* is typically associated with forest edges (del Hoyo et al. 2004) and was observed in a more open part of the forest, while *A. taciturnus* favors wet undergrowth (Tostain et al. 1992).

The ecological heterogeneity of transects T and C within the ‘hunting’ treatment thus makes it difficult to analyze differences between the ‘hunting’ and ‘hunting and logging’ treatments within Montagne de Kaw. Nonetheless, we believe that the conclusions drawn from the comparison between the two sites with respect to hunting still remain relevant.

Use of distance sampling in tropical rain forests

Among the study species, 27 had too few contacts for a density to be estimated with Distance. Many bird species in tropical forests occur at very low densities (Terborgh et al. 1990), which makes it challenging to reach sufficient sample size for estimation of densities with distance sampling. But sample size also proved limiting for those species for which a density estimate could be calculated. In several cases, density at one site was several times higher than at the other site, but the difference nonetheless proved non-significant, with overlapping 95 % confidence intervals. For these species (e.g., *Alouatta macconnelli*, *Leptotila rufaxilla*, *Brotogeris chrysopterus*, *Pionites melanocephala*, *Dixiphia pipra*), the

difference would be expected to become significant with greater sample size. But sample size was not the only obstacle to estimating densities with Distance. Several species (*Ibycter americanus*, *Patagioenas plumbea*, *Geotrygon montana*, *Trogon violaceus*, and *Trogon* spp. as a group) had enough observations for their density to be estimated (e.g., 136 contacts for *P. plumbea*). But no density estimate could be obtained for those species because of skewed distance profiles: the number of observations was highest at intermediate distances from the transect line, while it would be expected to be maximal on the transect line and decrease with increasing distances (Buckland et al. 2001). Rather than from a failure to detect all animals on the transect line, which is likely to happen for all species to some extent (Gale et al. 2009), we hypothesize that this might originate from the very nature of these birds' vocalizations. With the exception of *I. americanus*, these species all have low-pitched, resonating, sometimes muffled songs whose origin is hard to detect. This feature of many tropical forest bird songs (Chappuis 1971) probably leads to incorrect distance estimation. Birds close-by probably sound farther away than they actually are, leading to overestimation of distance and to the resulting skewed distance profile. But it should be noted that distance measurement errors for aural detections are not unique to these birds and are likely to occur for all species, even those with 'normal' distance profiles (Alldredge et al. 2007). However, this hypothesis does not hold in the case of Red-throated Caracara *I. americanus*. No contacts of this gregarious species were made within 50 m of the transect line, making fitting of a detection function impossible. The explanation may be behavioral. Groups of birds always detect the observer first and start alarm calling at a fair distance, which probably explains why there are no detections at close range.

Finally, detections of tanagers (Thraupidae) were sporadic, making density estimates available for only one vocal species (*Euphonia cayennensis*). Yet, many of these species are common (Tostain et al. 1992) and were regularly seen on camp at both sites (O. Boissier, pers. obs.). But their canopy-dwelling habits and thin, nondescript contact calls made them very difficult to detect on transects through vertical vegetation strata. These birds were easier to detect at Montagne de Kaw, especially on the logging concession (transects Z1 and Z2), where the more open canopy allowed better visibility. This biased detections relative to Nouragues, which illustrates the importance of vertical detectability in tropical forests. Yet, only horizontal distances are classically measured in distance sampling surveys.

Several assumptions of distance sampling may thus be violated in tropical rain forests: that all animals on the transect line are detected, that distances are accurately measured and

that animals do not react to the observer. These factors, combined with low densities of many species, make distance sampling in tropical rain forests challenging. Nonetheless, it still provides relatively robust estimates, which are more likely to be underestimated than overestimated (Gale et al. 2009).

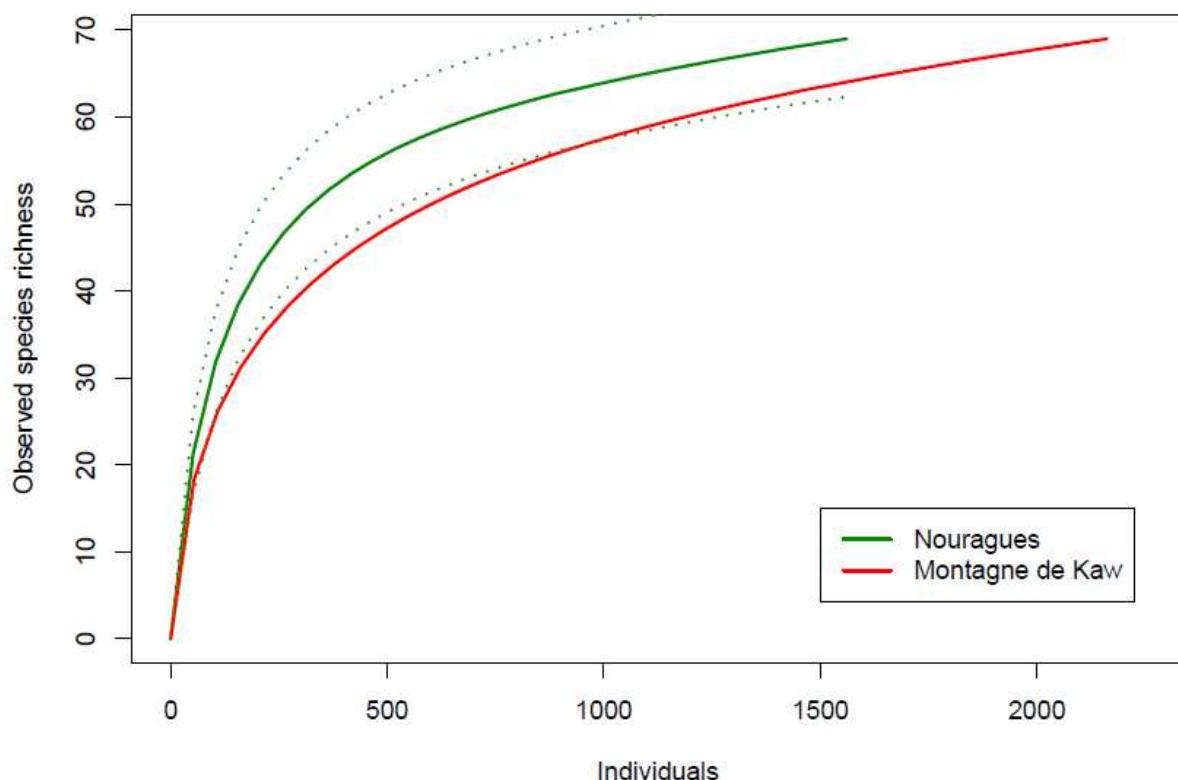
Conclusion

The comparison between Nouragues and Montagne de Kaw highlighted several possible consequences of hunting, both at the community and species level. Nonetheless, we had no site replicates, and the results should be interpreted with this caveat in mind. The diversity of situations between transects at Montagne de Kaw made comparisons between treatments within this site difficult. No definite conclusions could be drawn regarding the effects of logging.

The consequences on seed dispersal and predation of altered animal abundances at Montagne de Kaw can be multifold. The scarcity of large-bodied primates (*A. paniscus* and *A. macconnelli*) is likely to impact the regeneration of large-seeded tree species, while the abundance of manakins may be beneficial to understory shrubs. Such consequences on the key ecological process of seed dispersal will be further investigated in Chapter 2.

Figure 1: Sample-based rarefaction curves, with x-axis rescaled to the number of individuals observed. (A) By site: Nouragues and Montagne de Kaw, with 95 % confidence interval for Nouragues (dotted lines). (B) By treatment: protected (Nouragues), hunted (C and T) and hunted and logged (Z1 and Z2), with 95 % confidence interval for Nouragues (dotted lines). (C) By transect: P, 16, E (Nouragues) and C, T, Z1 and Z2 (Montagne de Kaw). 95 % confidence intervals are not shown for the sake of clarity.

A



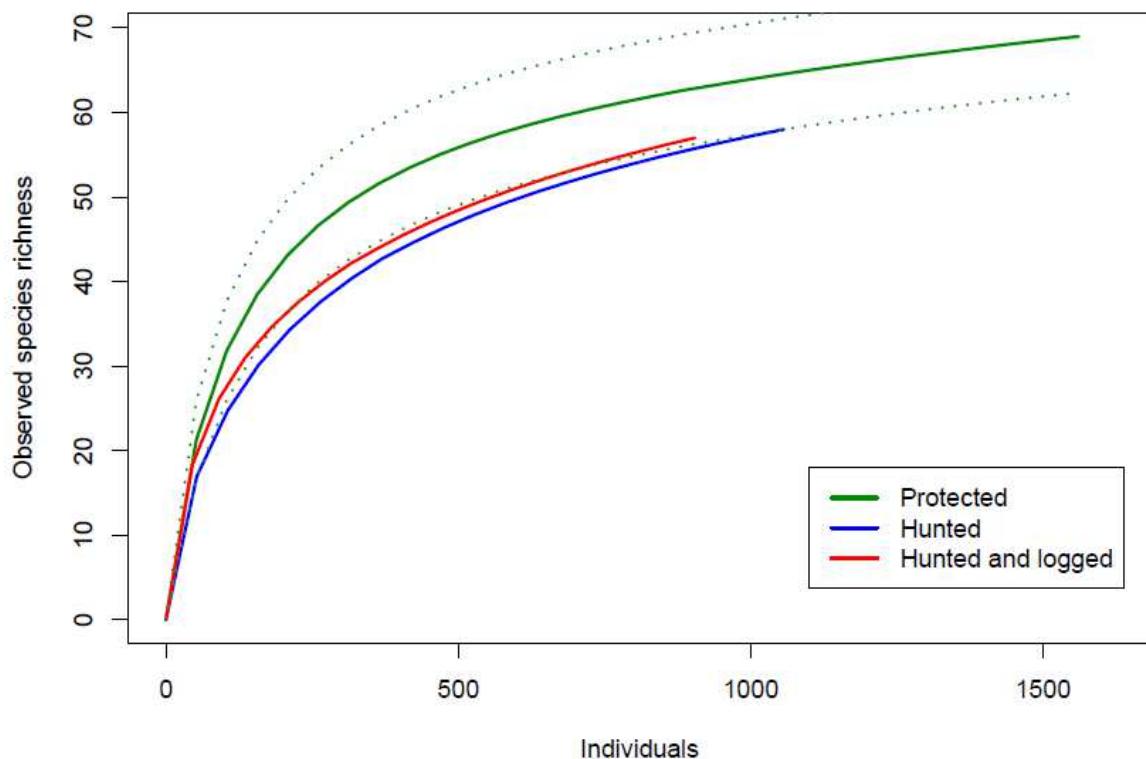
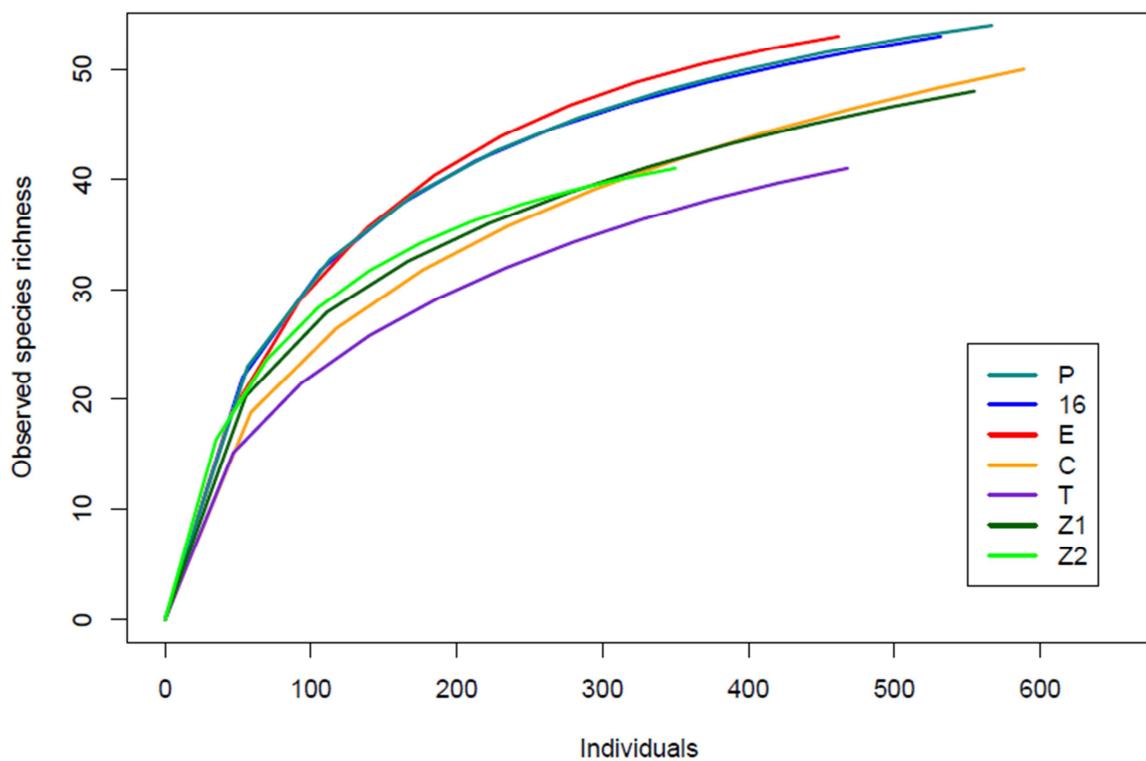
B**C**

Figure 2: Observed and estimated species richness of the seven transects: P, 16, E (Nouragues, protected), C, T (Montagne de Kaw, hunted), Z1 and Z2 (Montagne de Kaw, hunted and logged). Transect length is 2000 m, except for T (2100 m), Z1 (1900 m) and Z2 (1600 m). Bars represent standard deviations of Chao2. Standard deviations of ICE and MMMeans are not available.

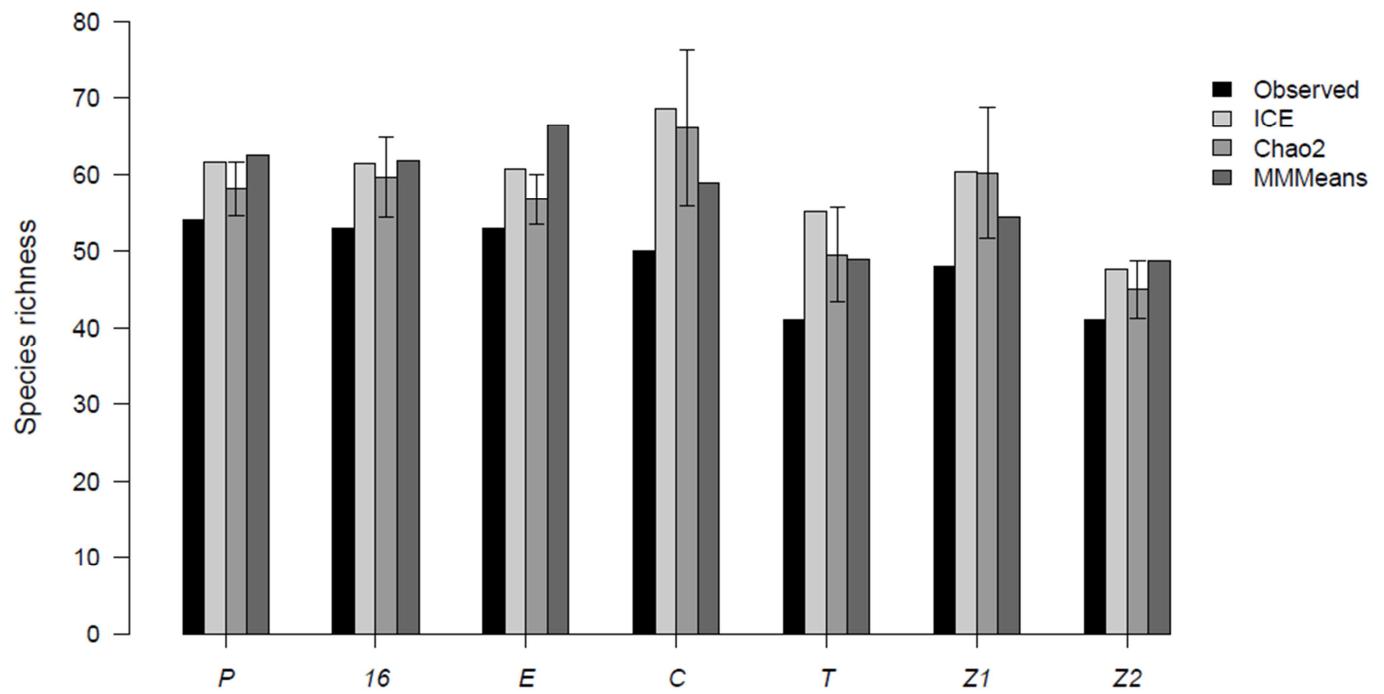


Table 1: Body mass, trophic guild and index of hunting pressure of all species recorded during the study. Trophic guild codes are: FRU – strict frugivore (> 90 % fruits); FRUGRA – frugivore-granivore; FRUINS – frugivore-insectivore (majority of fruits); INSFRU – insectivore-frugivore (majority of arthropods); GRAINS – granivore-insectivore; FRUFOL – frugivore-folivore; FRUCAR – frugivore-carnivore; NECFRU – nectarivore-frugivore. Index of hunting pressure: 0 – never hunted; 1 – occasionally hunted; 2 – moderately hunted; 3 – intensively hunted (most sought-after species). Data on body mass and trophic guild from Emmons & Feer (1997), Wilson & Mittermeier (2009, 2011), del Hoyo et al. (2004, 2005, 2011; 1992, 1994, 1996, 1997, 2001, 2002), Remsen et al. (1993). Index of hunting pressure developed with help from C. Richard-Hansen (ONCFS), based on a database of 8000 hunting kills from French Guiana (Richard-Hansen et al. 2009).

	Body mass (g)	Trophic guild	Hunting pressure
MAMMALS			
Primates			
<i>Saguinus midas</i>	540	INSFRU	1
<i>Cebus apella</i>	3100	FRUINS	3
<i>Cebus olivaceus</i>	3250	FRUINS	3
<i>Saimiri sciureus</i>	940	INSFRU	1
<i>Pithecia pithecia</i>	2000	FRUGRA	1
<i>Alouatta macconnelli</i>	7350	FRUFOL	3
<i>Ateles paniscus</i>	10500	FRU	3
Rodents			
<i>Dasyprocta leporina</i>	4450	FRUGRA	3
<i>Myoprocta acouchy</i>	1250	FRUGRA	1
<i>Sciurus aestuans</i>	189	FRUGRA	0
<i>Sciurillus pusillus</i>	39	?	0
Ungulates			
<i>Mazama americana</i>	32500	FRUGRA	3
<i>Pecari tajacu</i>	21500	FRUGRA	3
<i>Tapirus terrestris</i>	240000	FRUFOL	3
Carnivores			
<i>Eira barbara</i>	4850	FRUCAR	0
BIRDS			
Tinamidae			
<i>Tinamus major</i>	970	FRUGRA	3
<i>Crypturellus cinereus</i>	519	FRUGRA	3

<i>Crypturellus variegatus</i>	389	FRUGRA	3
Cracidae			
<i>Ortalis motmot</i>	503	FRU	2
<i>Penelope marail</i>	893	FRU	3
<i>Crax alector</i>	3075	FRU	3
Falconidae			
<i>Ibycter americanus</i>	595	INSFRU	1
Psophiidae			
<i>Psophia crepitans</i>	1250	FRU	3
Columbidae			
<i>Patagioenas plumbea</i>	202	FRUGRA	1
<i>Patagioenas speciosa</i>	288	FRUGRA	1
<i>Patagioenas subvinacea</i>	172	FRUGRA	1
<i>Leptotila rufaxilla</i>	149	GRAINS	1
<i>Geotrygon montana</i>	119	GRAINS	1
Psittacidae			
<i>Ara chloroptera</i>	1379	FRUGRA	1
<i>Pyrrhura picta</i>	66	FRUGRA	1
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	64	FRUGRA	1
<i>Pionites melanocephala</i>	150	FRUGRA	1
<i>Pionopsitta caica</i>	132	FRUGRA	1
<i>Pionus fuscus</i>	204	FRUGRA	2
<i>Pionus menstruus</i>	252	FRUGRA	2
<i>Amazona farinosa</i>	651	FRUGRA	2
<i>Amazona amazonica</i>	384	FRUGRA	2
<i>Amazona dufresniana</i>	548	FRUGRA	2
<i>Deroptyus accipitrinus</i>	245	FRUGRA	2
Trogonidae			
<i>Trogon collaris</i>	56	INSFRU	0
<i>Trogon melanurus</i>	87	FRUINS	0
<i>Trogon rufus</i>	53	INSFRU	0
<i>Trogon violaceus</i>	48	INSFRU	0
<i>Trogon viridis</i>	84	FRUINS	0
Momotidae			
<i>Momotus momota</i>	140	INSFRU	0
Capitonidae			
<i>Capito niger</i>	57	FRUINS	0
Ramphastidae			
<i>Selenidera culik</i>	147	FRU	1
<i>Pteroglossus aracari</i>	251	FRU	2
<i>Pteroglossus viridis</i>	136	FRU	2
<i>Ramphastos tucanus</i>	608	FRU	3
<i>Ramphastos vitellinus</i>	370	FRU	3
Cotingidae			
<i>Lipaugus vociferans</i>	69	FRUINS	1
<i>Phoenicircus carnifex</i>	89	FRU	1
<i>Xipholena punicea</i>	67	FRUINS	1

<i>Querula purpurata</i>	101	FRUINS	1
<i>Perissocephalus tricolor</i>	335	FRUINS	1
<i>Rupicola rupicola</i>	211	FRUINS	1
Pipridae			
<i>Dixiphia pipra</i>	12	FRUINS	0
<i>Pipra erythrocephala</i>	12	FRUINS	0
<i>Corapipo gutturalis</i>	8	FRUINS	0
<i>Lepidothrix serena</i>	11	FRUINS	0
<i>Manacus manacus</i>	17	FRUINS	0
<i>Tyrannetes virescens</i>	7	FRUINS	0
Tityridés			
<i>Schiffornis turdina</i>	31	INSFRU	0
Turdidae			
<i>Turdus albicollis</i>	59	INSFRU	0
Thraupidae			
<i>Tachyphonus surinamus</i>	21	FRUINS	0
<i>Tangara chilensis</i>	17	FRUINS	0
<i>Tangara velia</i>	21	FRUINS	0
<i>Tangara gyrola</i>	22	FRUINS	0
<i>Chlorophanes spiza</i>	19	FRUINS	0
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	11	FRUINS	0
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	15	FRUINS	0
<i>Coereba flaveola</i>	10	NECFRU	0
<i>Euphonia cayennensis</i>	14	FRUINS	0
<i>Euphonia minuta</i>	10	FRUINS	0
Cardinalidae			
<i>Caryothraustes canadensis</i>	34	FRUINS	0
<i>Saltator grossus</i>	47	GRAINS	0
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	33	GRAINS	0
Emberizidae			
<i>Arremon taciturnus</i>	27	GRAINS	0
Icteridae			
<i>Psarocolius viridis</i>	310	INSFRU	1

Table 2: Transect length, species richness (S), total number of individuals observed (N), Shannon's (H') and Simpson's (1/D) indices of diversity and Shannon's index of evenness (J') at each site, treatment and transect.

Sites and transects	Transect length (km)	Species richness S	Individuals N	Shannon H'	Simpson 1/D	Shannon Evenness J'
Nouragues	6	69	1561	3.41	14.78	0.81
P	2	54	567	3.28	13.25	0.82
16	2	53	532	3.3	14.95	0.83
E	2	53	462	3.21	13.84	0.81
Montagne de Kaw	7.6	69	2162	3.14	12.05	0.74
<i>Hunting</i>	4.1	58	1057	3	9.11	0.74
C	2	50	589	3.02	11.18	0.77
T	2.1	41	468	2.6	6.22	0.70
<i>Hunting + logging</i>	3.5	57	905	3.16	13.58	0.78
Z1	1.9	48	555	3.09	13.72	0.80
Z2	1.6	41	350	3.04	12.35	0.82

Table 3: Morisita-Horn similarity of community composition between transects.

	P	16	E	C	T	Z1	Z2
P	-	-	-	-	-	-	-
16	89.3	-	-	-	-	-	-
E	89.5	89.5	-	-	-	-	-
C	88.1	81.2	78.3	-	-	-	-
T	85.2	80.6	78.5	80.7	-	-	-
Z1	87.7	80.9	80.9	88.1	80.4	-	-
Z2	85.8	77.7	80.9	83.5	73.8	91	-

Table 4: Abundances of each species expressed as mean encounter rate (ER; 2010 and 2011 data; individuals or groups per km) and absolute density estimate (DE; 2011 data; individuals or groups per km²) calculated with Distance. Both measures are given for each transect and site. For the sake of clarity, 95 % confidence intervals for density estimates are only given for sites. In a few cases when not all contacts could be identified at species level, abundances were also calculated at a higher taxonomic level. Species or species groups with significant differences in absolute density (non-overlapping 95 % confidence intervals) between Nouragues and Montagne de Kaw appear in bold. Because they take detectability into account, absolute density estimates should be considered over mean encounter rates when both are available. *Alouatta macconnelli*, *Cebus* spp., *Dasyprocta leporina* and *Psophia crepitans* absolute density estimates are based on 2010 and 2011 visual data.

^a Abundances of these gregarious species are in groups per km or km². All other species in individuals per km or km².

	Nouragues								Montagne de Kaw								Montagne de Kaw		
	P		16		E		Nouragues		C		T		Z1		Z2				
	ER	DE	ER	DE	ER	DE	ER	DE (95% CI)	ER	DE	ER	DE	ER	DE	ER	DE	ER	DE (95% CI)	
MAMMALS																			
Primates																			
<i>Saguinus midas</i> ^a	0.10	1.29	0.20	3.86	0.15	2.58	0.15	2.58 (1.31 - 5.05)	0.45	6.44	0	0	0.26	4.07	0.25	1.61	0.24	3.05 (1.17 - 7.92)	
<i>Cebus apella</i> ^a	0.10	-	0	-	0.15	-	0.08	-	0.05	-	0.10	-	0.05	-	0	-	0.05	-	
<i>Cebus olivaceus</i> ^a	0	-	0	-	0.05	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	
<i>Cebus</i> spp. ^a	0.10	1.63	0	0	0.20	3.27	0.10	1.63 (0.53 - 5.03)	0.05	0.90	0.14	2.57	0.05	0.95	0.13	1.02	0.09	1.39 (0.67 - 2.87)	
<i>Saimiri sciureus</i> ^a	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0	-	0.01	-	
<i>Pithecia pithecia</i> ^a	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0.01	-	
<i>Alouatta macconnelli</i> ^a	0.15	1.70	0.35	3.98	0	0	0.17	1.89 (0.63 - 5.69)	0	0	0.05	0.60	0	0	0.06	0	0.03	0.16 (0.03 - 0.77)	

<i>Ateles paniscus</i>^a	0.10	1.80	0.60	8.11	0.80	6.31	0.50	5.41 (2.57 - 11.36)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodents																				
<i>Dasyprocta leporina</i>	0.50	7.06	0	0	0.05	3.53	0.18	3.53 (1.14 - 10.99)	0.05	0	0.10	1.85	0	0	0.13	4.42	0.07	1.50 (0.42 - 5.35)		
<i>Myoprocta acouchy</i>	0.15	11.41	0.10	7.61	0.05	3.80	0.10	7.61 (3.69 - 15.66)	0	0	0.05	5.66	0.16	12.51	0.06	7.43	0.07	6.26 (2.25 - 17.38)		
<i>Sciurus aestuans</i>	0.10	8.32	0	0	0.20	12.48	0.10	6.93 (2.42 - 19.82)	0.35	12.22	0.10	5.82	0.16	12.87	0.38	15.28	0.24	11.26 (5.38 - 23.57)		
<i>Sciurillus pusillus</i>	0.10	-	0	-	0	-	0.03	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	
Ungulates																				
<i>Mazama americana</i>	0.05	-	0.05	-	0	-	0.03	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	
<i>Pecari tajacu</i>	0.05	-	0.15	-	0.25	-	0.15	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	
<i>Tapirus terrestris</i>	0	-	0.05	-	0	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	
Ungulates spp.	0.20	7.31	0.25	5.48	0.35	3.65	0.27	5.48 (2.70 - 11.12)	0	0	0.05	0	0.05	0	0.06	1.95	0.04	0.41 (0.07 - 2.48)		
Carnivores																				
<i>Eira barbara</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0.01	-	-	
BIRDS																				
Tinamidae																				
<i>Tinamus major</i>	0.05	0	0.20	0.42	0.10	0	0.12	0.14 (0.03 - 0.71)	0.30	0.83	0	0	0	0	0.25	1.04	0.13	0.44 (0.14 - 1.33)		
<i>Crypturellus cinereus</i>	0	-	0	-	0.05	-	0.02	-	0.10	-	0	-	0	-	0	-	0.03	-	-	
<i>Crypturellus variegatus</i>	0.50	0.63	0.55	1.25	0.30	0.42	0.45	0.76 (0.41 - 1.43)	0.95	2.16	0.48	0.69	0.79	1.77	1.06	2.10	0.80	1.64 (1.07 - 2.53)		

Cracidae																		
<i>Ortalis motmot</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.06	-	0.01	-
<i>Penelope marail</i>	0	-	0.05	-	0.15	-	0.07	-	0.25	-	0.19	-	0.16	-	0	-	0.16	-
<i>Crax alector</i>	0	-	0.45	-	0.15	-	0.20	-	0	-	0	-	0	-	0.06	-	0.01	-
Cracidae spp.	0	0	0.50	4.86	0.30	7.29	0.27	4.05	0.25	4.17	0.19	3.97	0.16	2.19	0.13	0	0.18	2.74
									(1.11 - 14.77)									(1.21 - 6.23)
Falconidae																		
<i>Ibycter americanus^a</i>	0.35	-	0.45	-	0.10	-	0.30	-	0.25	-	0.10	-	0.37	-	0.38	-	0.26	-
Psophiidae																		
<i>Psophia crepitans^a</i>	0.15	1.52	0.05	0.76	0.25	3.03	0.15	1.77	0.05	0.83	0.10	1.59	0.05	0.88	0	0	0.05	0.86
								(0.83 - 3.75)										(0.41 - 1.81)
Columbidae																		
<i>Patagioenas plumbea</i>	1.80	-	1.50	-	1.70	-	1.67	-	1.05	-	3.05	-	2.53	-	0.94	-	1.95	-
<i>Patagioenas speciosa</i>	0	-	0.20	-	0.05	-	0.08	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Patagioenas subvinacea</i>	0.20	0.22	1.05	2.88	0.30	0.44	0.52	1.18	0.05	0	0.19	0	0.74	1.32	0.56	1.56	0.37	0.66
								(0.33 - 4.21)										(0.21 - 2.04)
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.35	1.04	0.45	1.67	0.15	0.21	0.32	0.97	0.55	3.26	0	0	1.84	9.80	1.50	6.40	0.92	4.65
								(0.43 - 2.20)										(1.76 - 12.30)
<i>Geotrygon montana</i>	0.10	-	0.20	-	0.10	-	0.13	-	0.40	-	0.33	-	0.84	-	0.13	-	0.43	-
Psittacidae																		
<i>Ara chloroptera^a</i>	0.05	-	0	-	0	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Ara</i> spp. ^a	0.10	-	0.25	-	0.15	-	0.17	-	0	-	0	-	0.11	-	0	-	0.03	-
<i>Pyrrhura picta^a</i>	0.25	-	0.05	-	0	-	0.10	-	0.05	-	0	-	0.05	-	0.25	-	0.08	-
<i>Brotogeris chrysopterus^a</i>	0.45	6.19	0.15	0.88	0.25	2.65	0.28	3.24	0	0	0.10	0	0.26	1.86	0.19	2.21	0.13	0.93
								(1.26 - 8.36)										(0.29 - 3.00)
<i>Pionites melanocephala^a</i>	0.15	1.61	0.10	0	0.25	2.68	0.17	1.43	0.05	1.03	0.43	6.88	0.26	4.34	0.38	5.16	0.28	4.34
								(0.47 - 4.34)										(2.09 - 9.04)
<i>Pionopsitta caica^a</i>	0	-	0	-	0.05	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Pionus fuscus^a</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0.05	-	0.26	-	0	-	0.09	-
<i>Pionus menstruus^a</i>	0.15	-	0.40	-	0.15	-	0.23	-	0.05	-	0	-	0.11	-	0	-	0.04	-

<i>Pionus</i> spp. ^a	0.20	1.06	0.50	2.65	0.15	1.06	0.28	1.59 (0.77 - 3.30)	0.10	0.53	0.05	0.51	0.42	3.35	0.06	0.66	0.16	1.26 (0.43 - 3.66)
<i>Amazona farinosa</i> ^a	0.30	-	0.45	-	0.35	-	0.37	-	0.10	-	0.76	-	0.58	-	0.25	-	0.43	-
<i>Amazona amazonica</i> ^a	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.06	-	0.01	-
<i>Amazona dufresniana</i> ^a	0	-	0.30	-	0	-	0.10	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>Amazona</i> spp. ^a	0.65	4.49	1.15	7.19	0.90	4.49	0.90	5.39 (3.44 - 8.45)	0.35	1.35	0.95	5.99	1.11	6.15	0.56	5.05	0.75	4.61 (2.61 - 8.16)
<i>Deroptyus accipitrinus</i> ^a	0.10	0.42	0.25	0.83	0.10	0.42	0.15	0.56 (0.34 - 0.90)	0.10	0.21	0.10	0.40	0	0	0	0	0.05	0.16 (0.06 - 0.48)
Trogonidae																		
<i>Trogon collaris</i>	0.10	-	0.25	-	0	-	0.12	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0.01	-
<i>Trogon melanurus</i>	0.60	1.67	0.35	1.04	0.20	0.21	0.38	0.97 (0.43 - 2.20)	0.20	0.21	0.43	0.60	0.11	0.22	0.19	0	0.24	0.27 (0.12 - 0.64)
<i>Trogon rufus</i>	0	0	0.50	7.18	0.05	1.03	0.18	2.73 (0.64 - 11.68)	0.30	2.56	0.14	0.61	0.21	2.69	0	0	0.17	1.52 (0.61 - 3.77)
<i>Trogon violaceus</i>	0.25	-	0.40	-	0.30	-	0.32	-	0.25	-	0.14	-	0.05	-	0	-	0.12	-
<i>Trogon viridis</i>	0.65	3.61	0.15	0	0.25	1.08	0.35	1.56 (0.44 - 5.50)	0.30	0.99	0.33	1.26	0.26	1.74	0.25	0.41	0.29	1.13 (0.63 - 2.04)
<i>Trogon</i> spp.	2.25	-	2.00	-	1.50	-	1.92	-	1.15	-	1.43	-	0.84	-	0.88	-	1.09	-
Momotidae																		
<i>Momotus momota</i>	1.30	6.64	0.50	2.66	0.10	0.44	0.63	3.25 (1.13 - 9.35)	0.05	0.37	0	0	0.11	0.78	0	0	0.04	0.29 (0.09 - 0.94)
Capitonidae																		
<i>Capito niger</i>	0.05	0.82	0.20	3.26	0.05	0.82	0.10	1.63 (0.60 - 4.47)	0.15	2.45	0	0	0	0.19	3.06	0.08	1.29 (0.40 - 4.17)	
Ramphastidae																		
<i>Selenidera culik</i> ^a	0.35	4.95	0.35	4.95	0.35	4.95	0.35	4.95 (3.76 - 6.51)	0.30	2.97	0.19	0.94	0.58	9.38	0.69	8.66	0.42	5.21 (2.34 - 11.61)
<i>Pteroglossus aracari</i> ^a	0.25	2.33	0.10	1.17	0.30	1.75	0.22	1.75 (1.00 - 3.07)	0.10	1.17	0.10	0	0.16	0.61	0.19	0.73	0.13	0.61 (0.26 - 1.46)

<i>Pteroglossus viridis</i> ^a	0.05	-	0	-	0	-	0.02	-	0.05	-	0	-	0	-	0	-	0.01	-
<i>Ramphastos tucanus</i> ^a	0.55	1.46	0.75	1.46	0.55	1.46	0.62	1.46 <i>(1.25 - 1.70)</i>	0.30	0.63	0.71	1.79	0.95	2.85	0.31	0.78	0.58	1.54 <i>(0.80 - 2.95)</i>
<i>Ramphastos vitellinus</i>^a	0.35	0.83	0.45	0.63	0.25	0.63	0.35	0.69 <i>(0.51 - 0.94)</i>	0.95	5.42	0.67	3.17	0.68	2.63	0.38	2.60	0.68	3.51 <i>(2.26 - 5.46)</i>
<i>Ramphastos</i> spp. ^a	0.95	2.29	1.25	2.08	0.80	2.08	1.00	2.15 <i>(1.87 - 2.48)</i>	1.30	5.47	1.48	5.54	1.63	6.84	0.75	3.42	1.31	5.40 <i>(3.86 - 7.55)</i>
Cotingidae																		
<i>Lipaugus vociferans</i>	6.65	32.86	5.55	27.95	4.70	25.01	5.63	28.61 <i>(23.28-35.16)</i>	7.00	42.00	8.05	59.07	5.79	31.96	4.50	33.92	6.46	42.51 <i>(31.25-57.82)</i>
<i>Phoenicircus carnifex</i>	0.20	4.52	0.05	1.13	0.15	3.39	0.13	3.01 <i>(1.36 - 6.66)</i>	0	0	0	0	0.05	1.19	0.13	2.82	0.04	0.89 <i>(0.24 - 3.38)</i>
<i>Xipholena punicea</i>	0.05	-	0	-	0	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0.13	-	0.03	-
<i>Querula purpurata</i>^a	0.35	0.83	0.10	0.42	0.35	0.83	0.27	0.69 <i>(0.47 - 1.02)</i>	0.05	0	0.05	0.20	0.05	0	0	0	0.04	0.05 <i>(0.01 - 0.26)</i>
<i>Perissocephalus tricolor</i>	0.20	-	0.15	-	0.05	-	0.13	-	0	-	0.10	-	0	-	0	-	0.03	-
<i>Rupicola rupicola</i>	0.25	-	0.25	-	0.05	-	0.18	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0.01	-
Pipridae																		
<i>Dixiphia pipra</i>	0	0	0.05	1.71	0.10	0	0.05	0.57 <i>(0.11 - 3.04)</i>	0.05	2.07	0.05	1.97	0.21	8.71	0.25	5.17	0.13	4.35 <i>(1.78 - 10.67)</i>
<i>Pipra erythrocephala</i>	0	0	0	0	0.10	2.77	0.03	0.92 <i>(0.18 - 4.77)</i>	1.25	24.90	0.86	13.84	1.84	24.03	0.38	12.97	1.11	19.12 <i>(12.29-29.73)</i>
<i>Corapipo gutturalis</i>	0	0	0	0	0.15	1.24	0.05	0.41 <i>(0.08 - 2.16)</i>	0.15	3.72	0.24	0	0.47	10.45	0.44	10.86	0.32	5.88 <i>(2.38 - 14.54)</i>
<i>Lepidothrix serena</i>	1.70	28.06	0.45	12.47	1.55	31.17	1.23	23.9 <i>(13.30-42.95)</i>	1.75	27.54	0.29	2.76	2.42	41.19	3.25	57.98	1.83	30.51 <i>(13.82-67.38)</i>
<i>Manacus manacus</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0	-	0.01	-
<i>Tyranneteutes virescens</i>	0	-	0.10	-	0.15	-	0.08	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0.01	-

Tityridae																			
<i>Schiffornis turdina</i>	0.15	-	0.10	-	0.15	-	0.13	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	
Turdidae																			
<i>Turdus albicollis</i>	0.85	5.59	2.00	10.39	1.40	7.59	1.42	7.86 (5.35 - 11.53)	1.75	8.38	0.90	5.81	0.47	2.81	1.00	5.72	1.04	5.72 (3.74 - 8.74)	
Thraupidae																			
<i>Tachyphonus surinamus</i>	0.15	-	0	-	0	-	0.05	-	0.20	-	0.05	-	0.26	-	0.13	-	0.16	-	
<i>Tangara chilensis</i>	0.35	-	0	-	0	-	0.12	-	0.20	-	0	-	0.11	-	0	-	0.08	-	
<i>Tangara velia</i>	0.05	-	0	-	0	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	
<i>Tangara gyrola</i>	0	-	0.05	-	0	-	0.02	-	0	-	0	-	0	-	0.06	-	0.01	-	
<i>Chlorophanes spiza</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0	-	0	-	0.01	-	
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	0	-	0.05	-	0	-	0.02	-	0.25	-	0	-	0.05	-	0.06	-	0.09	-	
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	0.10	-	0	-	0	-	0.03	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	
<i>Coereba flaveola</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.11	-	0	-	0.03	-	
<i>Euphonia cayennensis</i>	0.40	2.92	0.25	2.92	0.15	2.19	0.27	2.67 (1.79 - 3.99)	0.05	0.73	0.10	0.69	0.26	3.07	0.06	0.91	0.12	1.34 (0.56 - 3.22)	
<i>Euphonia minuta</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0.05	-	0	-	0.01	-	
Cardinalidae																			
<i>Caryothraustes canadensis^a</i>	0.85	8.07	0.20	2.02	0.45	3.36	0.50	4.48 (1.99 - 10.11)	0.10	0.67	0.19	0	0.16	2.12	0.50	5.04	0.22	1.77 (0.57 - 5.45)	
<i>Saltator grossus</i>	0.40	1.25	0.65	2.50	0.30	0.83	0.45	1.53 (0.82 - 2.86)	0.05	0.21	0	0	0.05	0.22	0	0	0.03	0.11 (0.04 - 0.31)	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	0.20	2.09	0	0	0	0	0.07	0.7 (0.13 - 3.71)	0.25	2.61	0	0	0	0	0	0	0.07	0.69 (0.13 - 3.52)	
Emberizidae																			
<i>Arremon taciturnus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.95	32.42	0	0	0	0	0	0.25	8.53 (1.68 - 43.37)		

Icteridae	<i>Psarocolius viridis</i>	1.55	6.76	0.50	2.46	0.35	3.69	0.80	4.30	3.55	8.61	0.38	3.42	1.68	9.07	0.56	6.28	1.58	6.80
									(2.27 - 8.16)									(4.26 - 10.84)	

Si les impacts de la chasse et de l'exploitation forestière sont difficiles à déceler à l'échelle de la communauté, plusieurs espèces de grande taille voient néanmoins leurs abondances nettement réduites sur la Montagne de Kaw en raison de la chasse : l'Atèle noir *Ateles paniscus*, le Singe hurleur roux *Alouatta macconnelli*, les Ongulés et le Hocco alector *Crax alector*. D'autres espèces non chassées sont également moins abondantes sur la Montagne de Kaw. Or, beaucoup de ces espèces sont des disperseurs de graines très importants, comme par exemple les Atélidés, qui assurent la dispersion de nombreuses espèces d'arbres à grosses graines. Néanmoins, d'autres disperseurs clés tels que le Toucan ariel *Ramphastos vitellinus* se trouvent au contraire être plus abondants sur la Montagne de Kaw, ce qui pourrait potentiellement compenser la raréfaction des grands primates. Nous allons donc maintenant étudier comment la raréfaction des grands frugivores chassés et les différences d'abondance des autres espèces se traduisent au niveau de la dispersion des graines. Nous évaluerons ces conséquences au niveau de la communauté en mesurant aux Nouragues et sur la Montagne de Kaw le taux d'enlèvement des graines de quatre grandes familles endozoochoires : les Burseraceae, les Myristicaceae, les Sapotaceae et les Fabaceae.

Chapitre 2

Human-induced modifications of the frugivore community translate into reduced seed removal at the community level in a Neotropical rainforest

Manuscrit invité soumis à *Biological Conservation*

Abstract

Tropical rainforests worldwide are under increasing pressure from human activities, which are altering key ecosystem processes such as plant-animal interactions. However, while the direct impact of anthropogenic disturbance on components of communities such as game species has been well studied, the consequences of such defaunation for mutualistic interactions such as seed dispersal remains chiefly understood at the plant species level. We asked whether communities of endozoochorous tree species had altered seed removal in forests affected by hunting and logging and if this could be related to modifications of the frugivore community. We focused on four families of animal-dispersed trees (Sapotaceae, Myristicaceae, Burseraceae and Fabaceae) at two forest sites in French Guiana: Nouragues (protected) and Montagne de Kaw (hunted and partly logged). We assessed the abundance of the seed dispersers and predators of our focal families by conducting daytime distance sampling along line transects. Several key dispersers such as large-bodied primates were greatly reduced in abundance at Kaw, where the specialist frugivore *Ateles paniscus* is probably extinct. In parallel, we estimated seed removal rates from fruit and seed counts conducted in one-square-meter quadrats placed under fruiting trees. Seed removal rates dropped from 77 % at Nouragues to 47 % at Kaw, confirming that the loss of frugivores induced by human disturbance impacts seed removal at the community level. In contrast to

Sapotaceae, whose seeds are dispersed by mammals, weaker declines in seed removal for Burseraceae and Myristicaceae suggest that some compensation may occur for these bird- and mammal-dispersed families, probably because of the high abundance of toucans at the disturbed site.

Key words: seed dispersal; hunting; logging; frugivory; French Guiana; tropical rain forest

Introduction

Large vertebrates in tropical forests are under major threat from overhunting across all continents (Corlett 2007; Cuthbert 2010; Fa and Brown 2009; Peres and Palacios 2007). Harvest rates often prove unsustainable (Fa et al. 2002; Robinson and Bennett 2004), and hunting pressure on game species is sometimes compounded by other forms of human disturbance such as logging (Robinson et al. 1999). Together with habitat loss, these pressures have combined to bring species such as tapirs, primates, hornbills and cracids to the brink of extinction (IUCN 2012). But beyond the issue of local or global extinctions, many of the species targeted by hunters are involved in key ecological interactions with plants that profoundly influence plant regeneration and forest dynamics (Dirzo 2001; Wright 2003).

Previous studies have shown frugivores to be more sensitive than other trophic guilds to overhunting (Peres and Palacios 2007) or other forms of forest disturbance (Gray et al. 2007). But as seed dispersers, these animals play a key role in plant regeneration. They ensure the survival of seeds away from parent trees (Chapman and Chapman 1995; Connell 1971; Janzen 1970), shape the spatial pattern of trees in the forest (Fragoso et al. 2003; Howe 1989; Julliot 1997; Russo and Augspurger 2004; Terborgh and Nuñez-Iturri 2006) and facilitate establishment in new territories (Galindo-González et al. 2000; Howe and Smallwood 1982). Moreover, a majority of woody plants in tropical forests rely on vertebrates for seed dispersal (Forget et al. 2007). The possibility that overhunting might indirectly impact seed dispersal has first been raised by Dirzo & Miranda (1991), and Redford (1992) highlighted the fact that an otherwise intact forest depleted of its seed dispersers would have many of its ecological processes stalled.

At the recruitment stage, hunting has been shown to reduce the density and species richness of saplings of tree species dispersed by game animals (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Terborgh et al. 2008; Vanthomme et al. 2010). Further up the seed dispersal loop, the observed differences in sapling recruitment can be explained by hunting-induced seed dispersal limitation. Fewer frugivores visit fruiting trees in hunted forests, which translates into reduced seed removal in the canopy (Holbrook and Loiselle 2009). Consequently, many more fallen seeds are to be found underneath trees (Brodie et al. 2009; Wang et al. 2007), the vast majority of which are undispersed and come from the same mother tree (Wang et al. 2007). Fewer seeds are scatter-hoarded by rodents (Forget and Jansen 2007), and a much lower proportion of dispersed seeds are found in the forest away from beneath fruiting conspecifics (Brodie et al. 2009; Wright et al. 2000). This in turn translates into reduced recruitment and sapling density. However, all studies investigating the impact of hunting on seed dispersal so far have chosen to focus on one or two species of animal-dispersed trees (Beckman and Muller-Landau 2007; Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000). Whether these results can be extrapolated at the community level remains to be confirmed.

In this paper, we compare levels of seed removal beneath parent trees of four widespread endozoochorous tree families with different life histories (Burseraceae, Myristicaceae, Sapotaceae and Fabaceae) in relation to the abundance of their mammalian and avian seed dispersers and predators. Two rain forest sites are compared in French Guiana, one with hunting and logging and one protected from human activities. First, we assess the impact of hunting and logging on the community of diurnal mammals and birds that either disperse or predate the seeds of these families. Then, we compare fruit consumption and seed removal ratios calculated from quadrats placed underneath the crowns of fruiting trees at the two sites, in an attempt to establish a link between modifications of the frugivore community and patterns of seed removal. We hypothesize that population reductions of key frugivores at the hunted and logged site will be associated with reductions in seed removal of the tree families that they disperse.

Methods

Study sites

The protected forest site is located at Nouragues Research Station ($4^{\circ}05' N$, $52^{\circ}40' W$), in the 105800 ha Nouragues National Nature Reserve in central French Guiana. The climate is of equatorial type and is characterized by one dry (August – November) and one wet season (December – July), with a slight decrease in precipitation around March. The average annual rainfall is 2990 mm, and the mean annual temperature $26^{\circ}C$ (Grimaldi and Riéra 2001). The elevation ranges from 60 to 200 m above sea level. The habitat is mature lowland evergreen rain forest, dominated by a 430 m high granite inselberg. The site is located 100 km upriver from the nearest settlement, the town of Régina. Access is by river only, coupled with a three-hour walk. Although some poaching occurs in other parts of the reserve in relation to illegal gold mining (Laurance et al. 2012), the site is effectively protected from hunting due to permanent presence of researchers and/or staff. Logging does not occur inside the reserve.

The hunted and logged forest is situated on Montagne de Kaw ($4^{\circ}33' N$, $52^{\circ}12' W$), 70 km north-east of Nouragues Research Station. The climate is the same as at Nouragues, but for a higher mean annual rainfall of 4099 mm, with important local variations. Montagne de Kaw is a 40 km long, elongated hill, reaching 309 m above sea level (study locations from 20 to 290 m in elevation). Montagne de Kaw and Nouragues are part of the same forest landscape (Richard-Hansen 2010). The site is adjacent to the town of Roura, population 2600, and an hour's drive from Cayenne, the provincial capital. A road that runs along the ridge was opened in 1980 and paved in 1991. Both local and urban populations hunt along the road and on the tracks that go into the forest, using shotguns, motorized vehicles, and, for some of them, dogs and spotlights (O. Boissier, pers. obs.). Hunting is both recreational and commercial (C. Richard-Hansen, pers. comm.). Although parts of Montagne de Kaw are protected as Kaw-Roura National Nature Reserve and Trésor Regional Nature Reserve, the forest is not effectively protected from hunting, which occurs within reserve boundaries (O. Boissier, pers. obs.; C. Richard-Hansen, pers. comm.). The most sought-after species include peccaries (Tayassuidae), deer (*Mazama* spp.), tapir (*Tapirus terrestris*), atelid and capuchin monkeys (*Ateles paniscus*, *Alouatta macconnelli*, *Cebus apella* and *C. olivaceus*), armadillos (Dasypodidae), paca (*Agouti paca*), agouti (*Dasyprocta leporina*), Cracidae, trumpeters

(*Psophia crepitans*) and toucans (Ramphastidae) (C. Richard-Hansen, pers. comm.). Commercial selective logging occurs within a logging concession where 1941 m³ of timber are taken annually. *Qualea rosea* (Vochysiaceae) and *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) represent 60 % of the extracted volume.

Focal tree families

Four families of animal-dispersed trees were selected on the basis of their abundance and significance to frugivores. The studied species of Burseraceae and Myristicaceae are dispersed by both mammals and birds, whereas Sapotaceae and Fabaceae are dispersed by mammals only. We chose these families because their fruits all contain hard or fibrous parts that are left uneaten and dropped to the ground by frugivores (Sabatier 1983; van Roosmalen 1985b), which allows fruit counts to be made (contrary to other major animal-dispersed families whose soft fruits are entirely consumed by frugivores).

Burseraceae and Myristicaceae are canopy trees. Burseraceae fruit annually, from February to June in French Guiana (Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2005). They produce green to bright purple-red capsules containing one to six locules closed by valves that dehisce at maturity, revealing white, medium-sized arillate seeds (one per locule). Myristicaceae fruit earlier than Burseraceae, between October and April in French Guiana (Sabatier 1983, 1997). Like Burseraceae, they produce dehiscent fruits (capsules). These open into two valves that expose a single arillate seed. The bright red, netlike aril is very nutritious, containing over 50 % lipids (Howe 1981; Howe and Kerckhove 1981). Seeds of studied species of both families are dispersed by primates (*A. paniscus*, *A. macconnelli*, *Cebus* spp.), Kinkajou *Potos flavus*, toucans (Ramphastidae), trogons (Trogonidae), guans (Cracidae) and motmots (Momotidae). In addition, Burseraceae are dispersed by Golden-handed Tamarin *Saguinus midas* and a wide range of other avian dispersers such as cotingas (Cotingidae). Parrots (Psittacidae) and squirrels (Sciuridae) predate the seeds of both families (Holbrook and Loiselle 2009; Howe 1980, 1981; Howe and Kerckhove 1981; Julien-Laferrière 2001; Kays 1999; Oliveira and Ferrari 2000; Pack et al. 1999; Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2005; Sabatier 1997; Simmen and Sabatier 1996).

Unlike Burseraceae and Myristicaceae, Sapotaceae produce indehiscent fruits (berries) that cannot be opened by birds (except parrots) (Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2011).

These canopy trees fruit from January to June, some on a yearly basis (e.g. *Chrysophyllum*), some on mast fruiting events (e.g. *Manilkara*) (Norden et al. 2007). Berries display a fibrous pericarp that contains one to ten seeds surrounded by sweet-tasting pulp (van Roosmalen 1985a). Sapotaceae fruits are a primate favorite: Black Spider Monkey *Ateles paniscus*, Red Howler Monkey *Alouatta macconnelli* and Brown Capuchin *Cebus apella* all disperse their seeds (Julliot and Sabatier 1993; Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2011; Simmen and Sabatier 1996; van Roosmalen 1985b), as well as Kinkajou (Julien-Laferrière 2001; Kays 1999), while parrots (Psittacidae) and squirrels (Sciuridae) predate the seeds (Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2011). Finally, Fabaceae were represented by the genus *Inga*. In March-April, these trees produce pods whose medium-sized seeds are surrounded by a sugar-rich pulp (Sabatier 1983; van Roosmalen 1985a). These attract primates (*A. paniscus*, *C. apella*, *S. midas*, but not *A. macconnelli*) and Kinkajou, which disperse the seeds (Julien-Laferrière 2001; Julliot and Sabatier 1993; Kays 1999; Oliveira and Ferrari 2000; Pack et al. 1999; Simmen and Sabatier 1996; van Roosmalen 1985b), that are also predated by parrots (Psittacidae) (Galetti and Rodrigues 1992).

Abundance of frugivorous mammals and birds

We performed line transect censuses to estimate the density of frugivores at each site, focusing on those species that either disperse or destroy the seeds of our focal tree families. Three transects were used at Nouragues (control site) and four at Montagne de Kaw, two of which were in the logging concession (hunting and logging) and two outside (hunting alone). Given the great number of mammalian and avian species to be censused, which translated into high contact frequency along transects, we established transects that were shorter than those in other similar studies (Lammertink 2004; Nuñez-Iturri and Howe 2007; Terborgh et al. 2008; Wright et al. 2000). Transect length was 2000 m at Nouragues. Transects at Montagne de Kaw were 1600, 1900, 2000 and 2100 m in length. Surveys were performed during the wet season (late January – early May) in 2010 and 2011. All surveys were conducted by the same observer (OB). Transects at one site were walked every day in turns, with each site being alternately censused for three weeks so as to minimize any seasonal effects. Transects were walked 10 times each over the two years of the study, four times in 2010 and six times in 2011. Total distance walked was 60 km at Nouragues and 76 km at Montagne de Kaw. No survey was conducted on rainy days. If rain started during a transect walk, the census was

suspended and resumed if rain stopped within 30 minutes, and aborted otherwise. Censuses started at 0700 h. Transects were walked at an average speed of 800 m.h⁻¹, with markers every 100 m for calibration. All seed dispersers and predators of the study families were recorded. Not included were nocturnal frugivores, most notably Kinkajou *Potos flavus*, nocturnal rodents such as Paca *Agouti paca* and spiny rats (*Proechimys* spp.), and bats. For each contact, the observer recorded the species, number of individuals, type of detection (visual or auditory), time, position along the transect, and estimated the perpendicular distance from the transect line to the animal or the center of the group for gregarious species. Distance was estimated in 5 m classes for visual contacts and, in 2011 only, in five distance intervals for acoustic contacts (0 – 20 m, 20 – 50 m, 50 – 100 m, 100 – 200 m and beyond 200 m). Birds flushed by the observer were recorded, but not those seen or heard flying past. This lead to an underestimation of species that call mostly in flight and remain silent when perched, such as some Psittacidae species (e.g. *Pionus* spp.). Quiet and secretive bird species that do not flush easily also tend to be underestimated, as in most bird survey methods (Bibby et al. 2000).

Fruit consumption and seed removal in fruiting trees of focal families

Between March and May 2010 and February and April 2011, during the fruiting season of target tree families (Sabatier 1985), we assessed fruit consumption and seed removal by counting fallen fruits and seeds beneath the crowns of fruiting trees. We located fruiting trees of focal families along the same transects as those used for frugivore censuses, and up to 50 m away from the transect line. Underneath each tree, we placed a single one-square-meter quadrat where fruit density on the ground was maximal. Trees with fewer than 10 fruits per quadrat were not sampled, although a value of eight was allowed on one instance to reach a minimum number of *Inga* trees at Nouragues. Within each quadrat, we counted all conspecific fruits and seeds, which were classified as (1) intact fruit, (2) eaten fruit, (3) open fruit (in the case of families with dehiscent fruits), and (4) seed. Fruits were photographed, sampled and dried to confirm identification at the laboratory's reference collection.

For each sampled tree, two proportions were calculated from these figures (Lermyte and Forget 2009; Ratiarison and Forget 2005). In the case of Sapotaceae and Fabaceae, the fruit consumption rate was calculated as the number of eaten fruits divided by the total

number of fruits. This ratio cannot be calculated for Burseraceae and Myristicaceae, whose fruits dehisce, whether eaten or not (fruits are either intact or open).

For all families, the seed removal rate for each sampled tree was calculated as:

$$R = 1 - \frac{S_g + S_f}{S_F},$$

where S_g is the number of loose seeds counted on the ground, S_f is the number of seeds contained in all intact fruits, and S_F is the number of seeds originally contained in all fruits, whether intact, eaten or open, prior to consumption by frugivores. In other words, $S_g + S_f$ is the number of seeds that remain within the quadrat, and S_F is the number of seeds one would expect to find in the quadrat given the number of fruits present if no fruit at all had been consumed by frugivores.

S_g is always counted. However, the way to determine S_f and S_F varies between families. In Burseraceae and Fabaceae, the exact number of seeds per fruit can easily be counted, since each seed leaves a characteristic mark on the fruit (a notch and a bulge on the pod, respectively). Thus S_f is the number of seed marks summed over all intact fruits, and S_F is the number of seed marks summed over all fruits, whether intact, eaten or open. Myristicaceae and some Sapotaceae species only have one seed per fruit. Then S_f is the number of intact fruits and S_F is the total number of fruits. However, the number of seeds originally contained in a multiple-seeded Sapotaceae fruit cannot be counted once the fruit has been eaten and all or some of the seeds swallowed. For these species, we had to rely on a mean number of seeds per fruit n taken from the literature for each species (Ratiarison 2003; Ratiarison and Forget 2011). S_f and S_F are obtained by multiplying n by the number of intact fruits and the total number of fruits, respectively.

Discovering fruiting trees is a serendipitous process: trees of focal families must be present in the vicinity of transects, they must be fruiting at the time of study and they must be found. Our tree sampling thus depended entirely on the availability of focal fruiting trees. Consequently, Burseraceae and Sapotaceae were represented by only two trees each along hunted transects at Montagne de Kaw, and no fruiting Myristicaceae were to be found along the hunted and logged transects. Sample size was thus too small at this level, and we had to pool all four transects at Montagne de Kaw to consider the site as a whole. With these data,

we thus tested for a difference in fruit consumption and seed removal rates between the protected site (Nouragues) and the hunted and logged site (Montagne de Kaw).

Data analysis

We used DISTANCE 6.0 software (Thomas et al. 2009) to estimate animal densities. Visual and acoustic detections were truncated to an effective strip width of 200 m on either side of the transect. Each species was analyzed separately. We fit detection functions to the data, using uniform and half-normal key functions with or without adjustment terms. Whenever possible, separate detection functions were fit for Nouragues and Montagne de Kaw, to account for potential differences in detection probability between the two sites. The best model was selected on the basis of the lowest Akaike Information Criterion (Buckland et al. 2001). Model fit was examined with chi-square goodness-of-fit tests. Since distances were estimated by the same observer but not accurately measured with a rangefinder, the densities calculated are suitable for comparisons between sites and between species within this study, but their absolute value should not be used for comparisons with other studies. For each animal species, the density was considered different between the two sites when 95 % confidence intervals did not overlap.

All statistical analyses were performed with R 2.14.1 (R Development Core Team 2011). In order to assess if fruit consumption and seed removal rates differed between the two sites, we fit generalized linear mixed models with function lmer of package lme4 (Bates et al. 2011). Since the response variables were proportion data, we used a binomial error distribution with a logit link, adjusted for overdispersion (Bolker et al. 2009). Fruit consumption was analyzed separately for Sapotaceae and Fabaceae, with site and species as fixed effects and transect and year as random effects. Seed removal was analyzed at the community level, with all four families pooled together, with site and family as fixed effects and an interaction term allowing for the effect of site to differ between families. Transect, year and species nested within family were included as random effects. The statistical significance of fixed effects and their interaction was assessed by likelihood ratio tests between nested models fit by maximum likelihood.

Results

Abundance of frugivores

Densities could be estimated for 41 out of the 58 species that we censused (Table 1). Five species or groups of species were less abundant at Montagne de Kaw (hunted and logged) compared to Nouragues (protected): Black Spider Monkey *Ateles paniscus*, which was never observed at Montagne de Kaw and is probably locally extinct, ungulates (*Mazama americana*, *M. nemorivaga*, *Pecari tajacu* and *Tapirus terrestris*), Blue-crowned Motmot *Momotus momota*, Purple-throated Fruitcrow *Querula purpurata* and Slate-colored Grosbeak *Saltator grossus*. Red Howler Monkey *Alouatta macconnelli* was ten times more abundant at Nouragues than Montagne de Kaw, although sample size at Montagne de Kaw was probably too small for the difference to be significant (only one contact). One species, Channel-billed Toucan *Ramphastos vitellinus*, was five times more abundant at Montagne de Kaw compared to Nouragues. Taken as a group, *Ramphastos* toucans (*R. vitellinus* and *R. tucanus*) were more abundant at Montagne de Kaw. Capuchin monkeys (*Cebus apella* and *C. olivaceus*) and Golden-handed Tamarin *Saguinus midas* occurred at similar densities at both sites.

Fruit consumption and seed removal

A total of 57 trees was sampled over the two years of the study: 26 trees of 12 species at the protected site of Nouragues (987 fruits), and 31 trees of 14 species at the hunted and logged site of Montagne de Kaw (2921 fruits); 7 out of 9 genera and 6 out of 20 species were sampled at both sites. Genera sampled included *Protium* and *Tetragastris* (Burseraceae, 3 species), *Inga* (Fabaceae, 6 species), *Iryanthera*, *Osteophloeum* and *Virola* (Myristicaceae, 5 species), and *Chrysophyllum*, *Manilkara* and *Micropholis* (Sapotaceae, 6 species) (online Appendix). The disproportionately large number of fruits sampled at Kaw was due to the presence of several individuals of the genus *Micropholis*, which are characterized by very large crops, whereas this genus was represented by just one individual at Nouragues. Analyses were thus also conducted after removing this genus from the data set, to ensure that any site effect was not due to a possible saturation of seed dispersers and predators at Montagne de Kaw.

Fruit consumption in Sapotaceae was estimated on an additional 11 trees of 7 species for which no data on mean number of seeds per fruit were available. These trees consequently could not be included in the seed removal analysis, but could be used to calculate a fruit consumption rate. The total of Sapotaceae trees used for the fruit consumption analysis thus amounted to 13 trees of 7 species at Nouragues and 17 of 10 species at Kaw, for a total of 13 species of genera *Chrysophyllum*, *Manilkara*, *Micropholis* and *Pouteria*.

Fruit consumption of Sapotaceae did not significantly differ between the protected site (77 %) and the hunted and logged site (67 %; $\chi^2 = 1.595$, df = 1, $P = 0.207$) (Figure 1A). Fabaceae could not be compared between sites since only three trees were sampled at Nouragues. Seed removal differed significantly between Nouragues and Montagne de Kaw ($\chi^2 = 12.497$, df = 1, $P < 0.001$). The overall community level seed removal rate was 77 % at Nouragues (protected) and 47 % at Montagne de Kaw (hunted and logged) (Figure 1B). Seed removal also differed among families ($\chi^2 = 8.186$, df = 3, $P = 0.042$), but there was no significant site-by-family interaction ($\chi^2 = 3.159$, df = 3, $P = 0.368$). Seed removal rate at Nouragues and Montagne de Kaw was 50 % and 34 % for Burseraceae, 91 % and 75 % for Myristicaceae, and 72 % and 29 % for Sapotaceae, respectively. The site effect was robust to the omission of genus *Micropholis* from the data set ($\chi^2 = 9.063$, df = 1, $P = 0.003$), whereas in this case there was no significant family effect ($\chi^2 = 6.867$, df = 3, $P = 0.076$).

Discussion

Modifications in the frugivore community at Montagne de Kaw, most probably linked to hunting and logging activities, were associated with a profound disruption of the seed removal process at the community scale. Populations of several key seed dispersers were severely depleted. But although some other species did not seem to be affected or even were present at higher densities, widespread reductions in seed removal were observed at the community scale. This suggests that dispersal failure is occurring to a greater extent at the hunted and logged site. However, some families seemed to be less affected than others, with Sapotaceae exhibiting a stronger reduction in seed removal than Burseraceae and Myristicaceae, suggesting that some level of compensation might be taking place for the latter two families.

Abundance of frugivores

In the frugivore community, the most notable difference between the two sites was the probable extinction of Black Spider Monkey *Ateles paniscus* at Montagne de Kaw. The species was never contacted during the study. This was consistent with the findings of other studies (Bodmer et al. 1997; de Thoisy et al. 2005; Nuñez-Iturri and Howe 2007). *Ateles* spp. are reputedly very sensitive to hunting (Peres 1990) due to their large size, conspicuous behavior and low reproductive rate (Bodmer et al. 1997). Although they are legally protected in French Guiana, they are one of the most sought-after game species (C. Richard-Hansen, pers. comm.) and the first to disappear with hunting (de Thoisy et al. 2005). Although less sensitive to hunting (Boubli et al. 2008; Peres and Palacios 2007), Red Howler Monkey *Alouatta macconnelli* was apparently greatly reduced in Kaw. It is also a preferred target for hunters (C. Richard-Hansen, pers. comm.). In Guyana, Bicknell and Peres (2010) found that *A. paniscus* was significantly reduced by reduced-impact logging, but not driven to extinction, and found *A. macconnelli* to be unaffected. In our study, these species are respectively extinct and reduced on all transects at Montagne de Kaw, not specifically the logged ones. This strongly suggests that hunting, and not logging, is responsible for their demise and scarcity at our hunted site. However, these species are the two major seed dispersers in the primate community of the Guianas (Mittermeier and van Roosmalen 1981). They are especially important dispersers of families such as Sapotaceae (Julliot 1996; van Roosmalen 1985b). Among our study families, Fabaceae, Myristicaceae and Sapotaceae were the top three families eaten by *A. paniscus* in Voltzberg, Surinam, while Burseraceae ranked sixth (van Roosmalen 1985b).

We found no difference in densities of capuchin monkeys (*Cebus apella* and *C. olivaceus*) between Nouragues and Kaw, in contrast with Nuñez-Iturri and Howe (2007), who found an 80 % reduction of *Cebus* spp. densities at their heavily hunted site, but in accordance with Peres and Palacios (2007), who found no significant density reduction for *C. apella* in lightly to moderately hunted sites. Golden-handed Tamarin *Saguinus midas*, the smallest species in the Guianese primate assemblage, was present at similar densities at the two sites, in congruence with Peres and Dolman (2000). Ungulates (*Mazama americana*, *M. gouazoubira*, *Pecari tajacu* and *Tapirus terrestris*) as a group were typically affected by hunting. But although highly frugivorous, they are not very efficient seed dispersers, with the exception of *T. terrestris*; *P. tajacu* and *Mazama* spp. destroy seeds (Bodmer 1991).

Among the seed dispersers of our focal families, Channel-billed Toucan *Ramphastos vitellinus* stood out as the only species to be significantly more abundant at Montagne de Kaw. With Red-billed Toucan *R. tucanus* present at the same densities on both sites, the large toucans (*Ramphastos* spp.) were significantly more abundant at Montagne de Kaw. With their large gape size, these birds are key seed dispersers for a number of families, including Myristicaceae (Holbrook and Loiselle 2009; Howe 1981; Howe and Kerckhove 1981; Ratiarison 2003) and, to a lesser extent, Burseraceae (Ratiarison 2003). They potentially disperse seeds over several hundreds of meters (Holbrook 2011). However, Ramphastidae, and especially *Ramphastos* spp., are the most targeted group by hunters in French Guiana, accounting for 12 % of all kills (C. Richard-Hansen, pers. comm.). The resilience of *Ramphastos* toucans at Montagne de Kaw indicates that the site is only moderately hunted, enough to drive spider monkeys to extinction, but not to affect toucan densities. With the persistence of howler monkeys, medium-sized primates and brocket deer, Montagne de Kaw is not at the end of the defaunation spectrum.

However, despite the exceptional case of *R. vitellinus*, several avian seed dispersers or predators of our focal families were significantly less abundant at Montagne de Kaw compared to Nouragues: Blue-crowned Motmot *Momotus momota* and Purple-throated Fruitcrow *Querula purpurata* disperse the seeds of Myristicaceae and/or Burseraceae (Ratiarison 2003), and Slate-colored Grosbeak *Saltator grossus* is a likely seed predator of Burseraceae. Major seed predators such as *Pionus* and *Amazona* parrots occurred at similar abundances at both sites.

Nonetheless, it is difficult to attribute the changes of abundance of these and other non-hunted species to hunting or logging alone. Specific habitat preferences or subtle biogeographical differences could explain these differences as much as hunting or logging, and our study design does not allow us to discriminate between these factors. As often in this kind of study (Holbrook and Loiselle 2009; Terborgh et al. 2008; Wang et al. 2007), the time-consuming character of single observer line transect surveys, along with logistic constraints, limited the span of our study to a single control and impacted site and precluded site replication. Nevertheless, our results are consistent with those of other studies that show a decline of large game species due to hunting (Peres and Palacios 2007) along with a significant decrease in seed removal (Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Lermyte and Forget 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000). While we feel confident that hunting is responsible for the decline of large hunted species such as *A.*

paniscus and *A. macconnelli* and for the significant reductions in seed removal that we observe in our study, we remain cautious concerning the factors leading to abundance changes in other, non-hunted species. Also, since we only practiced daytime censuses, we missed a few seed dispersers of our focal families, most notably Kinkajou *Potos flavus* and Paca *Agouti paca*.

Seed removal limitation

Combined with the loss or decline of seed dispersers, we found a significant reduction in seed removal at the community level, from 77 % at Nouragues (protected) to 47 % at Montagne de Kaw (hunted and logged). This decrease was observed for all three families for which sample size allowed family-level comparisons to be made (Burseraceae, Myristicaceae and Sapotaceae). This confirms that limitation of seed removal under hunting is not just the fact of a few case species (Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Lermite and Forget 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000), but happens at the community level. At Nouragues, Burseraceae, Myristicaceae, Sapotaceae and Fabaceae (*Inga* spp.) represent 24.3 % of the trees of a 12 ha study plot (5.1, 1.9, 13.1 and 4.2 %, respectively) (Allié 2012). On the mere basis of our four study families, the regeneration of 24.3 % of the forest would thus be jeopardized by seed removal limitation, were Nouragues to be subjected to the same pressures as Montagne de Kaw. We suppose that the results we obtained from four families would apply to other families whose fruits are dispersed totally or partially by hunted animal species and that an even greater proportion of the forest would be threatened by seed removal limitation.

A slightly significant family effect was noted in addition to this site effect. Families had different baseline seed removal rates at Nouragues, where 91 % of Myristicaceae seeds were removed, but only 50 % of Burseraceae seeds. Even with an intact frugivore community, half of a Burseraceae crop is left undispersed under the crown of the parent tree, where the seeds will likely die of density-dependent competition and increased predation (Connell 1971; Janzen 1970). This is consistent with the findings of Howe (1980), who showed that *Tetragastris panamensis* (Burseraceae) had a generalized seed dispersal strategy, characterized by fruit superabundance, low investment and considerable waste of seeds, with 66 % of seeds falling under parent trees. In another study, the mean removal rate of

Tetragastris panamensis was 23 %, while it was 62 % for *Virola surinamensis* (Myristicaceae) (Howe 1982).

Our method of seed removal estimation is based on the proportion of seeds that remain on the ground beneath parent trees. It is not associated with direct observations of seed removal by visiting frugivores in fruiting trees (Holbrook and Loiselle 2009). Thus missing seeds may have been either removed and dispersed by arboreal frugivores, predated by arboreal granivores (Psittacidae, Sciuridae, White-faced Saki *Pithecia pithecia*...), secondarily dispersed by terrestrial frugivores (Lowland Tapir *Tapirus terrestris*, Black Curassow *Crax alector*, Gray-winged Trumpeter *Psophia crepitans*...) or scatter-hoarding rodents, or destroyed by terrestrial seed predators (peccaries, scatter-hoarding rodents, *Proechimys* spp.). The proportion we calculate is the resultant of all these processes and should on no account be interpreted as a seed dispersal rate. Nonetheless, while we cannot discriminate between these seed dispersal and predation processes, it is a strong cumulative indicator of their overall health.

Wang et al. (2007) similarly counted diaspores underneath fruiting trees of *Antrocaryon klaineanum* (Anacardiaceae) in Central Africa. However, since this species produces fleshy fruits that are swallowed whole by frugivores, they could only count absolute numbers of diaspores (stones) beneath trees to estimate seed removal. They complemented these counts by a genetic approach of maternity exclusion analysis to translate the lack of seed removal they observed at their hunted site into a lack of seed dispersal. In comparison, our method of fruit and seed counts allows us to estimate a proportion of seed removal, which directly takes into account potential differences in crop size between trees and facilitates comparisons. However, this requires choosing species whose fruits contain hard parts that are left uneaten by frugivores, such as capsules, pods or berries and drupes with a fibrous pericarp. This method is also relatively rapid, and allows a great number of different trees from different species to be sampled without much prior knowledge of their specific biology. However, for species such as Sapotaceae whose seed number prior to fruit consumption cannot be counted, applying this method requires knowing the mean number of seeds per fruit. This figure can be evaluated in the field by opening a number of intact fruits and counting their seeds, and computing the mean number.

Frugivores eating fruits in a tree may also defecate and disperse both hetero- and conspecific seeds underneath that tree (Clark et al. 2004). Consequently, a certain proportion

of the seeds that we counted in our quadrats to calculate seed removal rates could have come from other conspecific trees, biasing our estimate. The genetic parentage analysis that Wang et al. (2007) conducted to estimate the proportion of dispersed diaspores within their quadrats revealed that 42 % of diaspores found underneath trees in their protected forest actually came from a different “mother” tree, while this proportion was only 2 % at their hunted site. If we extrapolate these results to our study and postulate that the proportion of dispersed diaspores is always higher at a protected site compared to a hunted site, this means that there are even fewer seeds at Nouragues (the protected site) that actually come from the tree above, since some of the seeds we count have been dispersed and come from other conspecific trees. Consequently, we overestimate the number of remaining seeds and underestimate seed removal rates at Nouragues. Thus the between-site difference in seed removal is probably even greater than our estimates suggest.

Compensation between frugivore species

There has been a long-standing debate about the possibility of compensation in dispersal services by remaining frugivores when other guild members have been extirpated (Gautier-Hion et al. 1985; Jansen et al. 2012; Poulsen et al. 2002). In our study, generalist families that rely on both mammals and birds for seed dispersal (Burseraceae and Myristicaceae) faced smoother declines in seed removal than specialist families that depend entirely on mammals (Sapotaceae). This suggests that some compensation by birds may occur for the more generalist families.

Consumption rates of Sapotaceae fruits were not significantly different between Nouragues and Montagne de Kaw. Sapotaceae are the first-ranking family in the fruit diet of *A. paniscus*, *A. macconnelli* and *C. apella* during fruit peak at Nouragues (Simmen and Sabatier 1996). We suppose that smaller primates (*S. midas* and *Cebus* spp.) and seed predators such as Psittacidae take advantage of the absence of *A. paniscus* and scarcity of *A. macconnelli* (which are especially important dispersers of this family, Julliot 1996) to eat more Sapotaceae fruits or seeds at Montagne de Kaw. Golden-handed Tamarins *Saguinus midas* are two to three times more abundant than capuchins (*Cebus* spp.) at Kaw and are probably responsible for most of this ‘compensation’ in fruit consumption. However, this does not translate into compensation in terms of seed removal, which barely reaches 29 % at

Montagne de Kaw, compared with 72 % at Nouragues. We interpret this difference as being due to differences in seed size. A good example is given by *Manilkara huberi* and *M. bidentata*. These two Sapotaceae species produce 2.5 – 3 cm fruits that are mostly dispersed by large-bodied primates but also eaten by tamarins (Ratiarison and Forget 2011). At Montagne de Kaw, many eaten fruits found on the ground were barely open by a narrow slit, with all seeds in place (O. Boissier, pers. obs.). We suppose that those were squeezed open by tamarins to suck in the pulp without swallowing the seeds. *Manilkara* seeds are approximately 2.4 cm in length and 1.3 cm in width (Ratiarison and Forget 2011). Oliveira and Ferrari (2000) noted for *Saguinus niger* that seeds with diameter > 1 cm or length > 2 cm were discarded. While tamarins offset the absence of large-bodied primates in terms of fruit consumption, they are unable to replace them in terms of seed dispersal. There is no compensation possible for medium- to large-seeded Sapotaceae, neither by birds, which do not eat their fruits, nor by small-bodied primates, which do not swallow their seeds. It should nonetheless be noted that the smaller-seeded *Micropholis* spp. can be dispersed up to a certain extent by tamarins (Culot et al. 2010).

However, Burseraceae and Myristicaceae did not show such a marked decrease in seed removal. Unlike Sapotaceae, both families are also dispersed by birds. For example, the genus *Virola* (Myristicaceae) is the genus whose fruits are most frequently consumed by *A. paniscus* (van Roosmalen 1985b). However, at Nouragues, toucans (Ramphastidae) also account for 60.8 % and 51.9 % of consumer visits at *Virola kwatae* and *V. michelii* trees, respectively (Ratiarison 2003). With *Ramphastos* toucans significantly more abundant at Montagne de Kaw, one can imagine that their visits will be more frequent and may offset the absence of spider monkeys. Holbrook and Loiselle (2009), however, observed fewer visits by toucans at *Virola flexuosa* trees at their hunted site in Ecuador relative to their protected site, which suggests these birds might be less hunted at our site than theirs. Burseraceae have a more generalist seed dispersal strategy than Myristicaceae (Howe 1982), with various bird species visiting fruiting trees in addition to *A. paniscus*, *A. macconnelli* and Ramphastidae (Ratiarison 2003), which suggests that frugivore compensation would be even more likely. However, Howe (1980) noted that birds only represented 25 % of the potential seed dispersal of *Tetragastris panamensis* in years of heavy fruit fall. In more heavily defaunated contexts than Montagne de Kaw, it is unlikely that birds would completely offset the absence of mammals, especially since dispersers of *Tetragastris panamensis* use many other food resources. As Wright (2003) noted, the likelihood of compensation decreases as hunting pressure increases

and depletes more species. Moreover, birds are also affected by hunting and logging. Two avian dispersers of Burseraceae also had reduced abundances at Montagne de Kaw (*Momotus momota* and *Querula purpurata*). Poulsen et al. (2002) showed that in-depth studies are required to ascertain the potential for compensation in seed dispersal services between different groups of frugivores. While our study suggests that some compensation occurs for Burseraceae and Myristicaceae, further studies would be needed to confirm this.

Conclusion

Focal observations of visiting frugivores (Holbrook and Loiselle 2009), quantification of seed removal and dispersal (Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000) and recruitment (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Terborgh et al. 2008; Vanthomme et al. 2010) all come to the same conclusions: hunting leads to dispersal limitation of tree species dispersed by game animals and threatens to impoverish tropical tree communities, with potentially negative feedbacks on both animals and plants (McConkey et al. 2012; Terborgh et al. 2008). Our study showed that hunting and logging were associated with reduced seed removal at the tree community level. We urge that sustainable alternatives be found to commercial hunting in tropical forests before large-scale changes in their community composition dramatically reduce their exceptional richness.

Acknowledgements

We are grateful to Mauro Galetti and Rodolfo Dirzo for their invitation to participate in the ATBC symposium and in this special issue. We thank Marie Charlery and Mélanie Congretel for their assistance in the field, as well as the staff of Nouragues Research Station and Trésor Regional Nature Reserve. Bernard Perrin (ONF) provided field advice at Montagne de Kaw, and Christian Zwahlen granted us access to the logging concession. Cécile Richard-Hansen (ONCFS) shared with us her experience of hunting in French Guiana. We are especially indebted to Adeline Caubère and Odile Poncy for their assistance with the identification of fruit samples. We are grateful to Jean-Yves Barnagaud, Irene Mendoza, François Mallard and Simon Ducatez for their help with data analysis. Funding for this research was provided by UMR 7179 CNRS-MNHN and Ecole Normale Supérieure.

Table 1: Animal densities and 95 % confidence intervals estimated with DISTANCE 6.0, in individuals per km² (2011 data). Gregarious species (indicated with an ^a) are counted in groups per km². *Alouatta macconnelli*, *Cebus* spp., *Dasyprocta leporina* and *Psophia crepitans* density estimates are based on 2010 and 2011 visual data. Densities of species with a dash could not be estimated with Distance. Species with significant differences in density (non-overlapping 95% confidence intervals) appear in bold.

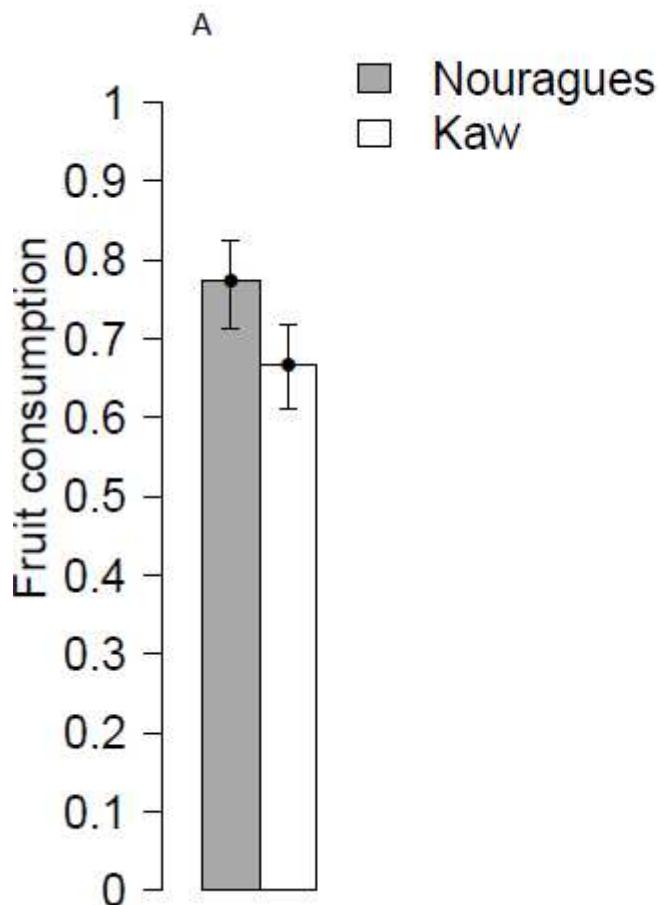
	Nouragues	Kaw
MAMMALS		
Primates		
<i>Saguinus midas</i> ^a	2,58 (1,31 - 5,05)	3,05 (1,17 - 7,92)
<i>Cebus</i> spp. ^a	1,63 (0,53 - 5,03)	1,39 (0,67 - 2,87)
<i>Saimiri sciureus</i>	-	-
<i>Pithecia pithecia</i>	-	-
<i>Alouatta macconnelli</i> ^a	1,89 (0,63 - 5,69)	0,16 (0,03 - 0,77)
<i>Ateles paniscus</i> ^a	5,41 (2,57 - 11,36)	0,00
Rodents		
<i>Dasyprocta leporina</i>	3,53 (1,14 - 10,99)	1,50 (0,42 - 5,35)
<i>Myoprocta acouchy</i>	7,61 (3,69 - 15,66)	6,26 (2,25 - 17,38)
<i>Sciurus aestuans</i>	6,93 (2,42 - 19,82)	11,26 (5,38 - 23,57)
<i>Sciurillus pusillus</i>	-	-
Ungulates		
Ungulates spp.	5,48 (2,70 - 11,12)	0,41 (0,07 - 2,48)
Carnivores		
<i>Eira barbara</i>	-	-
BIRDS		
Tinamidae		
<i>Tinamus major</i>	0,14 (0,03 - 0,71)	0,44 (0,14 - 1,33)
<i>Crypturellus cinereus</i>	-	-
<i>Crypturellus variegatus</i>	0,76 (0,41 - 1,43)	1,64 (1,07 - 2,53)
Cracidae		
<i>Cracidae</i> spp.	4,05 (1,11 - 14,77)	2,74 (1,21 - 6,23)
Falconidae		
<i>Ibycter americanus</i>	-	-
Psophiidae		
<i>Psophia crepitans</i> ^a	1,77 (0,83 - 3,75)	0,86 (0,41 - 1,81)
Columbidae		
<i>Patagioenas plumbea</i>	-	-
<i>Patagioenas speciosa</i>	-	-

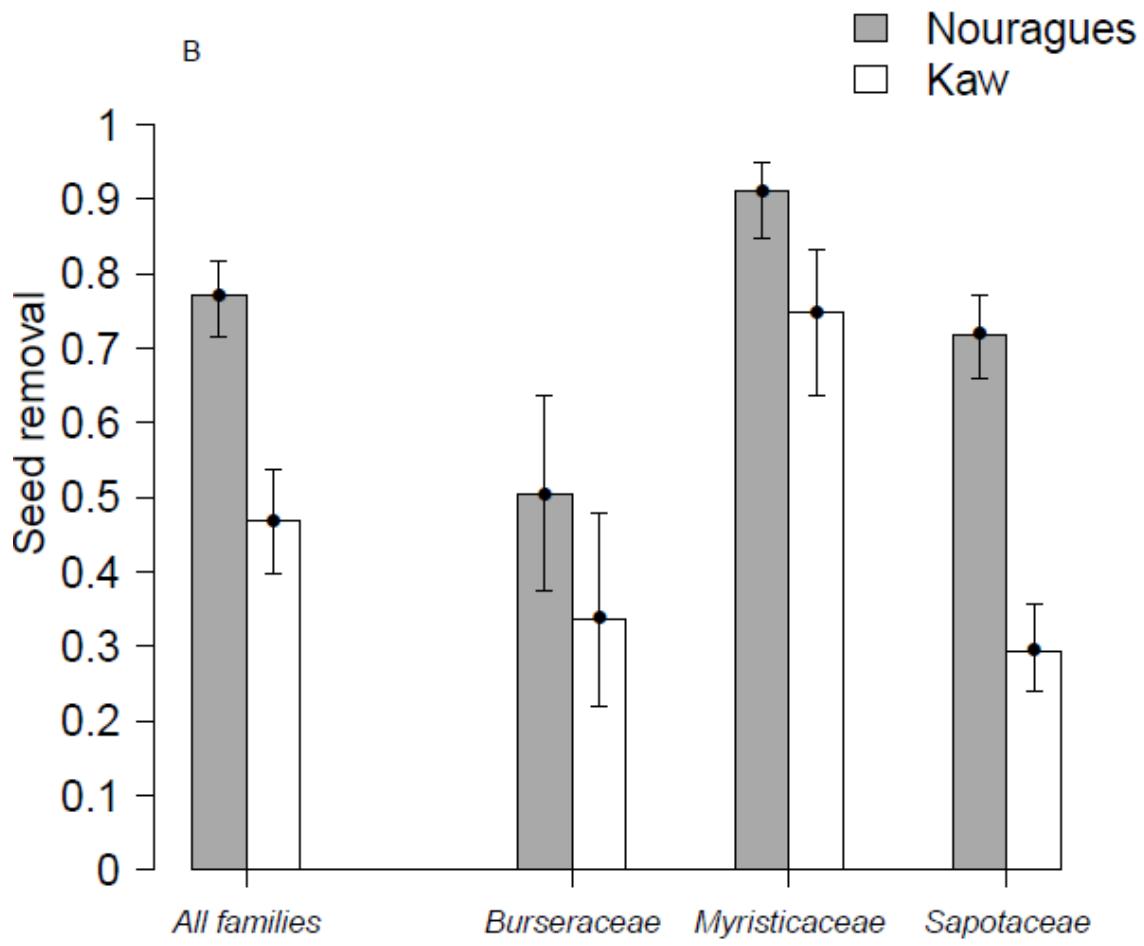
<i>Patagioenas subvinacea</i>	1,18 (0,33 - 4,21)	0,66 (0,21 - 2,04)
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0,97 (0,43 - 2,20)	4,65 (1,76 - 12,30)
<i>Geotrygon montana</i>	-	-
Psittacidae		
<i>Ara</i> spp.	-	-
<i>Pyrrhura picta</i>	-	-
<i>Brotogeris chrysopterus</i> ^a	3,24 (1,26 - 8,36)	0,93 (0,29 - 3,00)
<i>Pionites melanocephala</i> ^a	1,43 (0,47 - 4,34)	4,34 (2,09 - 9,04)
<i>Pionopsitta caica</i>	-	-
<i>Pionus</i> spp. ^a	1,59 (0,77 - 3,30)	1,26 (0,43 - 3,66)
<i>Amazona</i> spp. ^a	5,39 (3,44 - 8,45)	4,61 (2,61 - 8,16)
<i>Deroptyus accipitrinus</i> ^a	0,56 (0,34 - 0,90)	0,16 (0,06 - 0,48)
Troganidae		
<i>Trogon collaris</i>	-	-
<i>Trogon melanurus</i>	0,97 (0,43 - 2,20)	0,27 (0,12 - 0,64)
<i>Trogon rufus</i>	2,73 (0,64 - 11,68)	1,52 (0,61 - 3,77)
<i>Trogon violaceus</i>	-	-
<i>Trogon viridis</i>	1,56 (0,44 - 5,50)	1,13 (0,63 - 2,04)
Momotidae		
<i>Momotus momota</i>	3,25 (1,13 - 9,35)	0,29 (0,09 - 0,94)
Capitonidae		
<i>Capito niger</i>	1,63 (0,60 - 4,47)	1,29 (0,40 - 4,17)
Ramphastidae		
<i>Selenidera culik</i> ^a	4,95 (3,76 - 6,51)	5,21 (2,34 - 11,61)
<i>Pteroglossus aracari</i> ^a	1,75 (1,00 - 3,07)	0,61 (0,26 - 1,46)
<i>Pteroglossus viridis</i>	-	-
<i>Ramphastos tucanus</i> ^a	1,46 (1,25 - 1,70)	1,54 (0,80 - 2,95)
<i>Ramphastos vitellinus</i> ^a	0,69 (0,51 - 0,94)	3,51 (2,26 - 5,46)
<i>Ramphastos</i> spp.^a	2,15 (1,87 - 2,48)	5,40 (3,86 - 7,55)
Cotingidae		
<i>Lipaugus vociferans</i>	28,61 (23,28 - 35,16)	42,51 (31,25 - 57,82)
<i>Phoenicircus carnifex</i>	3,01 (1,36 - 6,66)	0,89 (0,24 - 3,38)
<i>Xipholena punicea</i>	-	-
<i>Querula purpurata</i> ^a	0,69 (0,47 - 1,02)	0,05 (0,01 - 0,26)
<i>Perissocephalus tricolor</i>	-	-
<i>Rupicola rupicola</i>	-	-
Turdidae		
<i>Turdus albicollis</i>	7,86 (5,35 - 11,53)	5,72 (3,74 - 8,74)
Cardinalidae		
<i>Caryothrautes canadensis</i> ^a	4,48 (1,99 - 10,11)	1,77 (0,57 - 5,45)
<i>Saltator grossus</i>	1,53 (0,82 - 2,86)	0,11 (0,04 - 0,31)
Icteriidae		
<i>Psarocolius viridis</i>	4,30 (2,27 - 8,16)	6,80 (4,26 - 10,84)

Table 2: Mean removal rate, mean sample size and number of trees sampled for each family and species at Nouragues and Montagne de Kaw (raw data).

	Nouragues	Kaw		
	Mean removal rate	Mean number of fruits per m ² ± SD (number of trees sampled)	Mean removal rate	Mean number of fruits per m ² ± SD (number of trees sampled)
Burseraceae				
<i>Tetragastris panamensis</i>	56.65%	49.2 ± 39.3 (5)	35.26%	72.5 ± 50.1 (4)
<i>Tetragastris</i> sp2	15.15%	77 (1)	-	-
<i>Protium sagotianum</i>	67.42%	18 (1)	68.00%	15 (1)
Total	52.26%	48.7 ± 36.3 (7)	41.81%	61.0 ± 50.4 (5)
Myristicaceae				
<i>Virola michelii</i>	79.10%	23.0 ± 6.2 (3)	36.59%	205 (1)
<i>Virola kwatae</i>	91.67%	24 (1)	-	-
<i>Iryanthera sagotiana</i>	93.23%	45.0 ± 1.4 (2)	80.24%	49.2 ± 33.5 (6)
<i>Iryanthera hostmannii</i>	-	-	96.00%	25 (1)
<i>Osteophloeum platyspermum</i>	-	-	50.00%	16 (1)
Total	85.91%	30.5 ± 11.9 (6)	73.78%	60.1 ± 61.8 (9)
Sapotaceae				
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>	74.90%	18.8 ± 6.8 (4)	-	-
<i>Manilkara huberi</i>	78.29%	41.7 ± 26.7 (3)	31.99%	53.8 ± 45.8 (5)
<i>Manilkara bidentata</i>	69.00%	37.5 ± 2.1 (2)	-	-
<i>Micropholis guyanensis</i>	32.14%	140 (1)	42.57%	251.0 ± 285.7 (2)
<i>Micropholis</i> sp1	-	-	12.73%	958 (1)
<i>Micropholis</i> sp2	-	-	26.71%	161 (1)
Total	70.46%	41.5 ± 38.5 (10)	31.61%	210.0 ± 311.7 (9)
Fabaceae				
<i>Inga leiocalycina</i>	53.87%	20.0 ± 11.3 (2)	-	-
<i>Inga thibaudiana</i>	91.89%	8 (1)	-	-
<i>Inga alba</i>	-	-	79.07%	26.5 ± 4.4 (4)
<i>Inga rubiginosa</i>	-	-	81.48%	18.0 ± 1.4 (2)
<i>Inga paraensis</i>	-	-	8.33%	17 (1)
<i>Inga huberi</i>	-	-	57.89%	26 (1)
Total	66.54%	16.0 ± 10.6 (3)	68.18%	23.1 ± 5.4 (8)
Total	68.67%	38.0 ± 31.6 (26)	54.94%	94.2 ± 182.1 (31)

Figure 1: (A) Fruit consumption rate (\pm S.E.) of Sapotaceae at Nouragues (protected site) and Montagne de Kaw (hunted and partly logged site). (B) Seed removal rate (\pm S.E.) of all families pooled together, and family-level rates of Burseraceae, Myristicaceae and Sapotaceae. Estimates of the minimum adequate model are shown.





La raréfaction de plusieurs disperseurs clés, notamment des grands primates (Atélidés), est donc associée à une réduction très nette de l'enlèvement des graines sur la Montagne de Kaw, qui est soumise aux effets de la chasse et en partie de l'exploitation forestière. Nous avons montré que cette réduction, jusque là mise en évidence à l'échelle de l'espèce, était également significative au niveau de la communauté des arbres endozoochores. Cependant, si toutes nos familles d'étude voient l'enlèvement de leurs graines diminuer sur la Montagne de Kaw, l'intensité de cette réduction varie selon les familles. Ainsi, elle est très prononcée chez les Sapotaceae, qui sont dispersées uniquement par des mammifères, et plus modérée chez les Burseraceae et les Myristicaceae, dont la dispersion est également assurée par les oiseaux. Ceci suggère l'existence d'un phénomène de compensation de la raréfaction des primates par les oiseaux en termes d'enlèvement des graines. Nous allons maintenant nous pencher sur l'une de ces familles dispersées à la fois par les mammifères et les oiseaux, les Myristicaceae, afin d'éclaircir les questions de compensation. Nous ajouterons pour cela aux Nouragues et à la Montagne de Kaw un troisième site plus intensément perturbé. Cela sera aussi l'occasion d'approfondir le développement de la méthode du décompte des fruits et graines tombés au sol. Nous verrons qu'elle permet dans le cas de cette famille d'estimer non seulement le taux d'enlèvement des graines, mais également la proportion de fruits ayant été ouverts par des mammifères. Elle donne ainsi un indice d'activité des frugivores. Nous discuterons des avantages de cette méthode pour l'évaluation rapide de l'état de santé des forêts tropicales humides.

Chapitre 3

Rapid assessment of seed removal and frugivore activity as a tool for monitoring the health status of tropical forests

Abstract

Ecological processes in tropical forests are being affected at unprecedented rates by human activities. Yet the continuity of ecological functions such as seed dispersal is crucial for forest regeneration. In this context, it becomes increasingly urgent to be able to rapidly assess the health status of these processes, in order to take appropriate management measures. We tested a method to rapidly evaluate rates of seed removal and frugivore activity on two animal-dispersed tree species, *Virola kwatae* and *V. michelii* (Myristicaceae). We chose three sites in French Guiana with increasing levels of anthropogenic disturbance. Fallen fruits and seeds of each focal fruiting tree were counted in a single one-square-meter quadrat in order to calculate the proportions of seeds removed and of fruits opened by mammals. Seed removal was stable between the protected and the moderately disturbed site, but collapsed at the most impacted site, from 79 % to 16 % for *V. michelii*. The proportion of fruits opened by mammals decreased regularly, from 60 % at the protected site to 35 % and 19 % at the moderately and heavily disturbed sites, respectively. This testifies to an increased impoverishment of the primate community at the disturbed sites. The stability of the seed removal rate at the moderately disturbed site in spite of the absence of the main primate disperser suggests that some compensation is occurring, most likely from toucans. This method is very informative about the health status of the community of seed dispersers and predators and of the seed removal services that they provide. It allows quick comparisons to be made, either between different forest sites or over time to monitor protected areas. It is

cost-effective and does not require much expertise. We suggest that this method be used with the pantropical family Myristicaceae to rapidly assess the health status of seed removal processes across the tropics.

Introduction

Primary tropical forests harbor an irreplaceable wealth of biodiversity (Gibson et al. 2011). Yet, they are being affected to an ever greater extent by a range of anthropogenic perturbations: selective logging, hunting, wildfires and small-scale mining are all on the rise (Laurance et al. 2012), and the extent to which these threats occur can even exceed the total area deforested (Asner et al. 2005). But while they may leave most of the forest standing, these pressures can deeply impact some key ecological processes, such as pollination and seed dispersal, threatening the whole ecosystem (Redford 1992). At one extreme, empty forests are deprived of their large animals and leave many trees as “living dead” with no reproductive future (Janzen 1986; Redford 1992). But prospects are not necessarily so grim, and while some large-seeded species may be lost as a result of the extinction of their seed dispersers, the remaining community may still be rich enough for the forest to show some overall resilience (Guimarães et al. 2008). In both cases, the forest still appears intact from above, but the outcome may be very different. Determining whether the cup is half empty or half full is a major challenge for tropical ecologists today (Calderon-Aguilera et al. 2012; Chapman and Gogarten 2012). It is thus necessary to assess the health status of tropical forests, whether disturbed or not, in order to take appropriate management and protection measures. But threats to ecological processes are extremely hard to detect at a large scale through conventional remote sensing techniques (Peres et al. 2006), not to mention their outcome in terms of plant-animal interactions and forest dynamics. Field studies are thus required.

The commonly used approach to assess the health status of tropical forests is through measures of biodiversity, by choosing one or several taxonomic groups as indicators (Barlow et al. 2007a; Lawton et al. 1998; Medellín et al. 2000; Schulze et al. 2004). But the tremendous richness of tropical rain forests makes it extremely difficult and time-consuming to exhaustively assess communities through conventional methods (Bibby et al. 2000; Gardner et al. 2008; Lawton et al. 1998). For example, it took 12 person-months of effort to

achieve the detailed survey of an Amazonian forest bird community (Terborgh et al. 1990). Furthermore, time is often critical when censusing the biodiversity of unprotected forests threatened by impending exploitation (Abate 1992). These constraints gave rise in the late 1980's to programs of rapid assessment of tropical biodiversity, most notably Conservation International's Rapid Assessment Program (RAP), initiated by the pioneering Ted Parker (Abate 1992), which led to the designation of several protected areas. New methods have been devised to rapidly estimate species richness and even abundance, such as MacKinnon lists (Bibby et al. 2000; Herzog et al. 2002; MacKinnon and Phillips 1993; MacLeod et al. 2011; Poulsen et al. 1997) or dawn chorus tape recordings for birds (Parker 1991), track sightings along transects for mammals (Carrillo et al. 2000), short transects for insects (Jones and Eggleton 2000), and soil sieving for seed banks (Lindner 2009). DNA barcoding has also recently been shown to be a useful tool for rapidly assessing species richness in tropical tree communities (Costion et al. 2011). These rapid assessment protocols can be tremendously effective: in just 4 days, Poulsen and Krabbe (1998) surveyed 85 % of the bird community of an Ecuadorian cloud forest that had previously been assessed with an effort of 30 person-months. However, while the impact of disturbance on tropical communities can be appraised from rapid assessment of target taxonomic groups (Ackley et al. 2009; Carrillo et al. 2000; Hayes et al. 2009), such studies do not evaluate the consequences of such community modifications on ecological processes per se. Species richness and community structure of indicator groups remain an indirect measure of the health status of tropical forests.

It is thus necessary to devise rapid assessment protocols for ecological processes as well, such as seed dispersal, which is a critical stage of forest regeneration. To date, all studies investigating the impacts of anthropogenic disturbance on seed removal (i.e. dispersal and/or predation) by animals rely on thorough but lengthy and demanding protocols, such as direct observations of frugivore and granivore visits at fruiting trees, use of fruit collectors placed under tree canopies (Holbrook and Loiselle 2009; Ratiarison and Forget 2005), comprehensive seed counts (Forget and Jansen 2007), field experiments (Beckman and Muller-Landau 2007) or genetic parentage analysis (Wang et al. 2007). While they are extremely informative, these methods usually require a long installation or followup. This often restricts work to single case studies, thus limiting possibilities for generalization. A standardized rapid assessment protocol to assess seed removal would allow replication across many different sites and forest types and could prove a useful tool for the monitoring of protected tropical forests. Here we present a novel assessment method to rapidly evaluate

rates of seed removal and frugivore activity for focal tree species. We tested our protocol on two well-studied species, *Virola kwatae* and *V. michelii* (Myristicaceae), at three sites in French Guiana with increasing levels of anthropogenic disturbance. We hypothesized that these two ratios would decrease with increasing levels of perturbation.

Methods

Study species

Virola kwatae Sabatier and *V. michelii* Heckel (Myristicaceae) are dioecious canopy trees that fruit annually between November and March in French Guiana (Sabatier 1985, 1997). They produce capsules that dehisce into two valves to reveal a single arillate seed. The bright red, lacinate aril is very nutritious, being 50 % lipids (Simmen and Sabatier 1996). Seeds average 2.8 x 1.8 cm in *V. kwatae* and 2.0 x 1.4 cm in *V. michelii* (Ratiarison and Forget 2012). *V. kwatae* is dispersed almost exclusively by Black Spider Monkey *Ateles paniscus* and toucans (*Ramphastos tucanus*, *R. vitellinus*, *Pteroglossus aracari*, *Selenidera culik*), with Red Howler Monkey *Alouatta macconnelli* and Green Oropendola *Psarocolius viridis* playing minor roles (Ratiarison and Forget 2012; Sabatier 1997). *A. paniscus* alone disperses over 50 % of all seeds produced (Sabatier 1983). With such a limited array of dispersers, *V. kwatae* has a highly specialized seed dispersal strategy (Howe 1983; Sabatier 1997). In addition to *A. paniscus* and Ramphastidae, smaller-seeded *V. michelii* is also dispersed to a lesser extent by *A. macconnelli*, Brown Capuchin *Cebus apella* and Kinkajou *Potos flavus*, and birds such as Trogonidae, *Penelope marail* (Cracidae) and *Momotus momota* (Momotidae) (Julien-Laferrière 2001; Ratiarison and Forget 2012; Simmen and Sabatier 1996). Primates and Kinkajou have prior access to seeds of both species, in that they can pry open sub-ripe fruits before they dehisce, while toucans and other birds must wait for the fruits to open and expose the seed (Sabatier 1997). *Virola* spp. are particularly important to *A. paniscus*. It was the most consumed plant genus in Surinam, representing 12.5 % of the diet (van Roosmalen 1985b). Seed predators of both species include parrots (Psittacidae) and *Sciurus aestuans* in trees, and *Pecari tajacu* and scatter-hoarding rodents on the ground. All but a few fallen seeds of *V. kwatae* were destroyed by ground predators at Nouragues (Forget et al. 2001; Sabatier 1997).

Study sites

The protected forest site is located around Nouragues Research Station ($4^{\circ}05'$ N, $52^{\circ}40'$ W), in the 105,800 ha Nouragues National Nature Reserve in central French Guiana. The climate is of equatorial type and is characterized by one dry (August – November) and one wet season (December – July), with a slight decrease in precipitation around March. The average annual rainfall is 2,990 mm, and the mean annual temperature 26°C (Grimaldi and Riéra 2001). The elevation ranges from 60 to 200 m above sea level. The habitat is mature lowland evergreen rain forest. The site is located 100 km upriver from the nearest settlement, the town of Régina. It is effectively protected from hunting due to permanent presence of researchers and/or staff. The fauna is intact, with *A. paniscus* and toucans occurring at high densities (see Chapter 1).

Montagne de Kaw ($4^{\circ}33'$ N, $52^{\circ}12'$ W) is located 70 km north-east of Nouragues Research Station. The climate is the same as at Nouragues, but for a higher mean annual rainfall of 4,099 mm, with important local variations. It is a 40 km long, elongated hill, reaching 309 m in elevation. The site is adjacent to the town of Roura, population 2600, and an hour's drive from Cayenne. It is bisected by a road that both local and urban hunters use to access numerous forest tracks. Although parts of Montagne de Kaw are protected as Kaw-Roura National Nature Reserve and Trésor Regional Nature Reserve, they are not effectively protected from hunting, which occurs within their boundaries (O. Boissier, pers. obs.; C. Richard-Hansen, pers. comm.). Commercial selective logging occurs within a logging concession. *A. paniscus* has been driven to extinction at Montagne de Kaw, whereas toucans are still abundant (see Chapter 1).

Mont Grand Matoury National Nature Reserve ($4^{\circ}51'$ N $52^{\circ}21'$ W) is located 20 km to the North-West of Montagne de Kaw, in the vicinity of Cayenne. It is an isolated hill, reaching 234 m. The mean annual rainfall is 3,686 mm. The habitat is secondary forest, with some patches of primary forest. The situation is peri-urban, with the nearest habitations less than a kilometer away; the forest is almost completely surrounded by anthropized land. The site was granted national nature reserve status in 2006 (area 2,129 ha). Although it has long been hunted, the hunting pressure has been curbed in recent years (reserve manager P.-Y. Pertet, pers. comm.). Numerous strollers use the network of trails, especially on weekends. *A. paniscus* is extinct, and toucans are present (MNHN 2003-2012), but at unknown densities. *V. kwatae* is absent from Mont Grand Matoury.

Seed removal and fruit handling by mammals

Field work was conducted in February 2009 and 2010, at the height of *Virola* fruiting season (Ratinarison and Forget 2012; Sabatier 1985). Fruiting *Virola* trees were located at a few locations in each site. One 1 m² quadrat was placed on the ground under each tree, at the apparent maximum of fruit density. All fallen fruits and seeds located within the quadrat were counted and classified as intact (undehisced) fruit, open fruit, single fruit valve, or seed. Open fruits are those that had dehisced naturally, with both valves still joined together, while single valves reveal fruits that had been broken up by primates or Kinkajou to access the arillate seed prior to dehiscence. Aborted fruits were not taken into account, nor were “old” fruits and seeds of previous seasons. These were easily crushed by hand, which distinguished them from “fresh” fruits and seeds. Trees with fewer than 10 fruits per quadrat were not sampled.

Two ratios of interest were derived from these counts: the seed removal rate and the proportion of fruits that had been handled by mammals. The seed removal rate is the proportion of seeds that had been taken away or predated and were thus missing from the quadrat. Since *Virola* fruits only contain one seed, it is calculated as the difference between the total number of fruits and the total number of seeds (i.e. the number of missing seeds), divided by the total number of fruits. The total number of fruits is the sum of all intact fruits, open fruits and broken up fruits (half the number of single valves). The total number of seeds is the sum of the number of loose seeds found on the ground and the number of intact fruits (each containing one seed). The proportion of fruits handled by mammals is given by the number of broken up fruits divided by the total number of fruits.

Data analysis

Statistical analyses were done in R 2.14.1 (R Development Core Team 2011). We tested for an effect of site on seed removal and handling by mammals by fitting generalized linear mixed models with function lmer in package lme4 (Bates et al. 2011). Since the response variables were proportion data, we used a binomial error distribution with a logit link, adjusted for overdispersion (Bolker et al. 2009) We analyzed the two species together, with site and species as fixed effects and location and year as random effects. There was no interaction possible between site and species as *V. kwatae* is absent from Mont Grand Matoury. When necessary, we also fit species-specific models with site as sole fixed effect.

The statistical significance of fixed effects was assessed by likelihood ratio tests between nested models fit by maximum likelihood.

Results

Sixty-eight trees were sampled over the course of the study, including 21 *V. kwatae* and 47 *V. michelii*, and 31 trees at Nouragues, 23 at Montagne de Kaw and 14 at Mont Grand Matoury.

Seed removal

Seed removal differed significantly among sites ($\chi^2 = 8.455$, $df = 2$, $P = 0.015$) and species ($\chi^2 = 7.861$, $df = 1$, $P = 0.005$). Because species differed significantly from each other, we fit species-specific models. Seed removal differed significantly among sites for *V. michelii* ($\chi^2 = 11.701$, $df = 2$, $P = 0.003$), with no significant difference between Nouragues (control, 79 %) and Montagne de Kaw (79 %, $z = 0.032$, $P = 0.975$), but a significant reduction at Mont Grand Matoury (16 %) compared with Montagne de Kaw ($z = - 5.537$, $P < 0.001$) (Figure 1A). Seed removal did not significantly differ among sites for *V. kwatae* ($\chi^2 = 0.290$, $df = 1$, $P = 0.590$); 98 % of seeds were removed at Nouragues and 96 % at Montagne de Kaw (there are no *V. kwatae* at Mont Grand Matoury).

Fruit handling by mammals

Species did not have a significant effect ($\chi^2 = 0.299$, $df = 1$, $P = 0.584$), so we removed it from the model. Handling by mammals differed significantly among sites in the resulting model ($\chi^2 = 12.143$, $df = 2$, $P = 0.002$). Proportion of fruits broken open by mammals decreased significantly from 60 % at Nouragues to 35 % at Montagne de Kaw ($z = - 3.346$, $P < 0.001$), and again from Montagne de Kaw to Mont Grand Matoury ($z = - 2.251$, $P = 0.024$), where only 19 % of fruits were found as single valves (Figure 1B).

Discussion

As expected, both seed removal rate and proportion of fruits handled by mammals decreased with increasing levels of disturbance, though with different patterns. The seed removal rate remained high at Montagne de Kaw, with levels comparable to Nouragues, but collapsed at Mont Grand Matoury. However, the proportion of fruits handled by mammals decreased regularly among the three sites, with the sharpest reduction occurring between Nouragues and Montagne de Kaw. At Nouragues, Black Spider Monkey *Ateles paniscus* represented 37.4 and 37.3 % of all visits to fruiting *V. kwatae* and *V. michelii* trees, respectively, and 100 and 89.2 % of visits by primates (Ratiarison and Forget 2012). Its extirpation from both Montagne de Kaw and Mont Grand Matoury is doubtless the first factor to explain the reduction in the proportion of fruits opened by mammals. But the more pronounced decrease observed at Mont Grand Matoury suggests that the mammalian fauna is further depleted at this site compared to Montagne de Kaw. This probably reflects the scarcity of Brown Capuchin *Cebus apella* at Mont Grand Matoury. This was the second primate visitor of *V. michelii* at Nouragues, representing 4.5 % of consumers and 10.8 % of primate visits (Ratiarison 2003). The species is still present at Montagne de Kaw, with densities similar to those observed at Nouragues (see chapter 1), but is rarely if ever seen at Mont Grand Matoury (P.-Y. Pertet, pers. comm.). *C. apella* is a preferred target of hunters, especially when the populations of other large-bodied primates are depleted (Redford and Robinson 1987). Another mammalian consumer is Kinkajou *Potos flavus*, which relies heavily on *V. michelii* fruits in January – March (Julien-Laferrière 2001). This species is probably less sensitive to hunting because of its nocturnal habits. It is also tolerant of habitat fragmentation (Wilson and Mittermeier 2009), and thus probably accounts for most of the fruits handled by mammals at Mont Grand Matoury.

However, the reduced proportion of fruits handled by mammals at Montagne de Kaw does not translate into reduced seed removal, unlike what one might expect from the importance of spider monkeys as seed dispersers. This indicates that the seeds that are normally removed by spider monkeys after breaking the fruits open are still removed by other consumers, but after natural dehiscence. These consumers must be birds, and toucans (Ramphastidae) are the best candidates (Howe 1993; Howe and Kerckhove 1980). At Nouragues, they accounted for 37.6 and 50.7 % of visits to fruiting *V. kwatae* and *V. michelii* trees, respectively (Ratiarison and Forget 2012). In Ecuador, Ramphastidae remove 49.2 % of

V. flexuosa seeds, which represents 57 % of all seeds removed (Holbrook and Loiselle 2009). Moreover, *Ramphastos vitellinus* has been found to be five times more abundant at Montagne de Kaw compared to Nouragues, while *R. tucanus* is present at similar densities (see Chapter 1). Nevertheless, other avian seed dispersers such as *Penelope marail* or *Psarocolius viridis* cannot be excluded, nor can seed predators such as Psittacidae. These consumed 3.5 % of *V. kwatae* seeds at Nouragues (Sabatier 1983), although none were observed in focal fruiting trees of either species by Ratiarison and Forget (2012). As for ground predators, rodents are not fond of *Virola* seeds and peccaries are scarce at Montagne de Kaw (see Chapter 1). Because of their faculty for opening fruits before dehiscence, mammals have ‘priority’ over toucans and other birds for access to arillate seeds (Sabatier 1997). In the absence of *A. paniscus* at Montagne de Kaw, all the fruits that they would normally eat become available to Ramphastidae. The fact that the same proportion of seeds of both species was removed at Montagne de Kaw relative to Nouragues strongly suggests that some compensation through competitive release occurs between *A. paniscus* and Ramphastidae. Holbrook and Loiselle (2009) noted some compensation in visits to fruiting trees by smaller, non-hunted avian frugivores at their hunted site. However, these species make very few visits and are not effective seed dispersers of *V. flexuosa*. Thus they should not be able to compensate for the absence of hunted primates and toucans. By contrast, the persistence of Ramphastidae at Montagne de Kaw in spite of hunting allows for some very effective compensation in seed removal to occur, thanks to the original preference of these birds for *Virola* fruits (Galetti et al. 2000; Holbrook and Loiselle 2009; Howe 1981; Ratiarison and Forget 2012). This probably translates into effective compensation in seed dispersal given the effectiveness of toucans as seed dispersers that swallow seeds and potentially regurgitate them at large distances from mother trees (Holbrook 2011). While compensation between large frugivorous birds and primates is unlikely to occur in case of reduced dietary overlap (Poulsen et al. 2002), it can probably be very effective for the few tree species that both frugivore groups highly favor.

However, such compensation does not seem to occur at Mont Grand Matoury, which saw a total collapse in seed removal of *V. michelii*. Although we do not have much information about toucan densities at Mont Grand Matoury, this indicates that the frugivores that compensate for the extinction of *A. paniscus* at Montagne de Kaw are either extinct or severely depleted. Seed dispersal is no longer ensured for *V. michelii* at Mont Grand Matoury, where the vast majority of seeds accumulate underneath trees, where they will likely

encounter increased mortality from density-dependent competition and increased parasitism and predation (Connell 1971; Janzen 1970).

Beyond the estimation of seed removal, our method is very informative about the health status of the fauna, and goes into the activity and/or density of some specific groups of animals. We were able to discern a decrease in the activity of mammals at Montagne de Kaw and Mont Grand Matoury and to relate it to the extinction of *A. paniscus* at both sites and to a further depletion of primates at Mont Grand Matoury. The comparison with seed removal rates suggested compensation by healthy bird (toucan) populations at Montagne de Kaw, whereas these had probably become scarce at Mont Grand Matoury. Of course, results from this method cannot be compared with estimations of exact animal abundances, and leave us at best with hints and hypotheses about broadly defined functional groups. However, this method does tell us something about the ecological functionality of frugivores and the overall health of the community. Compared to the effort required to estimate densities of large mammals and birds from line transect censuses, which can easily reach 100 km per site (de Thoisy et al. 2008; Peres 1999a), our method can very quickly indicate that “something is wrong” and be applied to several forest sites successively within a few weeks of field work. But it is necessary to measure both rates (seed removal and fruits handled by mammals): because of the compensation effect, disturbance is not visible at Montagne de Kaw from seed removal rates alone, and one might even think that *A. paniscus* is still extant there. But a look at the proportion of fruits opened by mammals makes it obvious that the primate community is depleted at Montagne de Kaw compared to Nouragues. However, the method is naturally limited to the set of seed dispersers and predators that interact with *Virola* species; it tells nothing about other frugivore species, which can also play some key roles in the ecosystem. For instance, bats do not disperse *Virola* seeds, nor do smaller avian frugivores that cannot swallow them.

When fruits contain no hard parts such as *Virola* valves, only diaspores are to be found on the ground underneath trees. These can only be counted as an absolute number (Wang et al. 2007). But following productivity, a greater fruit production can lead to a greater fruit fall and thus bias the estimate. Wang et al. (2007) used microsatellite markers to assert that the differences that they observed in seed removal could actually be related to differences in seed dispersal. Because our two measures are proportions derived from the total number of fruits in

the quadrat, they do not vary according to crop size. While our seed removal rate does not allow the same level of interpretation in terms of seed dispersal, it does not necessarily need genetics to allow comparisons between sites. It is thus much quicker and more cost-effective, and can be used in low-income countries without the necessity of a molecular biology lab. It can be applied to other species, while genetics relies on the development of species-specific tools such as microsatellite primers.

Rapid assessment programs have often been criticized as being reserved for the “conservation elite”. Conservation International’s Rapid Assessment Program (RAP) was designed for experts with 20 years of experience in their field (Abate 1992). By contrast, our method of rapid assessment does not require any expertise. *Virola* fruits are easy to spot and identify on the ground, and quadrat counts can be done with no prior knowledge of the species or site. But contrary to RAP, it does not assess species richness and diversity, nor is it of any help in identifying exceptionally rich, threatened areas in order to design new reserves. However, our method gives valuable information about the health of an area’s ecological processes; it can help assess the status of existing protected areas. For instance, a depressed proportion of fruits opened by mammals, documented by a few days of field work, would suggest that a poorly patrolled corner of a national park suffers from illegal poaching. But the rates are not specific to a particular kind of disturbance; they can reveal any threat that might affect the frugivore community, such as hunting, logging or fragmentation, without distinction.

However, the ratios that we obtain from our method are relative and comparative. A seed removal rate from a single site does not give any absolute information about the health of the forest. It must be compared with data from at least one other site, preferentially more, with one control. Comparisons can also be made over time within one site, for example to monitor the health status of a protected area.

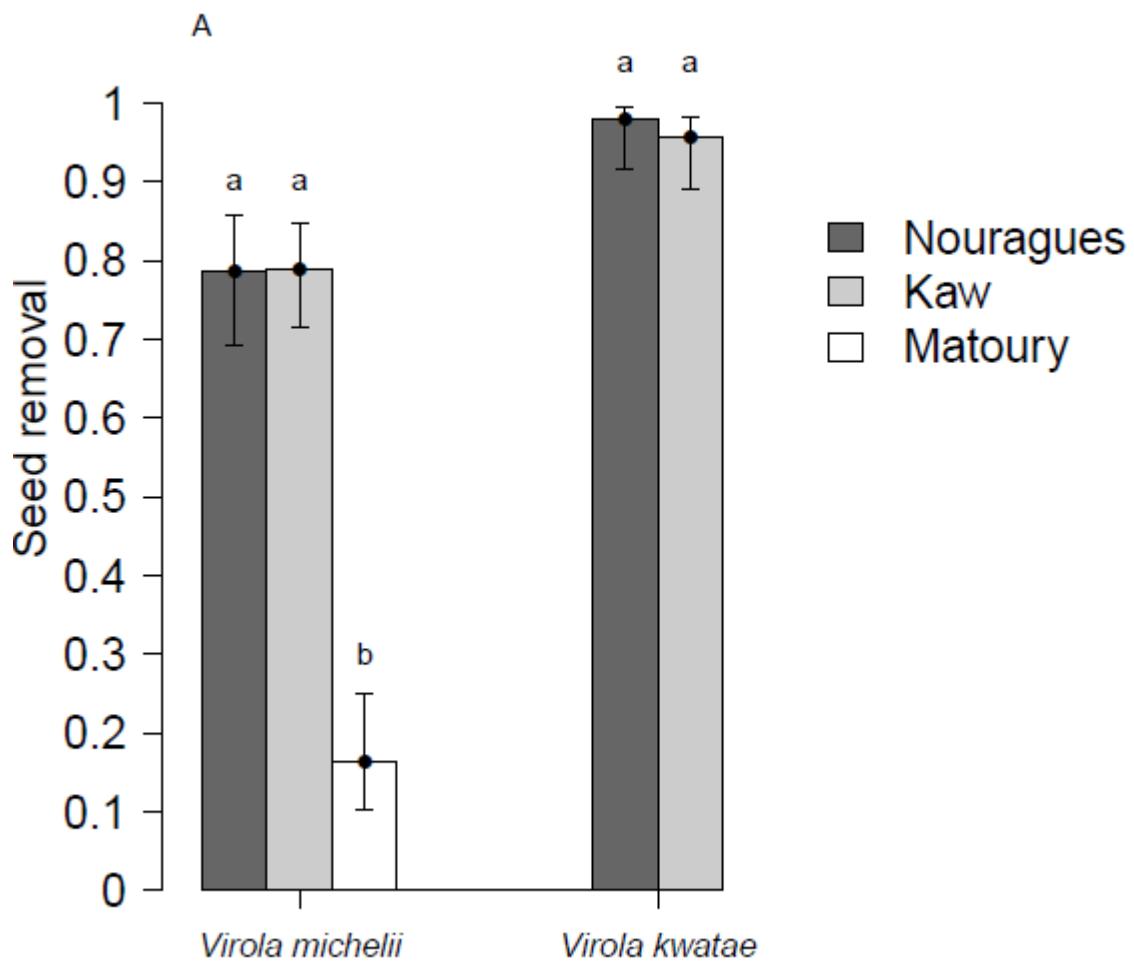
Our method does not limit itself to the Guianese context and is meant to be applied to other tropical environments. We suggest that Myristicaceae are a good plant family to generalize this protocol. With their pantropical distribution, they can be found in all tropical forests, from the Americas to Melanesia, which facilitates comparisons among sites. They all produce single-seeded fruits, which makes calculation of seed removal rate easy. They are dispersed by a range of mammals and birds, such as primates, bats, hornbills, toucans, turacos and guans, many of which are hunted species. In the Neotropics, *Virola* is very well studied

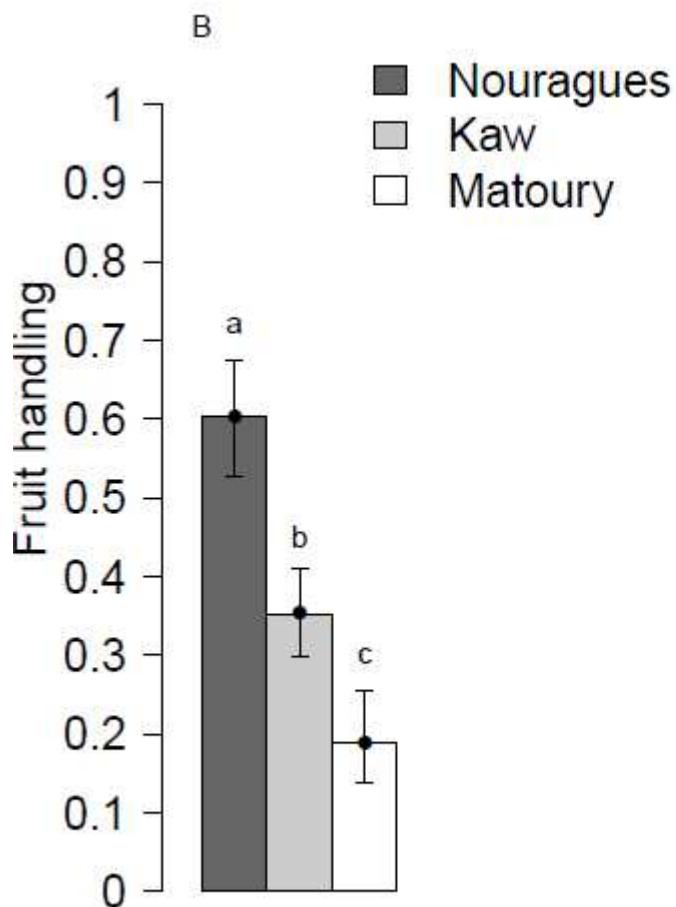
(Holbrook and Loiselle 2009; Howe 1981; Howe and Kerckhove 1980, 1981; Ratiarison and Forget 2012; Russo 2003), but other genera such as *Iryanthera* and *Osteophleum* can also be used. In Africa, *Coelocaryon*, *Pycnanthus* and *Staudtia* are good candidates (Gautier-Hion et al. 1985), and *Myristica* and *Knema* in Asia. Other families can be used, especially the ones producing capsules, such as Burseraceae or Meliaceae. Families with other fruit types can also be exploited, such as Sapotaceae or Fabaceae, although this can require detailed knowledge of species traits, especially mean number of seeds per fruit (see Chapter 2). However, this method cannot be applied to families with fleshy fruits that are entirely consumed by frugivores, such as Moraceae. There must be a hard part that animals leave aside and drop to the ground so that the original number of fruits is known and a proportion can be calculated.

Myristicaceae are interesting because the proportion of fruits found as single valves gives a measure of mammal activity. But there are other signs that specific groups of seed dispersers or predators leave on fruits or seeds of many species and that can help track their activity in addition to seed removal. To access seeds, peccaries (Tayassuidae) crush fruits open with their strong teeth (Kiltie 1981), while rodents gnaw through the pericarp, both leaving characteristic tooth scars (Wright et al. 2000; P.-M. Forget, pers. obs.). The rodent species can even be determined from the width of incisive marks and the type of opening (Forget et al. 1994). Bruchid beetles also leave unmistakable emergence holes on fruits and seeds (Wright et al. 2000). In our study, we noted the number of fruits bearing signs of activity of peccaries and rodents, but this was too small to be exploitable, suggesting that a greater sampling size is required. Other studies have used these signs in the past (Wright et al. 2000), and we encourage their utilization along with seed removal rates in order to gain better understanding of processes underlying differences in seed removal.

It is now necessary to rapidly assess not only the biodiversity of tropical forests, but also the health of their ecosystem functions, in order to uncover elusive threats, especially in protected areas. Rapid assessment of ecological processes such as pollination seems difficult in tropical forests. By contrast, fallen fruits and seeds provide a powerful tool to quickly estimate seed removal and frugivore activity and identify threats to forest regeneration. The method that we present here is time- and cost-effective, and can be applied with no prior knowledge of a site, by mere comparison with other forests. We hope that it will be widely applied, including in lesser studied areas, in order to get a broader picture of the state of seed dispersal processes in tropical forests worldwide.

Figure 1: (A) Seed removal rate, by site, of *Virola michelii* and *V. kwatae*. (B) Proportion of fruits handled by mammals for both species pooled together, by site (there is no species effect). The areas of study are, with increasing levels of disturbance, Nouragues (control), Montagne de Kaw and Mont Grand Matoury. Estimates from the models are shown. Different letters indicate significant differences between sites.





Discussion générale

Les résultats obtenus à partir de la comparaison des communautés de frugivores et de granivores des Nouragues et de la Montagne de Kaw ont permis de mettre en évidence un impact net de la chasse sur l'abondance de plusieurs espèces chassées (Chapitre 1). Ainsi, sur six espèces dont les densités sont classiquement réduites par la chasse en Guyane (Richard-Hansen et al. 2009), nous en avons retrouvé quatre dans notre étude : l'Atèle noir *Ateles paniscus*, le Singe hurleur roux *Alouatta macconnelli*, le Pécari à collier *Pecari tajacu* (au sein des Ongulés) et le Hocco alector *Crax alector*. Ceci confirme l'étendue de l'impact de la chasse sur la Montagne de Kaw. Cependant, si ces conséquences à l'échelle des espèces sont claires, je n'ai pas pu déceler d'impact à l'échelle de la communauté, ni été en mesure de différencier l'impact de l'exploitation forestière sur les transects concernés. Une première hypothèse est que ni la chasse ni l'exploitation forestière n'ont d'impact à l'échelle de la communauté. Si c'est possible dans le cas de la chasse (beaucoup d'espèces échantillonnées ne sont pas chassées), c'est cependant peu probable pour l'exploitation forestière, dont de nombreuses études ont montré un impact à l'échelle des communautés de mammifères et d'oiseaux (Chapman et al. 2000; Lammertink 2004; Peh et al. 2005; Şekercioğlu 2002). Dans l'hypothèse alternative et plus probable que l'impact est là mais qu'il n'a pas pu être décelé, ceci peut être principalement expliqué par trois facteurs d'ordre méthodologique : l'insuffisance des données collectées, l'absence de réplicats au niveau du site, et la trop grande hétérogénéité écologique des transects chassés non exploités de la Montagne de Kaw. Nous rediscuterons par la suite de ces facteurs à l'échelle de la thèse.

Les conséquences de la raréfaction de plusieurs frugivores clés, et notamment des grands primates (Atélidés), sur l'enlèvement des graines sur la Montagne de Kaw ont été mises en évidence par le décompte des fruits et des graines au pied des arbres en fruits (Chapitre 2). Ceci confirme pour la première fois que la réduction de l'enlèvement des graines en forêt chassée, jusqu'ici mise en évidence à l'échelle de l'espèce (Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000), est aussi une réalité à l'échelle de la communauté des arbres endozoochores. La chasse peut donc à

terme profondément affecter la composition et la diversité des communautés d’arbres en forêt tropicale humide, voire menacer certaines espèces, comme nous allons en rediscuter.

Enfin, sur l’exemple du genre *Virola* (Myristicaceae), nous avons approfondi la méthode d’estimation des taux d’enlèvement des graines par décompte des fruits et graines tombés au sol (Chapitre 3). Nous avons montré que, dans le cas des Myristicaceae, la proportion de fruits ouverts par les mammifères (i. e. trouvés sous la forme de valves simples) permettait d’obtenir une mesure indirecte mais potentiellement très informative de la densité de certains frugivores clés. En outre, elle suggère l’existence d’un phénomène de compensation de l’absence des grands primates par les toucans (Ramphastidés) pour la dispersion des graines, comme cela avait déjà été suggéré dans le chapitre 2. Cette méthode permet d’estimer rapidement la proportion d’enlèvement des graines sur un site. Il est possible d’utiliser cette grandeur comme mesure de l’état de santé de la forêt, par exemple dans le but de comparer plusieurs sites entre eux ou de suivre au cours du temps l’évolution d’un site protégé.

Sur la base de ces résultats, nous aborderons les questions méthodologiques du choix des sites et de l’utilisation des transects dans le contexte des forêts tropicales humides. Puis nous discuterons l’impact de la défaunation sur les arbres, qui se fait sentir à toutes les échelles : de la population, de la communauté et de l’espèce.

Choix des sites d’étude

La principale limite de ce travail tient à l’absence de réplicat au niveau des sites : les Nouragues sont l’unique site témoin et la Montagne de Kaw l’unique site perturbé. Sur le plan logique, il est ainsi difficile d’affirmer immédiatement que les différences observées sont dues aux différences de pressions anthropiques, puisque celles-ci ne sont pas l’unique facteur à varier entre les deux sites : des différences liées à l’habitat ou à la biogéographie, parfois spécifiques à chaque espèce, peuvent tout aussi bien être la source des différences observées. Par exemple, la composition des communautés d’oiseaux est corrélée à la composition floristique de la forêt, laquelle dépend de la composition du sol en éléments minéraux (Pomara et al. 2012). Ces deux facteurs édaphique et floristique peuvent donc suffire à expliquer les différences de communautés d’oiseaux entre deux sites. De même, l’état des connaissances actuelles suggère que la résilience des espèces gibier à la pression de chasse

dépend directement de la productivité de la forêt (Peres 2000b; Peres and Dolman 2000). Ainsi, les densités animales dans des sites intensément chassés mais de haute productivité peuvent être supérieures à celles de sites non chassés mais de faible productivité (Peres 2000a).

Cependant, il est fréquent que les études de ce type soient restreintes à seulement deux sites contrastés (Holbrook and Loiselle 2009; Terborgh et al. 2008; Wang et al. 2007), en raison de contraintes logistiques et de la lourdeur du travail demandé pour estimer à la fois les abondances animales et les processus de dispersion des graines. En outre, s'il est difficile de tirer des conclusions à l'échelle de la communauté animale en raison notamment de l'absence de réplicat, d'autres résultats majeurs de la thèse souffrent relativement moins de celle-ci. Ainsi, nous avons observé des réductions nettes dans l'abondance de plusieurs espèces chassées sur la Montagne de Kaw, de façon cohérente avec l'état des connaissances sur la sensibilité des espèces à la chasse en Amérique tropicale et en Guyane. Cela suggère très fortement que pour ces espèces, la chasse est le facteur explicatif des différences d'abondances observées entre les deux sites. Par exemple, dans le cas de l'Atèle noir, la Montagne de Kaw est un milieu de type « montagne » très favorable à cette espèce (Richard-Hansen 2010). Ses ressources alimentaires favorites telles que les *Virola* (van Roosmalen 1985b) sont par ailleurs présentes en abondance. L'hypothèse la plus parcimonieuse est donc que l'espèce est quasi-éteinte sur le site en raison de la chasse qui y est pratiquée, et ce malgré l'absence de réplicat. De la même façon, les résultats obtenus sur l'enlèvement des graines sont le plus parfaitement cohérents avec les études existantes qui montrent une réduction significative de l'enlèvement des graines en situation chassée (Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Wang et al. 2007; Wright 2003).

Les deux sites des Nouragues et de la Montagne de Kaw sont relativement éloignés l'un de l'autre (70 km), qui plus est avec une plus grande proximité à la côte de la Montagne de Kaw. Cette distance peut contribuer à accentuer les différences potentielles d'habitat et de biogéographie par rapport à si les deux sites étaient plus proches l'un de l'autre. Par exemple, les deux sites utilisés par Holbrook et Loiselle (2009) en Equateur ne sont distants que de 27 km. Mais dans le cas de la chasse, le choix de sites rapprochés risque d'accentuer la possibilité de « fuites » des activités de chasse vers le site censé être protégé. Plus les sites sont proches, plus le risque que le site témoin subisse les effets de la chasse est élevé. Dans notre cas, l'éloignement des Nouragues garantit le contraste de pressions anthropiques par

rappor t à la Montagne de Kaw. La distance entre nos deux sites est similaire à celle choisie par Nuñez-Iturri et Howe (2007) et Terborgh et al. (2008) au Pérou (80 km).

Une solution aux problèmes exposés ci-dessus passe naturellement par l'utilisation de réplicats. Le protocole d'étude utilisé par Lammertink (2004) pour étudier les impacts de l'exploitation forestière sur les communautés de pics à Bornéo est à mon sens idéal. Les distances entre transects du même type forestier (intact ou exploité) varient entre 13 et 84 km, mais certains transects de type forestier différent sont proches ou adjacents. Cette distribution permet ainsi un bon degré d'indépendance entre transects et exclut la possibilité qu'une différence géographique entre transects soit interprétée comme un effet de la différence de perturbation (Quinn and Keough 2002). Cependant, si ce n'est pas un souci dans le cas de l'exploitation forestière, le problème de la proximité géographique entre transects chassés et non chassés peut encore se poser.

Utilisation du *distance sampling* en forêt tropicale humide

Le *distance sampling* est une technique relativement lourde et exigeante qui nécessite une grande quantité de données. Or, en forêt tropicale humide, beaucoup d'espèces sont présentes à densité très faible (Terborgh et al. 1990), ce qui est problématique. Dans mon cas, sur 80 espèces animales contactées au cours de l'étude, une densité n'a pu être calculée sous Distance que pour 37 d'entre elles. Cela est avant tout dû à un manque de données, qui s'explique à la fois par le fait que je n'ai pas estimé de distance pour les contacts auditifs en 2010 et par les distances relativement faibles que j'ai parcourues sur chaque site (60 km aux Nouragues et 76 km sur la Montagne de Kaw). On recommande en général au moins 85 km par site pour estimer la richesse spécifique des grands vertébrés, et entre 40 et 90 km pour estimer l'abondance (mais plus de 100 km pour certaines espèces) (de Thoisy et al. 2008). Néanmoins, la plupart des études considèrent qu'il est nécessaire d'en parcourir beaucoup plus, de l'ordre de 300 km (Peres 1999a). Dans mon cas, il m'était difficile de parcourir une distance plus importante tout seul à l'échelle d'une thèse, d'autant plus que le choix de la saison des pluies signifie que beaucoup de matinées ne pouvaient être mises à profit et que beaucoup de transects ont dû être abandonnés en cours de route. La faible distance parcourue s'explique également par la vitesse que j'ai choisie d'adopter (800 m.h^{-1}) en raison du grand nombre d'espèces à échantillonner. La plupart des études sur la chasse se limitent aux

mammifères et aux grandes espèces d'oiseaux et choisissent des vitesses de l'ordre de 1200 m.h⁻¹ (Peres 1999a; Poulsen et al. 2011). Cela permet donc de parcourir des transects de plus grande longueur, généralement de 3 km. Dans mon cas, en raison de la vitesse choisie de 800 m.h⁻¹ et des arrêts requis à chaque contact, je terminais généralement mes transects entre 10h30 et 11h, une heure déjà avancée qui ne me permettait pas de couvrir une plus grande distance. Je ne parcourais pas les transects l'après-midi car les oiseaux sont beaucoup moins actifs et en raison du travail à effectuer sur les fruits. En conséquence, là où la plupart des études parcourent 6 km par jour et par personne (un transect de 3 km aller-retour sur la journée), je ne pouvais parcourir au mieux que 2,1 km. Il est donc difficile d'obtenir des distances suffisamment importantes sur chaque site.

Il y a donc une double exigence lorsque l'on veut utiliser le *distance sampling* dans une étude écologique de ce type :

- il y a à la fois besoin de beaucoup de réplicats pour être en mesure de dépasser les effets écologiques confondants, à la fois à l'échelle du site (cf. paragraphe ci-dessus) et à l'échelle du transect : les trop grandes disparités écologiques entre les transects C et T du traitement « chasse » sur la Montagne de Kaw ont nui à la comparaison avec le traitement « chasse et exploitation forestière », ce qui aurait pu être surmonté par l'utilisation d'un plus grand nombre de transects par traitement ;
- et à la fois le *distance sampling* exige un effort énorme (200 – 300 km) sur chaque réplicat pour obtenir une taille d'échantillonnage suffisante.

William Magnusson a très bien illustré la situation lors de sa présentation à l'ATBC 2012 (Magnusson 2012). Quatre sites ont été échantillonnés à raison de 200 km par site pour essayer de corrélérer l'abondance du Jaguar *Panthera onca* avec celle de ses proies. Mais quatre points sont complètement insuffisants pour pouvoir déceler une corrélation... Sa conclusion résume très bien les aboutissants de l'utilisation du *distance sampling* en forêt tropicale : « *It's never enough* ».

Deux solutions s'offrent alors. La première revient à multiplier l'effort pour échantillonner un grand nombre de sites, à raison de plusieurs centaines de kilomètres par site. Cela passe par énormément de main d'œuvre. Par exemple, pour distinguer les effets de la chasse et de l'exploitation forestière sur les communautés de mammifères et de grands oiseaux au Congo, Poulsen et al. (2011) ont échantillonné 30 transects parcourus en tout 1 154 fois, soit une distance de 2 861 km sur laquelle ils ont réalisé 9 811 contacts. Le projet mené

par Jo Fragoso au Guyana implique 335 techniciens, qui ont parcouru 43 000 km de transects, aboutissant ainsi à 84 000 contacts (Fragoso et al. 2012). Si la main d'œuvre n'est pas disponible, c'est par le temps que sera obtenue une quantité suffisante de données : Lammertink (2004) a passé 31 mois seul sur le terrain pour échantillonner les communautés de pics de Bornéo par des transects.

La solution alternative est de recourir à des protocoles d'évaluation rapide. Le chapitre 3 en a prouvé la faisabilité pour l'estimation du taux d'enlèvement des graines. Pour ce qui est des abondances d'animaux, les listes de MacKinnon (MacKinnon and Phillips 1993) sont très prometteuses. Il s'agit de compiler des listes d'espèces d'une longueur pré-déterminée (généralement 20 espèces) en explorant la zone d'étude. Les 20 premières espèces rencontrées sont notées sur une première liste, puis une nouvelle liste est entamée, qui contiendra à nouveau 20 espèces, certaines ayant déjà été contactées lors de la première liste, et ainsi de suite jusqu'à ce que la courbe d'accumulation du nombre d'espèces atteigne un plateau (Bibby et al. 2000). Au-delà de son utilité première dans l'estimation de la richesse spécifique, il a récemment été montré que cette méthode pouvait être utilisée de manière fiable et cohérente pour estimer des abondances relatives (MacLeod et al. 2011), ce qui en fait un outil d'évaluation rapide très prometteur. De telles méthodes d'évaluation rapide ont l'avantage d'être peu coûteuses en temps et en argent et de pouvoir être mises en œuvre par des personnes d'expertise variable. Elles peuvent être utilisées pour mettre en évidence des changements d'abondance entre sites ou au fil du temps. Cependant, les listes de MacKinnon sont conçues pour les oiseaux et pourraient difficilement être appliquées aux mammifères, en raison de la difficulté à contacter un nombre suffisant d'espèces.

Néanmoins, les méthodes classiques et les méthodes d'évaluation rapide ont chacune leurs avantages, et je ne me fais pas particulièrement l'avocat des méthodes d'évaluation rapide. Si l'on a les moyens en termes de finances, de temps et de main d'œuvre, autant utiliser les méthodes classiques lourdes telles que le *distance sampling*, cela produit de très belles études, robustes statistiquement (Peres and Palacios 2007; Poulsen et al. 2011; Terborgh et al. 1990). Mais cela ne donne qu'un nombre restreint d'études. Si l'on veut par contre généraliser des conclusions sur la base d'un grand nombre de sites, dans des endroits peu étudiés, ou sur la base de peu de moyens, ou encore suivre un grand nombre de site dans le cadre de programmes de conservation, alors les méthodes d'évaluation rapide sont-elles peut-être la clé.

Conséquences de la défaunation sur les arbres : des impacts à toutes les échelles

Les résultats de ce travail vont dans le sens des connaissances existantes : la perte des disperseurs de graines suite à la surchasse ou à d'autres pressions anthropiques limite sévèrement l'enlèvement et la dispersion des graines. Or, celle-ci est l'étape-clé du cycle reproducteur des Angiospermes : elle est le « pont démographique » qui relie la fin de la reproduction des plantes adultes avec l'établissement de leur descendance (Herrera et al. 1994; Wang and Smith 2002). Les conséquences de sa réduction et de sa limitation peuvent se faire sentir à l'échelle de la population (sur les plans à la fois démographique et génétique), de la communauté, voire de l'espèce.

- A l'échelle de la **population**, les conséquences de la limitation de la dispersion par la chasse sont d'abord démographiques. Cependant, répondre à la question de la nature et de l'ampleur de l'impact de la réduction de la dispersion des graines sur la dynamique des populations d'arbres n'est pas intuitif. C'est par ailleurs une question très peu étudiée. Les arbres tropicaux sont typiquement des organismes très longévifs, pour lesquels les variations d'effectifs sont presque toujours gouvernées par la survie adulte plutôt que par la reproduction ou la survie des jeunes classes d'âge (Pfister 1998). La dispersion des graines et l'établissement des plantules ont donc des élasticités très faibles, c'est-à-dire très peu d'influence sur la dynamique de la population par rapport aux autres paramètres démographiques (Howe and Miriti 2004; Silvertown et al. 1993). En effet, les chances qu'une graine survive jusqu'à l'âge adulte sont extrêmement minces (Howe and Smallwood 1982). Cependant, lorsque les plantules ont des chances de survie très différentes selon les circonstances, par exemple dans le cas des successions écologiques ou lorsque les graines dispersées échappent à la mortalité densité-dépendante à proximité des arbres reproducteurs, le biais introduit dans la survie des graines ou des plantules dispersées dans certains endroits plutôt que d'autres va alors avoir des conséquences démographiques majeures (Howe and Miriti 2004).

Brodie *et al.* (2009) ont utilisé un modèle de population structuré pour étudier les influences de la pression de chasse sur le taux d'accroissement et la survie des populations de *Choerospondias axillaris* (Anacardiaceae) en Thaïlande. Ainsi, si la chasse atteignait dans le parc national de Khao Yaï, protégé, le niveau qu'elle atteint ailleurs dans le pays, le taux d'accroissement de la population de *C. axillaris* diminuerait, mais seulement légèrement. Son extinction serait alors une réelle possibilité, mais elle pourrait prendre des décennies.

L'abondance actuelle de l'espèce cache sa vulnérabilité, en raison de sa longévité. La disparition des grands vertébrés des forêts tropicales pourrait ainsi créer une dette d'extinction (Kuussaari et al. 2009) pour les espèces d'arbres qu'ils dispersent.

Mais les conséquences de la chasse sur les populations d'arbre sont aussi génétiques. En effet, comme nous l'avons vu en introduction, la dispersion des graines par les frugivores contribue à homogénéiser la structure génétique des populations (Karubian et al. 2010). Tout comme la fragmentation (Hamilton 1999), la chasse peut donc contribuer à augmenter la structuration génétique spatiale des populations d'arbres, par manque de dispersion des graines et donc de flux de gènes. Or, le flux de gènes engendré par la dispersion des graines est responsable des deux tiers de la taille totale du voisinage génétique local (Hamilton 1999). Le manque de dispersion des graines va donc contribuer à diminuer substantiellement celle-ci, ce qui va augmenter le risque de perte de variabilité par dérive génétique (Smouse and Sork 2004).

Les conséquences de la disparition des disperseurs de graines sur la structure génétique des populations ont été étudiées en détail en Bolivie dans le cas d'*Inga ingoides* (Fabaceae) et de son disperseur principal, l'Atèle *Ateles chamek*, qui est localement éteint (Pacheco and Simonetti 2000). Ces conséquences sont visibles dès le recrutement. En effet, le nombre d'allèles partagés par les plantules poussant sous les arbres reproducteurs est plus grand en l'absence de l'Atèle qu'en sa présence. Cela traduit d'une part un manque de dispersion des graines, et est cohérent sur le plan génétique à l'échelle d'une espèce avec les résultats obtenus par Nuñez-Iturri et Howe (2007) sur la diversité et la densité des jeunes arbres au pied des arbres dispersés par les grands primates. D'autre part, cela montre la mise en place d'une structure génétique familiale dès la première génération. Celle-ci devrait se traduire par une accélération du développement d'une structure génétique à la population. Cela peut avoir des conséquences démographiques importantes, comme par exemple une réduction de la valeur adaptative si l'espèce est auto-incompatible, ce qui semble être le cas des espèces d'*Inga*.

Globalement, le manque de dispersion peut donc réduire la connectivité démographique et génétique des populations et ainsi menacer leur survie à long terme, surtout lorsqu'elle se surimpose à la fragmentation grandissante des forêts (Sork and Smouse 2006).

- Cette thèse s'est concentrée sur l'échelle de la **communauté**. D'une part, les résultats obtenus confirment à cette échelle de la communauté que la chasse réduit l'enlèvement et la dispersion des graines, ce qui avait jusque-là été montré à l'échelle de l'espèce (Beckman and Muller-Landau 2007; Brodie et al. 2009; Forget and Jansen 2007; Holbrook and Loiselle 2009; Wang et al. 2007; Wright et al. 2000). D'autre part, ils confirment ce qui avait déjà été obtenu à l'échelle de la communauté pour le recrutement (Nuñez-Iturri and Howe 2007; Roldán and Simonetti 2001; Terborgh et al. 2008). Nous avons montré que l'ampleur de la réduction de l'enlèvement des graines pouvait varier selon que les espèces étaient spécialisées sur un petit nombre de disperseurs (Sapotaceae et primates) ou plus généralistes et dispersées par une plus grande variété d'animaux, ce qui laisserait la possibilité d'une certaine forme de compensation (Burseraceae et Myristicaceae et primates et oiseaux). Nous nous sommes néanmoins restreints à des familles d'arbres endozoochoriques dispersées par des animaux de taille moyenne à grande.

Le grand apport des études sur le recrutement est qu'elles englobent véritablement la totalité de la communauté des arbres, y compris les espèces non zoochoriques. Elles montrent que le type de différences que nous observons entre familles se traduit au niveau de la génération suivante par le recrutement, mais aussi que ces différences sont d'une ampleur beaucoup plus grande à l'échelle de la communauté. Les changements qui se mettent en place au niveau de la composition des arbres dans les forêts chassées ne se font pas au hasard mais sont directionnels. A l'échelle de la communauté, le riche assemblage d'espèces dispersées par les grands mammifères et oiseaux est remplacé par un petit nombre d'espèce dispersées par les petits mammifères et oiseaux ou de façon abiotique (Terborgh et al. 2008). Outre l'appauvrissement de la richesse spécifique de la communauté d'arbres, le remplacement des espèces zoochoriques par des espèces à dispersion abiotique a probablement des effets retours négatifs sur les communautés à la fois d'animaux et de plantes. Les forêts appauvries en espèces à grosses graines offriront moins de ressources pour les grands vertébrés frugivores. Les populations de ces derniers auront donc du mal à récupérer, même si la chasse est contrôlée, car l'environnement leur sera moins favorable. Inversement, la communauté d'arbres ne pourra faire qu'un retour très progressif à son état initial si la chasse s'arrêtait, étant donné le grand appauvrissement de la communauté des disperseurs des espèces à grosses graines. Par ailleurs, la réduction de la biomasse animale ralentira le rythme du recyclage des éléments nutritifs par les urines et les fèces, ce qui entraînera une diminution de la

productivité et donc aura à nouveau un impact négatif sur les communautés animales (Feeley and Terborgh 2005).

D'un point de vue scientifique, une grande difficulté de la réduction de la dispersion des graines et des modifications du recrutement et de la communauté des arbres qui s'ensuivent est que celles-ci sont impossibles à détecter à grande échelle par télédétection (Peres et al. 2006). Elles requièrent de lourdes études de terrain telles que celles évoquées ci-dessus. Néanmoins, la rapidité relative du protocole proposé ici pourrait contribuer à en faciliter la détection.

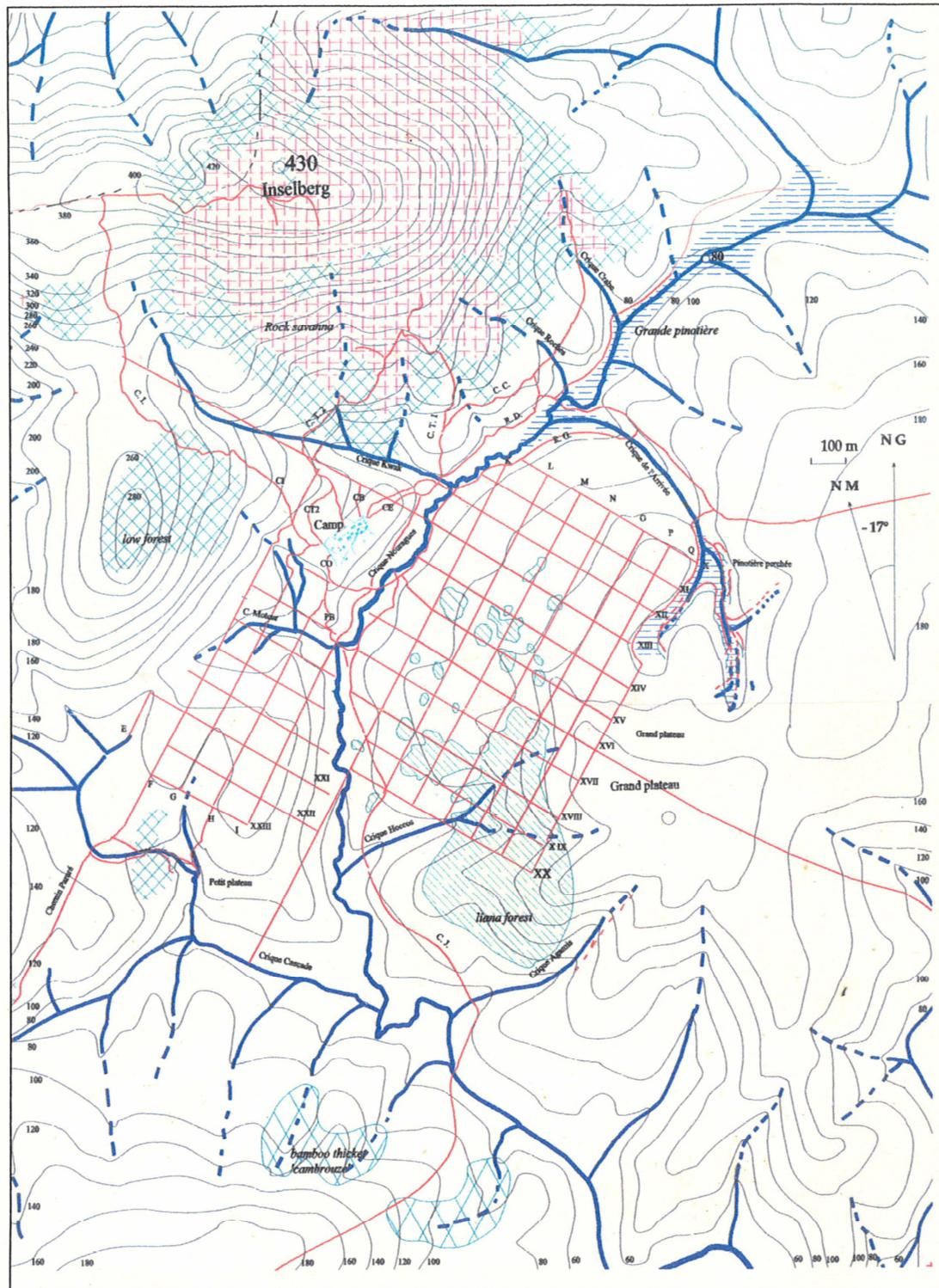
- Mais la disparition des grands frugivores pourrait même avoir des conséquences sur les arbres à l'échelle de l'**espèce**. Ainsi, dans la forêt Atlantique du Nord-Est du Brésil, on estime que 47,9 % des espèces d'arbres zoothores sont menacées d'extinction en raison de la disparition de leurs principaux disperseurs (Cracidés, Ramphastidés, primates et agoutis), qui sont chassés. A la chasse se surimposent également la perte d'habitat et la fragmentation. Celle-ci rend par ailleurs impossible la dispersion entre fragments forestiers trop éloignés, même si les frugivores sont encore présents, ce qui contribue à l'importance du nombre d'espèces menacées. Au total, cela représente 33,9 % de toutes les espèces d'arbres qui pourraient ainsi devenir éteintes de la région (da Silva and Tabarelli 2000). Les auteurs ne précisent pas quelle proportion de ces espèces est endémique du Nord-Est du Brésil, mais il est fort probable qu'un certain nombre le soient. Ces espèces seraient alors menacées d'extinction au niveau mondial. Par ailleurs, aux Philippines, les espèces les plus vulnérables à l'extinction sont celles appartenant aux stades tardifs de la succession, car elles sont spécialisées sur un petit nombre de frugivores (Hamann and Curio 1999). Or, ceux-ci sont parfois au bord de l'extinction. Par exemple, *Myristica ceylanica*, *Pometia pinnata* et *Aglaia* sp. dépendent pour leur dispersion apparemment uniquement de seulement deux espèces endémiques de l'Ouest des Visayas, le Calao de Walden *Aceros waldeni* et le Calao tarictic *Penelopides panini*, lesquels sont respectivement en danger critique d'extinction et en danger (IUCN 2012). De même, *Dillenia reifferscheidia* et *Lithocarpus* sp. sont apparemment seulement dispersées par le Sanglier des Visayas *Sus cebifrons*, un autre endémique de la région en danger critique d'extinction (IUCN 2012).

Au vu de ces deux études, il est donc probable que des espèces d'arbres soient globalement menacées d'extinction en raison de la disparition de leurs disperseurs de graines.

Pourtant, sur 3 224 espèces d'Angiospermes inféodées à tous les types de forêts tropicales ou subtropicales évaluées par l'IUCN, 2 038 sont menacées (éteintes dans la nature, en danger critique, en danger ou vulnérable). Et si parmi celles-ci, 558 sont indiquées comme étant menacées par l'exploitation forestière, aucune espèce n'apparaît comme correspondant au critère de menace « chasse et capture d'animaux terrestres » (IUCN 2012). Il semble donc qu'une menace aussi lourde mais aussi indirecte et difficile à détecter que la réduction de la dispersion des graines suite à la disparition des disperseurs ne soit pas encore prise en compte par l'IUCN dans l'évaluation des espèces d'Angiospermes. Notons cependant au vu du très faible nombre d'espèces évaluées que celle-ci n'en est qu'à ses balbutiements. Il sera néanmoins important dans l'avenir de prendre en compte cette menace très sérieuse dans les évaluations, au vu du nombre potentiellement très important d'espèces concernées (da Silva and Tabarelli 2000). Les arbres sont en effet le support de l'exceptionnelle richesse des forêts tropicales humides, et leur avenir est intimement lié à celui des communautés animales avec lesquelles ils interagissent étroitement.

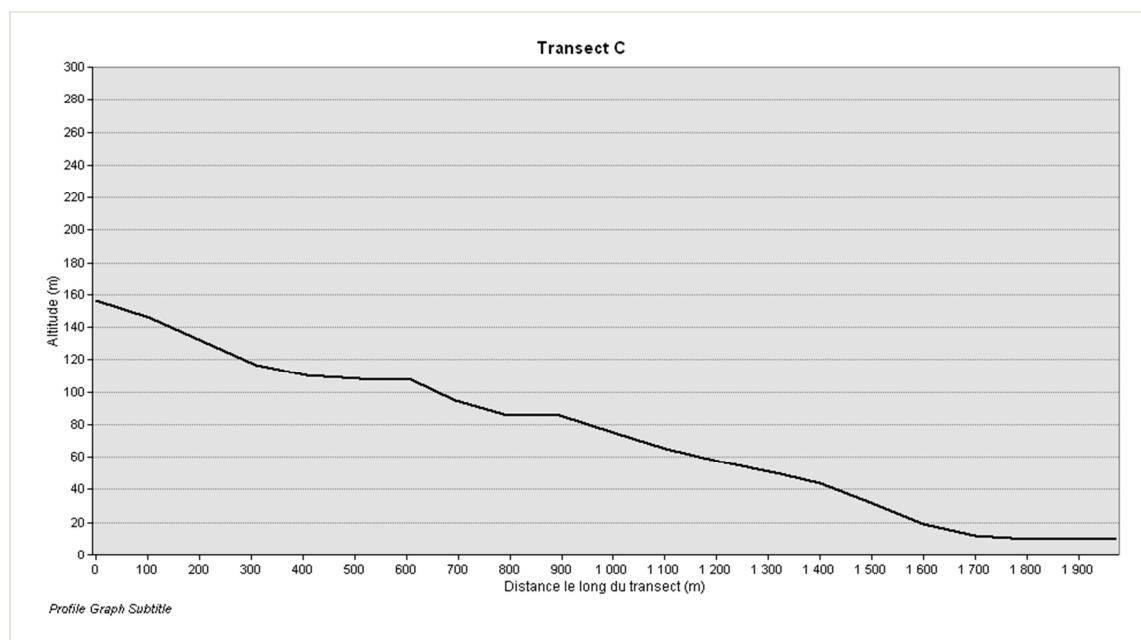
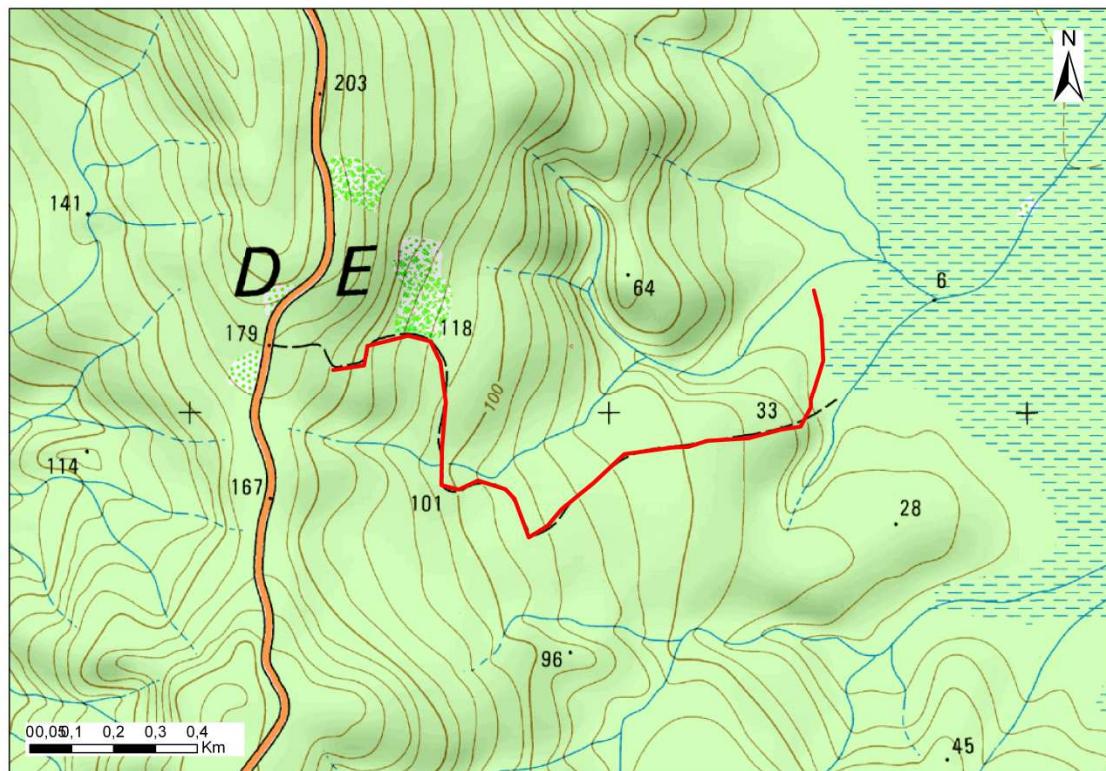
Annexes

Annexe 1 : Carte de la station des Nouragues figurant le nom des layons. Source : station.

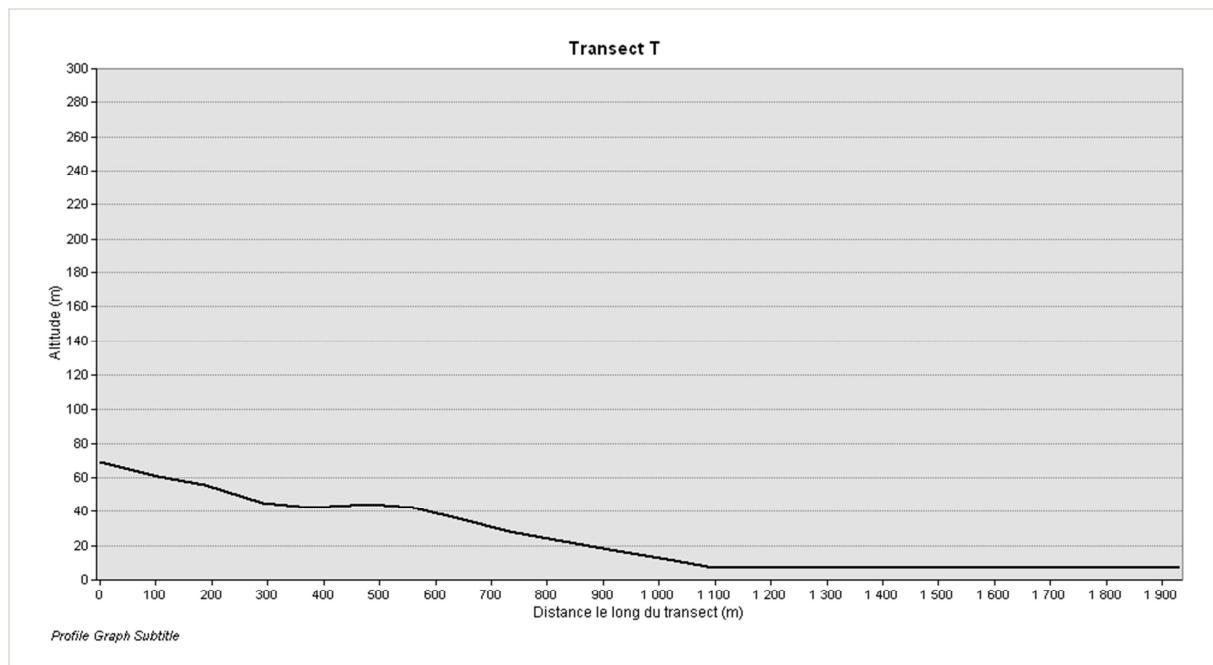
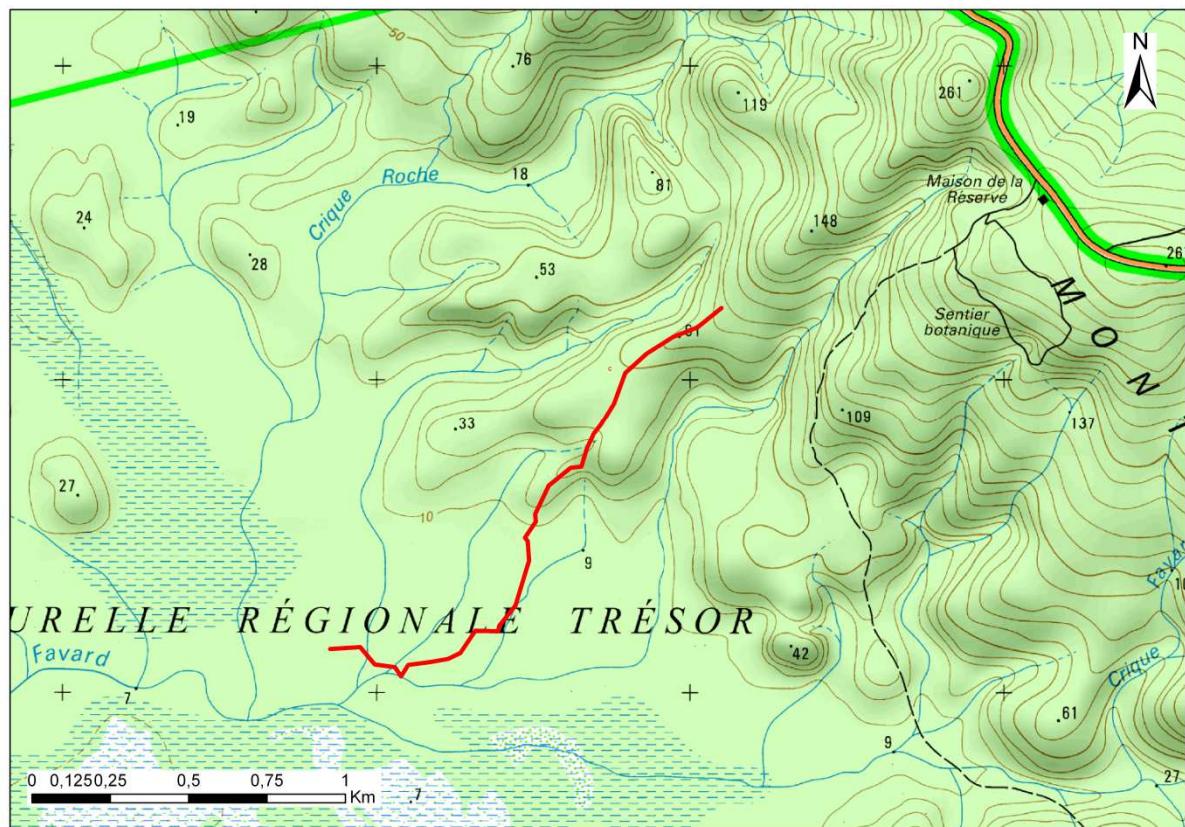


Annexe 2 : Cartes détaillées et profils topographiques des transects de la Montagne de Kaw. Source : IGN SCAN 25 et modèle numérique de terrain. Ces sources ne sont disponibles que pour la côte. L'équivalent n'a donc pas pu être réalisé pour les Nouragues.

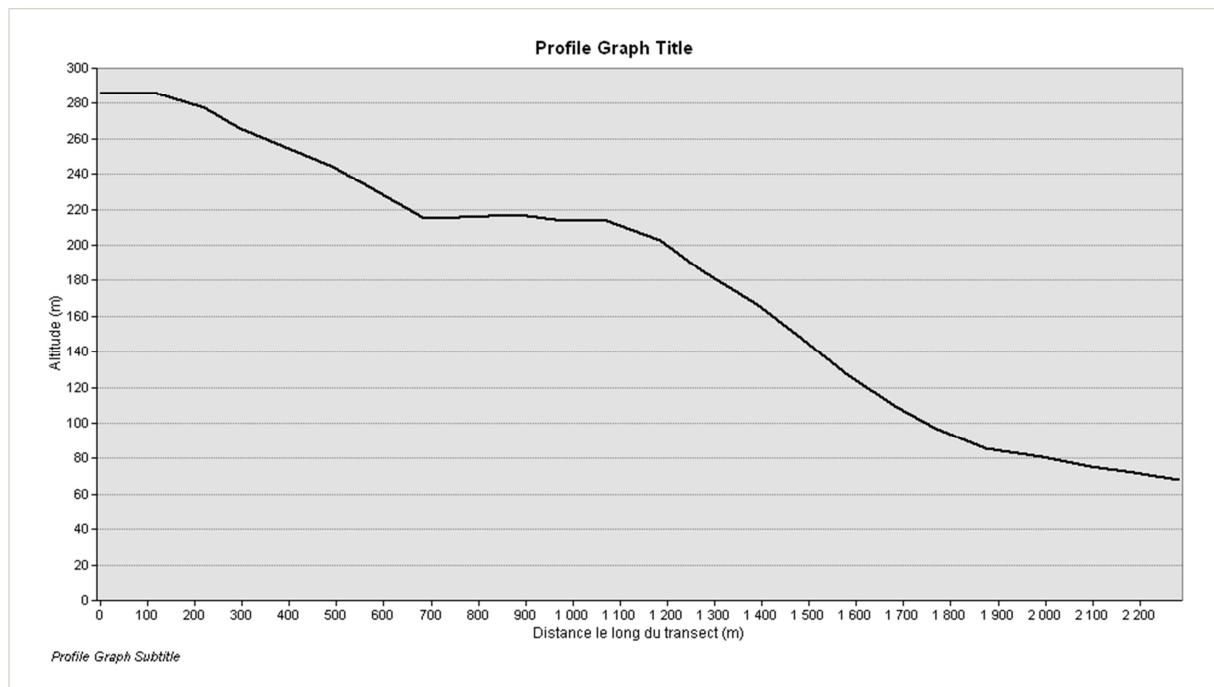
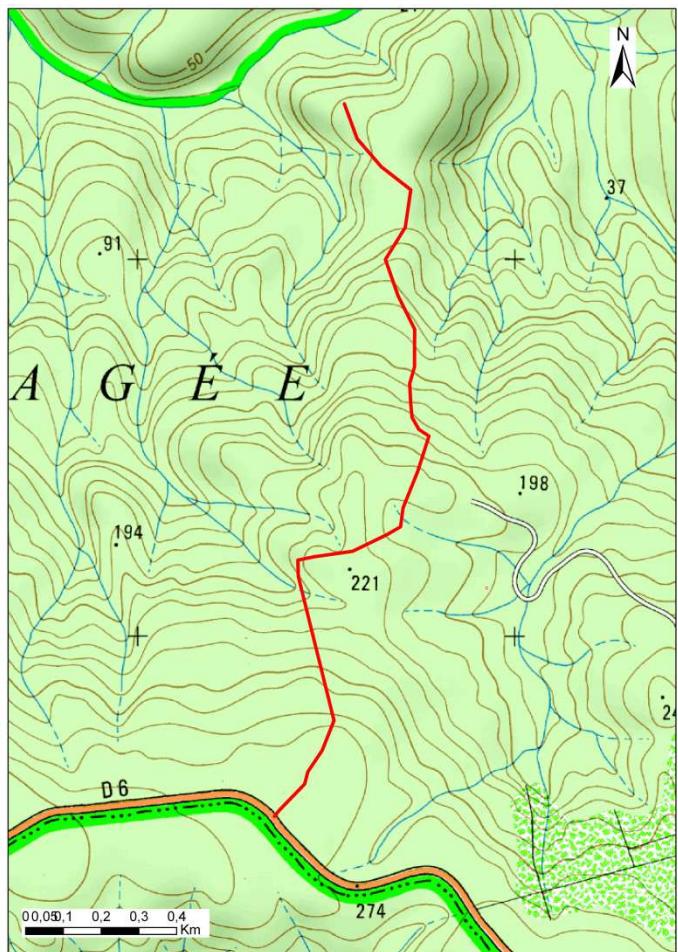
(A) Transect C (Chasse)



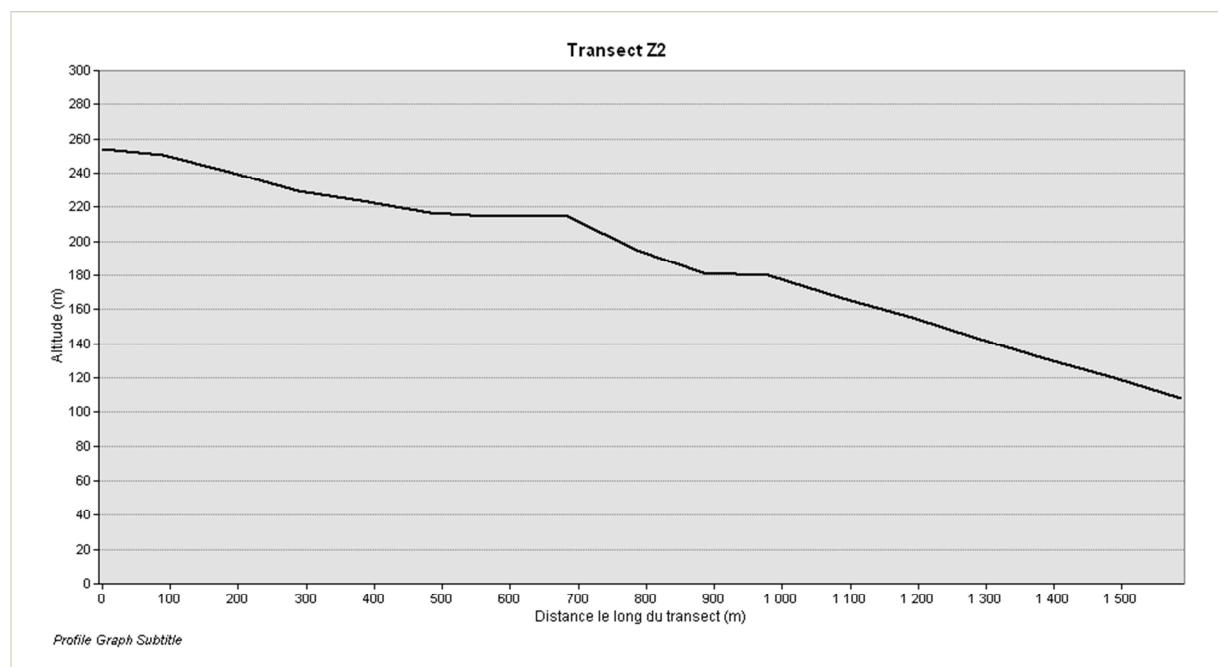
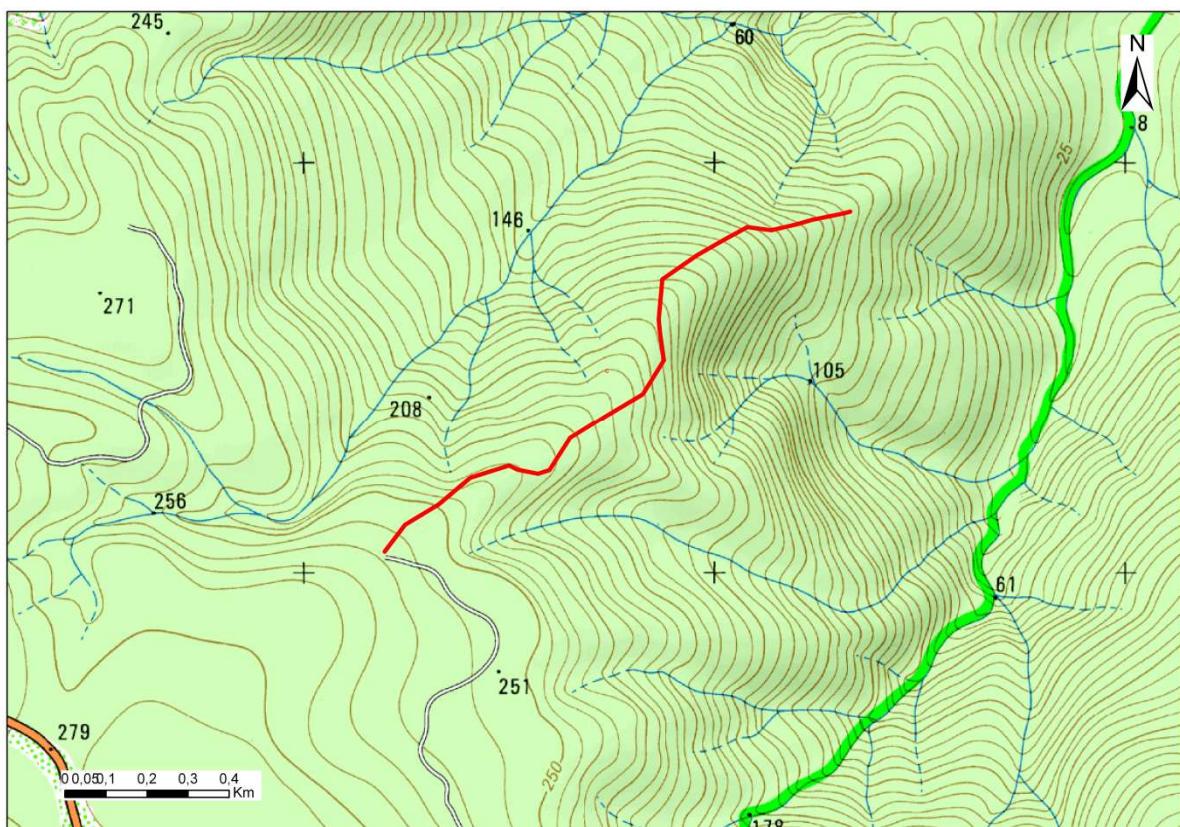
(B) Transect T (Chasse)



(C) Transect Z1 (Chasse et exploitation forestière)



(D) Transect Z2 (Chasse et exploitation forestière)



Annexe 3 : Indices de chasse relevés le long des transects au cours des deux années d'étude. Noter que tous les transects ne font pas la même longueur (C, P, 16 et E : 2000 m ; T : 2100 m ; Z1 : 1900 m ; Z2 : 1600 m).

	Montagne de Kaw				Nouragues		
	C	T	Z1	Z2	P	16	E
Type							
Affût surélevé	0	0	0	4	0	0	0
Balle	0	0	0	1	0	0	0
Cartouche	9	0	8	7	0	0	0
Chasseur	0	0	1	0	0	0	0
Coup de feu	1	0	6	3	0	0	0
Foyer	0	1	0	0	0	0	0
Total général	10	1	15	15	0	0	0

Annexe 4 : Liste des espèces animales contactées au cours de l'étude. Pour chaque espèce sont donnés les noms français, anglais et latin, la masse corporelle, la pression de chasse et la guilde trophique. La masse corporelle (poids médian) est calculée pour chaque espèce comme la médiane de la fourchette de poids trouvée dans la littérature (poids minimal et poids maximal). Les codes des guildes trophiques sont : FRU – frugivore strict (> 90 % fruits) ; FRUGRA – frugivore-granivore ; FRUINS – frugivore-insectivore (majorité de fruits) ; INSFRU – insectivore-frugivore (majorité d'arthropodes) ; GRAINS – granivore-insectivore ; FRUFOL – frugivore-folivore ; FRUCAR – frugivore-carnivore ; NECFRU – nectarivore-frugivore. Des détails sur le régime alimentaire de chaque espèce viennent justifier l'assignation à la guilde dans la colonne suivante (Commentaires guildes). L'indice de pression de chasse a été développé avec l'aide de Cécile Richard-Hansen (ONCFS), sur la base d'un jeu de données de 8000 prises de chasse en Guyane (Richard-Hansen et al. 2009). Les niveaux de l'indice sont : 3 – chasse intense, gibier le plus recherché ; 2 – chasse modérée ; 1 – chasse occasionnelle ; 0 – absence de chasse. Cette annexe a pour but de venir développer et justifier les données présentées plus succinctement dans le tableau 1 du chapitre 1.

Références : ¹ Emmons et Feer (1997) ; ² Pack et al. (1999) ; ³ Simmen et Sabatier (1996) ; ⁴ Henry (1999) ; ⁵ Ratiarison (2003) ; ⁶ Wilson et Mittermeier (2011) ; ⁷ Bodmer (1989) ; ⁸ Bodmer (1991) ; ⁹ Henry et al. (2000) ; ¹⁰ Wilson et Mittermeier (2009) ; ¹¹ del Hoyo et al. (1992) ; ¹² del Hoyo et al. (1994) ; ¹³ del Hoyo et al. (1996) ; ¹⁴ del Hoyo et al. (1997) ; ¹⁵ del Hoyo et al. (2001) ; ¹⁶ Remsen et al. (1993) ; ¹⁷ del Hoyo et al. (2002) ; ¹⁸ del Hoyo et al. (2004) ; ¹⁹ del Hoyo et al. (2005) ; ²⁰ del Hoyo et al. (2011).

Nom français	Nom anglais	Nom latin	Poids minimal (g)	Poids maximal (g)	Poids médian (g)	Pression de chasse	Guilde	Commentaires guilde	Références poids et guilde
MAMMIFERES									
Primates									
Tamarin à mains dorées	Golden-handed Tamarin	<i>Saguinus midas</i>	415	665	540	1	INSFRU	fruits (47,1 %) et insectes (50,2 %)	1, 2
Capucin brun	Brown Capuchin	<i>Cebus apella</i>	1700	4500	3100	3	FRUINS	fruits, arthropodes, petits vertébrés (mammifères, poussins, lézards), œufs, nectar	1
Capucin à tête blanche	Weeping Capuchin	<i>Cebus olivaceus</i>	2300	4200	3250	3	FRUINS	fruits, graines et arthropodes, aussi parties végétatives	1
Saïmiri	Common Squirrel Monkey	<i>Saimiri sciureus</i>	480	1400	940	1	INSFRU	insectes et autres arthropodes, petits fruits mûrs et nectar, bourgeons, feuilles, petits vertébrés	1
Saki à face pâle	Guianan Saki Monkey	<i>Pithecia pithecia</i>	1650	2350	2000	1	FRUGRA	graines et fruits (90 %), aussi feuilles, insectes et fleurs	1
Singe hurleur roux	Guianan Red Howler Monkey	<i>Alouatta macconnelli</i>	3600	11100	7350	3	FRUFOL	fruits et feuilles, pétioles, bourgeons, graines, mousses, tiges, nids de termites ; 55,7 % jeunes feuilles, 41,5 % pulpe	1, 3
Atèle noir	Black Spider Monkey	<i>Ateles paniscus</i>	7500	13500	10500	3	FRU	fruits, aussi jeunes feuilles, fleurs et graines ; 85 % pulpe	1, 3
Rongeurs									
Agouti doré	Red-rumped Agouti	<i>Dasyprocta leporina</i>	3000	5900	4450	3	FRUGRA	fruits et graines 82,2 %, dont 44,6 % graines et 37,6% pulpe (reste 9,3 % animal, 6,2 % fibres et 2,3 % feuilles)	1, 4

Acouchi de Buffon	Red Acouchy	<i>Myoprocta acouchy</i>	1050	1450	1250	1	FRUGRA	graines, fruits et cotylédons de plantules	1
Ecureuil de Guyane	Guianan Squirrel	<i>Sciurus aestuans</i>	159	218	188.5	0	FRUGRA	petits fruits	1
Ecureuil pygmée néotropical	Neotropical Pygmy Squirrel	<i>Sciurillus pusillus</i>	33	45	39	0	?	principalement "une substance rongée sur la surface interne de l'écorce", également graines et fruits?	1, 5
Ongulés									
Mazame roux	Common Red Brocket	<i>Mazama americana</i>	30000	35000	32500	3	FRUGRA	surtout fruits et graines, mais aussi feuilles et fleurs ; 81 % fruits mais détruit les graines	6, 7, 8
Pécari à collier	Collared Peccary	<i>Pecari tajacu</i>	15000	28000	21500	3	FRUGRA	fruits, graines, racines, bulbes, tubercules, petits invertébrés et vertébrés ; 59 % fruits mais détruit les graines	6, 7, 8
Tapir du Brésil	Lowland Tapir	<i>Tapirus terrestris</i>	180000	300000	240000	3	FRUFOL	24,4 % fruits, 22,3 % feuilles, 53,2 % fibres (Guyane française)	6, 9
Carnivores									
Tayra	Tayra	<i>Eira barbara</i>	2700	7000	4850	0	FRUCAR	fruits, petits vertébrés, insectes, charogne	10
OISEAUX									
Tinamidés									
Grand Tinamou	Great Tinamou	<i>Tinamus major</i>	700	1240	970	3	FRUGRA	fruits et graines, aussi vers, insectes, araignées, lézards et grenouilles	11

Tinamou cendré	Cinereous Tinamou	<i>Crypturellus cinereus</i>	435	602	518.5	3	FRUGRA	fruits et graines, aussi insectes	11
Tinamou varié	Variegated Tinamou	<i>Crypturellus variegatus</i>	354	423	388.5	3	FRUGRA	graines, fruits et insectes	11
Cracidés									
Ortalide motmot	Little Chachalaca	<i>Ortalis motmot</i>	385	620	502.5	2	FRU	surtout fruits	12
Pénélope marail	Marail Guan	<i>Penelope marail</i>	770	1015	892.5	3	FRU	presque exclusivement des fruits	12
Hocco alector	Black Curassow	<i>Crax alector</i>	2400	3750	3075	3	FRU	96,51 % fruits, 2,83 % feuilles, bourgeons et pousses ; invertébrés et fleurs	12
Falconidés									
Caracara à gorge rouge	Red-throated Caracara	<i>Ibycter americanus</i>	510	680	595	1	INSFRU	74 % œufs et larves de guêpes, fruits, invertébrés et œufs de tortue	12
Psophiidés									
Agami trompette	Gray-winged Tumpeter	<i>Psophia crepitans</i>	1000	1500	1250	3	FRU	90 % fruits (pulpe) ; aussi arthropodes et invertébrés, occasionnellement petits vertébrés	13
Columbidés									
Pigeon plombé	Plumbeous Pigeon	<i>Patagioenas plumbea</i>	172	231	201.5	1	FRUGRA	fruits et graines en canopée	14
Pigeon ramireti	Scaled Pigeon	<i>Patagioenas speciosa</i>	225	350	287.5	1	FRUGRA	fruits en canopée	14
Pigeon vineux	Ruddy Pigeon	<i>Patagioenas subvinacea</i>	164	180	172	1	FRUGRA	fruits	14

Colombe à front gris	Gray-fronted Dove	<i>Leptotila rufaxilla</i>	115	183	149	1	GRAINS	graines et probablement insectes ; vue en train de manger des fruits	14
Colombe rouviolette	Ruddy Quail-Dove	<i>Geotrygon montana</i>	85	152	118.5	1	GRAINS	graines et fruits, mais aussi insectes non négligeables	14
Psittacidés									
Ara chloroptère	Red-and-green Macaw	<i>Ara chloroptera</i>	1050	1708	1379	1	FRUGRA	graines, pulpe de fruits, quelques fruits, arilles et feuilles	14
Conure versicolore	Painted Parakeet	<i>Pyrrhura picta</i>	46	85	65.5	1	FRUGRA	fruits, fleurs, aussi graines	14
Toui para	Golden-winged Parakeet	<i>Brotogeris chrysopterus</i>	47	80	63.5	1	FRUGRA	fleurs (nectar), aussi graines et pulpe de fruits	14
Caïque maïpouri	Balck-headed Parrot	<i>Pionites melanocephala</i>	130	170	150	1	FRUGRA	graines, pulpe de fruits, aussi fleurs et feuilles	14
Caïque à tête noire	Caica Parrot	<i>Pionopsitta caica</i>	121	143	132	1	FRUGRA	graines (vu manger des fruits une fois), mal connu	14
Pione violette	Dusky Parrot	<i>Pionus fuscus</i>	179	229	204	2	FRUGRA	graines, mal connu	14
Pione à tête bleue	Blue-headed Parrot	<i>Pionus menstruus</i>	209	295	252	2	FRUGRA	graines, fruits, aussi <i>Noranthea</i>	14
Amazone poudrée	Mealy Amazon	<i>Amazona farinosa</i>	535	766	650.5	2	FRUGRA	graines et fruits, aussi bourgeons et fleurs, arilles et nectar	14
Amazone aourou	Orange-winged Amazon	<i>Amazona amazonica</i>	298	469	383.5	2	FRUGRA	graines et fruits, mal connu	14
Amazone de Dufresne	Blue-cheeked Amazon	<i>Amazona dufresniana</i>	481	615	548	2	FRUGRA	graines, mal connu	14
Papegeai maillé	Red-fan Parrot	<i>Deroptyus accipitrinus</i>	190	300	245	2	FRUGRA	fruits, fleurs, bourgeons, feuilles, graines	14

Trogonidés								
Trogon rosalba	Collared Trogon	<i>Trogon collaris</i>	41	70	55.5	0	INSFRU	insectes, aussi fruits (+ insectivore que les autres Trogons) fruits, aussi insectes
Trogon à queue noire	Black-tailed Trogon	<i>Trogon melanurus</i>	52	122	87	0	FRUINS	fruits et insectes (peut-être moins dépendant des fruits que les autres Trogons)
Trogon aurore	Black-throated Trogon	<i>Trogon rufus</i>	48	57	52.5	0	INSFRU	fruits et insectes (peut-être moins dépendant des fruits que les autres Trogons)
Trogon violacé	Violaceous Trogon	<i>Trogon violaceus</i>	38	57	47.5	0	INSFRU	fruits et petits invertébrés, 57.9 % des estomacs ne contiennent que des arthropodes
Trogon à queue blanche	White-tailed Trogon	<i>Trogon viridis</i>	69	99	84	0	FRUINS	fruits, aussi insectes
Momotidés								
Motmot houtouc	Blue-crowned Motmot	<i>Momotus momota</i>	120	160	140	0	INSFRU	insectes et autres invertébrés, petits reptiles et mammifères, aussi fruits régulièrement
Capitonidés								
Cabézon tacheté	Black-spotted Barbet	<i>Capito niger</i>	41	72	56.5	0	FRUINS	fruits (80 %), nectar parfois, aussi insectes et araignées (jusqu'à 18 %)
Ramphastidés								
Toucanet koulik	Guianan Toucanet	<i>Selenidera culik</i>	129	165	147	1	FRU	fruits, aussi insectes parfois
Araçari grigri	Black-necked Aracari	<i>Pteroglossus aracari</i>	177	325	251	2	FRU	fruits, aussi insectes
Araçari vert	Green Aracari	<i>Pteroglossus viridis</i>	110	162	136	2	FRU	surtout fruits

Toucan à bec rouge	Red-billed Toucan	<i>Ramphastos tucanus</i>	515	700	607.5	3	FRU	fruits, aussi fleurs et nectar, insectes, lézards, œufs et oiseaux	16, 17
Toucan ariel	Channel-billed Toucan	<i>Ramphastos vitellinus</i>	285	455	370	3	FRU	fruits, aussi insectes et araignées, petits vertébrés, œufs et poussins, fleurs et nectar	16, 17
Cotingidés									
Piauhau hurleur	Screaming Piha	<i>Lipaugus vociferans</i>	67.2	70.6	68.9	1	FRUINS	fruits et insectes	18
Cotinga ouette	Guianan Red Cotinga	<i>Phoenicircus carnifex</i>	82	95	88.5	1	FRU	apparemment exclusivement frugivore	18
Cotinga pompadour	Pompadour Cotinga	<i>Xipholena punicea</i>	58	76	67	1	FRUINS	surtout fruits, quelques insectes	18
Coracine noire	Purple-throated Fruitcrow	<i>Querula purpurata</i>	87	115	101	1	FRUINS	fruits et insectes	18
Coracine chauve	Capuchinbird	<i>Perissocephalus tricolor</i>	267	402	334.5	1	FRUINS	surtout fruits, aussi gros insectes	18
Coq-de-roche orange	Guianan Cock-of-the-rock	<i>Rupicola rupicola</i>	203	218	210.5	1	FRUINS	surtout fruits (dont Burseraceae et Myristicaceae), aussi gros insectes, petits reptiles et grenouilles	18
Pipridés									
Manakin à tête blanche	White-crowned Manakin	<i>Dixiphia pipra</i>	11	12.8	11.9	0	FRUINS	petits fruits et insectes (Melastomataceae, Rubiaceae)	18
Manakin à tête d'or	Golden-headed Manakin	<i>Pipra erythrocephala</i>	11.8	12.6	12.2	0	FRUINS	petits fruits et arthropodes (Melastomataceae, Rubiaceae)	18
Manakin à gorge blanche	White-throated Manakin	<i>Corapipo gutturalis</i>	8.1	8.8	8.45	0	FRUINS	petits fruits et insectes (Melastomataceae, Rubiaceae)	18
Manakin à front blanc	White-fronted Manakin	<i>Lepidothrix serena</i>	10.7	11	10.85	0	FRUINS	petits fruits et insectes (Melastomataceae, Rubiaceae)	18

Manakin casse-noisette	White-bearded Manakin	<i>Manacus manacus</i>	16	17.5	16.75	0	FRUINS	surtout petits fruits, aussi insectes (Melastomataceae, Rubiaceae)	18
Manakin minuscule	Tiny Tyrant-Manakin	<i>Tyranneutes virescens</i>	6	8.5	7.25	0	FRUINS	surtout petits fruits, aussi insectes	18
Tityridés									
Antriade turdoïde	Thrush-like Mourner	<i>Schiffornis turdina</i>	31	31	31	0	INSFRU	fruits et insectes (plus insectivore que les Manakins typiques)	18
Turdidés									
Merle à col blanc	White-necked Thrush	<i>Turdus albicollis</i>	40	77	58.5	0	INSFRU	insectes, vers de terre et autres invertébrés, aussi beaucoup de fruits	19
Thraupidés									
Tangara à crête fauve	Fulvous-crested Tanager	<i>Tachyphonus surinamus</i>	15	27	21	0	FRUINS	insectes et petits fruits (à parts égales)	20
Calliste septicolore	Paradise Tanager	<i>Tangara chilensis</i>	16	17	16.5	0	FRUINS	fruits, aussi arthropodes	20
Calliste varié	Opal-rumped Tanager	<i>Tangara velia</i>	19	23	21	0	FRUINS	fruits et arthropodes	20
Calliste rouverdin	Bay-headed Tanager	<i>Tangara gyrola</i>	17.5	26.5	22	0	FRUINS	fruits, quelques arthropodes	20
Gui-guit émeraude	Green Honeycreeper	<i>Chlorophanes spiza</i>	14	23	18.5	0	FRUINS	fruits et arthropodes, sûrement aussi nectar	20
Guit-guit céruleen	Purple Honeycreeper	<i>Cyanerpes caeruleus</i>	7.8	14	10.9	0	FRUINS	fruits, arthropodes et nectar	20
Gui-guit saï	Red-legged Honeycreeper	<i>Cyanerpes cyaneus</i>	11	18.3	14.65	0	FRUINS	surtout fruits et arthropodes	20

Sucrier à ventre jaune	Bananaquit	<i>Coereba flaveola</i>	6.4	14.2	10.3	0	NECFRU	essentiellement nectar, aussi fruits et quelques insectes	20
Organiste nègre	Golden-sided Euphonie	<i>Euphonia cayennensis</i>	11.8	16	13.9	0	FRUINS	surtout fruits, probablement quelques insectes aussi, mal connu	20
Organiste cul-blanc	White-vented Euphonie	<i>Euphonia minuta</i>	7.9	11.5	9.7	0	FRUINS	fruits (Loranthaceae), aussi insectes	20
Emberizidés									
Tohi silencieux	Pectoral Sparrow	<i>Arremon taciturnus</i>	22	32	27	0	GRAINS	probablement mélange de graines et d'arthropodes	20
Cardinalidés									
Cardinal flavert	Yellow-green Grosbeak	<i>Caryothraustes canadensis</i>	31	36	33.5	0	FRUINS	mélange animal et végétal (insectes et fruits)	20
Saltator ardoisé	Slate-colored Grosbeak	<i>Saltator grossus</i>	41	53	47	0	GRAINS	graines et arthropodes	20
Evêque bleu-noir	Blue-black Grosbeak	<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	32.5	32.5	32.5	0	GRAINS	probablement essentiellement végétal (graines), insectes occasionnels	20
Ictéridés									
Cassique vert	Green Oropendola	<i>Psarocolius viridis</i>	215	405	310	1	INSFRU	insectes et arthropodes, aussi fruits et nectar, mais pas de détails disponibles	20

Annexe 5 : Liste des espèces de fruits et de graines échantillonnés au sol le long des transects selon le protocole aléatoire stratifié. Seules les données de 2011 sont présentées ici. Des espaces vides sont laissés à la place des 0 afin de faciliter la lecture et la comparaison entre les deux sites.

Famille	Espèce	Kaw	Nouragues
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i> sp	1	
Annonaceae	<i>Duguetia</i> sp	3	
	<i>Duguetia surinamensis</i>		1
	<i>Guatteria</i> sp		1
	<i>Guatteria</i> sp 3		1
	<i>Oxandra asbeckii</i>	2	4
	<i>Rollinia exsucca</i>		1
	<i>Unonopsis rufescens</i>		2
	<i>Unonopsis</i> sp		1
	<i>Xylopia nitida</i>		2
	<i>Xylopia</i> sp		1
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> sp		1
	<i>Geissospermum laevis</i>	2	1
Arecaceae	<i>Astrocaryum sciophyllum</i>		1
	<i>Astrocaryum</i> sp	1	
	<i>Euterpe oleracea</i>	2	3
	<i>Jessenia bacaba</i>	4	
	<i>Jessenia bataua</i>		4
Bignoniaceae	<i>Arrabidea</i> sp	2	
	<i>Bigno</i> sp	1	3
	<i>Bigno</i> sp T-29-2	2	
	<i>Bigno</i> sp type RP11F10		1
	<i>Bigno</i> sp1	1	3
	<i>Bigno</i> sp2		1
	<i>Bigno</i> sp5	1	
	<i>Bigno</i> sp7		4
	<i>Jacaranda copaia</i>	5	
	<i>Tabebuia</i> sp1	1	
Bombacaceae	<i>Bombac</i> sp1	1	
	<i>Quararibea duckei</i>	1	1
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum?</i>		1
	<i>Protium opacum</i>	2	
	<i>Protium sagotianum</i>	1	
	<i>Protium</i> sp	5	1
	<i>Protium</i> sp (sp2?)	2	
	<i>Protium</i> sp1	2	
	<i>Protium</i> sp2	1	
	<i>Tetragastris altissima</i>		2
	<i>Tetragastris panamensis</i>	5	1
	<i>Tetragastris</i> sp1	1	
Caryocaraceae	<i>Caryocar glabrum</i>	3	2
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i> sp	2	2

	Pourouma melinonii		1
	Pourouma sp	6	2
	Pourouma tomentosa	2	
Chrysobalanaceae	Couepia bracteosa		2
	Couepia sp		2
	Hirtella sp1		1
	Licania alba	2	10
	Licania canescens	1	
	Licania hypoleuca	2	
	Licania majuscula		1
	Licania membranacea	2	1
	Licania sp	2	
	Licania sp (sp2?)	1	
	Parinari campestris		1
	Parinari sp	1	
Clusiaceae	Clusia leprantha	2	
	Clusia scrobiculata		1
	Clusia sp	1	
	Havetiopsis flava	4	
	Rheedia benthamiana	1	
	Sympodia globulifera	1	
Combretaceae	Combretum rotundifolium	3	
	Terminalia amazonica	3	
	Terminalia guyanensis	1	
	Terminalia sp	2	
Connaraceae	Rourea frutescens	3	2
Convolvulaceae	Maripa scandens	3	
	Maripa sp		1
Dilleniaceae	Doliocarpus major	1	
Ebenaceae	Diospyros lissocarpoides		1
	Diospyros sp	3	1
	Diospyros sp3		1
Euphorbiaceae	Euphorbia sp1	2	
	Micrandra sp	2	
	Plukenetia polyadenia	1	
Fabaceae	Abarema jupumba	3	
	Acacia tenuifolia	3	
	Bauhinia guianensis	4	3
	Bauhinia sp	6	6
	Bauhinia sp C-12-1	1	
	Bocoa prouacensis	1	
	Cesalp sp1	1	
	Dalbergia monetaria	1	
	Dicorynia guianensis		8
	Dioclea sp	3	2
	Dipteryx odorata	1	
	Dussia discolor		2
	Eperua falcata	21	10
	Hymenolobium pulcherrimum	1	3
	Inga alba?		1
	Inga brachystachys?		1
	Inga edulis	1	
	Inga huberi	3	1
	Inga jenmanii		1
	Inga paraensis?		1

	Inga sp	24	
	Ormosia sp		1
	Parkia nitida		1
	Parkia sp		1
	Pseudopiptadenia suaveolens	2	11
	Siparuna decipiens	1	
	Tachigali melinonii	14	27
	Vouacapoua americana	9	8
Gnetaceae	Gnetum paniculatum	1	
	Gnetum sp		1
Hippocrateaceae	Cheiloclinium cognatum	1	
	Hippocratea volubilis	1	1
	Prionostemma aspera		3
	Salacia sp		1
Humiriaceae	Humiria balsamifera	1	
	Humiriaceae sp1	5	
Icacinaceae	Dendrobangia boliviensis	2	
	Poraqueiba guianensis	2	1
Lauraceae	Licaria sp	1	
	Ocotea rubra aff	1	
	Ocotea sp	1	1
	Rhodostemonodaphne sp		1
Lecythidaceae	Corythophora sp		1
	Couratari stellata		1
	Eschweilera sp	11	
	Eschweilera sp C-55-1	2	
	Eschweilera sp1	4	
	Gustavia augusta	1	
	Gustavia hexapetala	1	
	Lecyth sp1	1	
	Lecyth sp2 ronde	1	
	Lecythis persistens	1	
	Lecythis sp	26	7
Malpighiaceae	Byrsonima sp	1	
	Heteropteris sp	1	
	Hiraea sp3 = RP217-F143a	1	
	Malpi sp1	1	1
Marcgraviaceae	Marcgravia coriacea		1
	Norantea guianensis	1	
Melastomataceae	Mouriri crassifolia	1	
	Mouriri sp	1	
Meliaceae	Carapa guianensis	1	
	Carapa surinamensis		1
Mendonciaceae	Mendoncia hoffmannseggiana	1	
Menispermaceae	Abuta sp 1	1	
	Abuta sp1	1	1
	Abuta sp3		1
	Anomospermum chloranthum	1	
Monimiaceae	Siparuna decipiens	1	2
Moraceae	Ficus sp?	1	
	Helicostylis pedunculata	1	
Myristicaceae	Iryanthera hostmannii	3	
	Iryanthera sagotiana	12	2
	Osteophloeum platyspermum	1	
	Virola kwatae	3	1

	<i>Virola michelii</i>	2	5
	<i>Virola multicostata</i>	1	
	<i>Virola surinamensis</i>	1	
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp (?)	2	
Ochnaceae	<i>Elvasia macrostipularis</i>	4	7
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp	1	
Polygalaceae	<i>Moutabea guianensis</i>	1	
Polygonaceae	<i>Coccoloba parimensis</i>	1	
Rhamnaceae	<i>Gouania blanchetiana</i>	10	
Sapindaceae	<i>Paullinia capreolata</i>	1	
	<i>Paullinia</i> sp	2	1
	<i>Paullinia venosa</i>	5	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum eximium</i>	2	
	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>		3
	<i>Chrysophyllum</i> sp	1	1
	<i>Manilkara bidentata</i>	2	5
	<i>Manilkara huberi</i>		4
	<i>Micropholis cayennensis</i>	1	
	<i>Micropholis guyanensis</i>	3	8
	<i>Micropholis guyanensis?</i>		2
	<i>Micropholis</i> sp	1	
	<i>Pourouma</i> sp	1	
	<i>Pouteria egregia</i>	1	
	<i>Pouteria filipes</i>		1
	<i>Pouteria laevigata/reticulata</i>		1
	<i>Pouteria singularis</i>	1	
	<i>Pouteria</i> sp	1	
Sterculiaceae	<i>Sterculia frondosa</i>		1
	<i>Sterculia</i> sp	2	
Tiliaceae	<i>Apeiba echinata</i>		1
	<i>Apeiba glabra</i>	4	
Violaceae	<i>Rinorea flavescens</i>	2	
Vochysiaceae	<i>Erisma uncinatum</i>	2	
	<i>Vochysia guyanensis</i>	4	2

Bibliographie

- Abate, T., 1992. Environmental rapid-assessment programs have appeal and critics. *BioScience* 42, 486-489.
- Achard, F., Eva, H.D., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., Malingreau, J.-P., 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297, 999-1002.
- Ackley, J.W., Muelleman, P.J., Carter, R.E., Henderson, R.W., Powell, R., 2009. A rapid assessment of herpetofaunal diversity in variously altered habitats on Dominica. *Applied Herpetology* 6, 171-184.
- Aleixo, A., 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101, 537-548.
- Alldredge, M.W., Simons, T.R., Pollock, K.H., 2007. A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. *The Journal of Wildlife Management* 71, 2759-2766.
- Allié, E., 2012. Etude des règles d'assemblage des communautés d'arbres à différentes échelles en Guyane française. Masters thesis. Université Montpellier 2, Montpellier.
- Asner, G.P., Knapp, D.E., Broadbent, E.N., Oliveira, P.J.C., Keller, M., Silva, J.N., 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310, 480-482.
- Asner, G.P., Rudel, T.K., Aide, T.M., Defries, R., Emerson, R., 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conservation Biology* 23, 1386-1395.
- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C.S., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da Silva Motta, C., Peres, C.A., 2007a. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 18555-18560.
- Barlow, J., Mestre, L.A.M., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2007b. The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. *Biological Conservation* 136, 212-231.
- Barlow, J., Peres, C.A., Henriques, L.M.P., Stouffer, P.C., Wunderle, J.M., 2006. The responses of understorey birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. *Biological Conservation* 128, 182-192.

Barnes, R.F.W., 2002. The bushmeat boom and bust in West and Central Africa. *Oryx* 36, 236-242.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B.M., 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-42. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

Beckman, N.G., Muller-Landau, H.C., 2007. Differential effects of hunting on pre-dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two Neotropical tree species. *Biotropica* 39, 328-339.

Bennett, E.L., 2002. Is there a link between wild meat and food security? *Conservation Biology* 16, 590-592.

Bennett, E.L., Rao, M., 2002. Wild meat consumption in Asian tropical forest countries: is this a glimpse of the future for Africa?, In Links between biodiversity, conservation, livelihoods and food security: the sustainable use of wild species for meat. eds S. Mainka, M. Trivedi, pp. 39–44. IUCN, Gland, Suisse.

Berry, N., Phillips, O., Lewis, S., Hill, J., Edwards, D., Tawatao, N., Ahmad, N., Magintan, D., Khen, C., Maryati, M., Ong, R., Hamer, K., 2010. The high value of logged tropical forests: lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation* 19, 985-997.

Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., Mustoe, S.H., 2000. *Bird Census Techniques*, Second Edition. Academic Press, London.

Bicknell, J., Peres, C.A., 2010. Vertebrate population responses to reduced-impact logging in a neotropical forest. *Forest Ecology and Management* 259, 2267-2275.

Bodmer, R.E., 1989. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *Journal of Zoology* 219, 457-467.

Bodmer, R.E., 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica* 23, 255-261.

Bodmer, R.E., Eisenberg, J.F., Redford, K.H., 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology* 11, 460-466.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 127-135.

Boubli, J.-P., Di Fiore, A., Mittermeier, R.A., 2008. *Alouatta macconnelli*, In IUCN, 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22 August 2012.

BRGM, 2005. Carte géologique de la Guyane - édition 1960. Available at: http://gisguyane.brgm.fr/sig_geologie1960.htm.

Brodie, J.F., Helmy, O.E., Brockelman, W.Y., Maron, J.L., 2009. Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications* 19, 854-863.

Brunaux, O., Demenois, J., 2003. Aménagement forestier et exploitation forestière en forêt tropicale humide guyanaise. *Revue Forestière Française* 55, 260-272.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L., Thomas, L., 2001. *Introduction to distance sampling: estimating abundance of wildlife populations*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Butler, R., 2012. Tropical rainforests of the world. [mongabay.com](http://rainforests.mongabay.com/0101.htm). Available at: <http://rainforests.mongabay.com/0101.htm>.

Calderon-Aguilera, L., Rivera-Monroy, V., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrízar, A., Ladah, L., Martínez-Ramos, M., Alcocer, J., Santiago-Pérez, A., Hernandez-Arana, H., Reyes-Gómez, V., Pérez-Salicerup, D., Díaz-Nuñez, V., Sosa-Ramírez, J., Herrera-Silveira, J., Búrquez, A., 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation* 21, 589-617.

Canadell, J.G., Le Quéré, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P., Conway, T.J., Gillett, N.P., Houghton, R.A., Marland, G., 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 18866-18870.

Carrillo, E., Wong, G., Cuarón, A.D., 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14, 1580-1591.

Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43, 783-791.

Chapman, C.A., Balcomb, S.R., Gillespie, T.R., Skorupa, J.P., Struhsaker, T.T., 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14, 207-217.

Chapman, C.A., Chapman, L.J., 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9, 675-678.

Chapman, C.A., Gogarten, J.F., 2012. Primate conservation: Is the cup half empty or half full? *Nature Education Knowledge* 3, 7.

Chappuis, C., 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux: l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 118, 183-202.

Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S., Guariguata, M.R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica, In *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies* eds F. Dallmeier, J.A. Comiskey, pp. 285-309. Parthenon publishing, Paris.

Clark, C.J., Poulsen, J.R., Connor, E.F., Parker, V.T., 2004. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* 139, 66-75.

Colwell, R.K., 2006. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. www.purl.oclc.org/estimates.

Colwell, R.K., Mao, C.X., Chang, J., 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85, 2717-2727.

Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, In Dynamics of populations. eds P.J. den Boer, G.R. Gradwell, pp. 298 - 312. PUDOC, Wageningen.

Corlett, R.T., 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica* 39, 292-303.

Corlett, R.T., Primack, R.B., 2011. Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison, Second edition. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.

Coston, C., Ford, A., Cross, H., Crayn, D., Harrington, M., Lowe, A., 2011. Plant DNA barcodes can accurately estimate species richness in poorly known floras. *PLoS ONE* 6, e26841.

Cox, P.A., Elmquist, T., 2000. Pollinator extinction in the Pacific islands. *Conservation Biology* 14, 1237-1239.

Culot, L., Muñoz Lazo, F.J.J., Huynen, M.-C., Poncin, P., Heymann, E.W., 2010. Seasonal variation in seed dispersal by tamarins alters seed rain in a secondary rain forest. *International Journal of Primatology* 31, 553-569.

Cuthbert, R., 2010. Sustainability of hunting, population densities, intrinsic rates of increase and conservation of Papua New Guinean mammals: A quantitative review. *Biological Conservation* 143, 1850-1859.

da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72-74.

de Granville, J.-J., 1986. Le projet de réserve biologique domaniale de Kaw. Available at: http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/b_fdi_18-19/26327.pdf.

de Thoisy, B., Brosse, S., Dubois, M.A., 2008. Assessment of large-vertebrate species richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses: what is the minimal effort required? *Biodiversity and Conservation* 17, 2627-2644.

de Thoisy, B., Renoux, F., Julliot, C., 2005. Hunting in northern French Guiana and its impact on primate communities. *Oryx* 39, 149-157.

de Thoisy, B., Richard-Hansen, C., Goguillon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P., Brosse, S., 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19, 1567-1584.

del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A., 2003. *Handbook of the Birds of the World*. Volume 8: Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A., 2004. Handbook of the Birds of the World. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A., 2005. Handbook of the Birds of the World. Volume 10: Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A., 2010. Handbook of the Birds of the World. Volume 15: Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A., 2011. Handbook of the Birds of the World. Volume 16: Tanagers to New World Blackbirds. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1992. Handbook of the Birds of the World. Volume 1: Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1994. Handbook of the Birds of the World. Volume 2: New World Vultures to Guineafowl. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1996. Handbook of the Birds of the World. Volume 3: Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1997. Handbook of the Birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 2001. Handbook of the Birds of the World. Volume 6: Mousebirds to Hornbills. Lynx Edicions, Barcelona.

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 2002. Handbook of the Birds of the World. Volume 7: Jacamars to Woodpeckers. Lynx Edicions, Barcelona.

Dewynter, M., Delafosse, I., 2007. A la découverte des réserves naturelles guyanaises. DIREN Guyane, Réserves Naturelles de France, ONF.

Dirzo, R., 2001. Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation, In Ecology: Achievement and Challenge. eds M.C. Press, N.J. Huntly, S. Levin, pp. 319-335. Blackwell Science, Oxford, UK.

Dirzo, R., Mendoza, E., Ortíz, P., 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39, 355-362.

Dirzo, R., Miranda, A., 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, In Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions eds P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes, W.W. Benson, pp. 273-287. Wiley, New York.

Emmons, L.H., Feer, F., 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide, Second Edition. The University of Chicago Press, Chicago.

Endler, J.A., Théry, M., 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *The American Naturalist* 148, 421-452.

Ernst, R., Linsenmair, K.E., Rödel, M.-O., 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133, 143-155.

Escobar, J., Aldana, U., 2003. Are nontimber forest products the antidote to rainforest degradation? Brazil nut extraction in Madre de Dios, Peru. *World Development* 31, 1873-1887.

Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D., Montiel, S., Curiel, D., 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 107-108, 245-257.

Fa, J.E., Brown, D., 2009. Impacts of hunting on mammals in African tropical moist forests: a review and synthesis. *Mammal Review* 39, 231-264.

Fa, J.E., Peres, C.A., 2001. Game vertebrate extraction in African and Neotropical forests: an intercontinental comparison, In *Conservation of exploited species*. eds J.D. Reynolds, G.M. Mace, K.H. Redford, J.G. Robinson, pp. 203-241 Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Fa, J.E., Peres, C.A., Meeuwig, J., 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation Biology* 16, 232-237.

Fa, J.E., Ryan, S.F., Bell, D.J., 2005. Hunting vulnerability, ecological characteristics and harvest rates of bushmeat species in afrotropical forests. *Biological Conservation* 121, 167-176.

FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment 2010. Available at:
<http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/>.

Fearnside, P.M., 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates, and consequences. *Conservation Biology* 19, 680-688.

Feeley, K.J., Terborgh, J.W., 2005. The effects of herbivore density on soil nutrients and tree growth in tropical forest fragments. *Ecology* 86, 116-124.

FMI, 2012. World Economic Outlook Database. Available at:
<http://www.imf.org/external/pubs/ft/weo/2012/01/weodata/index.aspx>. Accessed on 29 October 2012.

Forget, P.-M., Dennis, A.J., Mazer, S.J., Jansen, P.A., Kitamura, S., Lambert, J.E., Westcott, D.A., 2007. Seed allometry and disperser assemblages in tropical rainforests: a comparison of four floras on different continents, In *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. eds A.J. Dennis, E.W. Schupp, R. Green, D.A. Westcott, pp. 5-36. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Forget, P.-M., Feer, F., Chauvet, S., Julliot, C., Simmen, B., Bayart, F., Pages-Feuillade, E., 2001. Post-dispersal seed removal in four frugivores-dispersed tree species, In *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. eds F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry, pp. 265-274. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Forget, P.-M., Hammond, D.S., 2005. Rainforest vertebrates and food plant diversity in the Guiana shield, In Tropical forests of the Guiana shield: ancient forests in a modern world. ed. D.S. Hammond, pp. 233-294. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Forget, P.-M., Jansen, P.A., 2007. Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a nontimber forest product. Conservation Biology 21, 106-113.

Forget, P.-M., Munoz, E., Leigh, E.G., Jr., 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica 26, 420-426.

Forget, P.-M., Poncy, O., 2008. Note d'analyse sur la biodiversité et la conservation du patrimoine naturel guyanais. Mission d'expertise réalisée du 3 au 7 décembre 2007 dans le cadre d'une mission d'inspection sur le projet d'exploitation aurifère de camp caïman (CBJ Cambior) sur la Montagne de Kaw. . Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Available at: http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/spip/wwwmedad/pdf/3_guyane_rapport_cle13a82a.pdf.

Fragoso, J.M.V., Silvius, K.M., Correa, J.A., 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. Ecology 84, 1998-2006.

Fragoso, J.M.V., Silvius, K.M., Oliveira, L.F.B., Luzar, J.B., Read, J.M., 2012. Complex interactions between biodiversity and indigenous Amazonian cultures, In ATBC 2012. Bonito, Brazil.

Gale, G.A., Round, P.D., Pierce, A.J., Nimnuan, S., Pattanavibool, A., Brockelman, W.Y., 2009. A field test of distance sampling methods for a tropical forest bird community. The Auk 126, 439-448.

Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A.S., Guimarães, P.R., Jordano, P., 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. Botanical Journal of the Linnean Society 151, 141-149.

Galetti, M., Laps, R., Pizo, M.A., 2000. Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic Forest of Brazil. Biotropica 32, 842-850.

Galetti, M., Rodrigues, M., 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. Biotropica 24, 222-224.

Galindo-González, J., Guevara, S., Sosa, V.J., 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology 14, 1693-1703.

Ganzhorn, J.U., 1995. Low-level forest disturbance effects on primary production, leaf chemistry, and lemur populations. Ecology 76, 2084-2096.

Gardner, T.A., Barlow, J., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., Da Silva, M.N.F., Da Silva Motta, C., Peres, C.A., 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. Ecology Letters 11, 139-150.

Gautier-Hion, A., Duplantier, J.M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketswiler, P., Moungazi, A., Roussilhon, C., Thiollay, J.-M., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65, 324-337.

Gentry, A.H., 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85, 156-159.

Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Sodhi, N.S., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378-381.

Godoy, J.A., Jordano, P., 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10, 2275-2283.

Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4, 379-391.

Gray, M.A., Baldauf, S.L., Mayhew, P.J., Hill, J.K., 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology* 21, 133-141.

Grieser Johns, A., 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forests. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Grimaldi, M., Riéra, B., 2001. Geography and climate, In Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest. eds F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry, pp. 9-18. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Grogan, J., Blundell, A.G., Landis, R.M., Youatt, A., Gullison, R.E., Martinez, M., Kómetter, R., Lentini, M., Rice, R.E., 2010. Over-harvesting driven by consumer demand leads to population decline: big-leaf mahogany in South America. *Conservation Letters* 3, 12-20.

Guimarães, P.R., Jr., Galetti, M., Jordano, P., 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE* 3, e1745.

Gutiérrez-Granados, G., 2011. Effect of logging on rodent scatter-hoarding dynamics in tropical forests: implications for plant recruitment. *Integrative Zoology* 6, 74-80.

Hamann, A., Curio, E., 1999. Interactions among frugivores and fleshy fruit trees in a Philippine submontane rainforest. *Conservation Biology* 13, 766-773.

Hamilton, M.B., 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature* 401, 129-130.

Hammond, D.S., 2005. Biophysical features of the Guiana shield, In Tropical forests of the Guiana shield: ancient forests in a modern world. ed. D.S. Hammond, pp. 233-294. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Hammond, D.S., Gond, V., Thoisy, B.d., Forget, P.-M., DeDijn, B.P.E., 2007. Causes and consequences of a tropical forest gold rush in the Guiana shield, South America. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36, 661-670.

Hansen, E., Gallais, R., Vignaud, M., Thao, M.-L., 2009a. Réglementation de la chasse en Guyane, une situation particulière. Faune sauvage 284, 87-89.

Hansen, M.C., Stehman, S.V., Potapov, P.V., Arunarwati, B., Stolle, F., Pittman, K.W., 2009b. Quantifying changes in the rates of forest clearing in Indonesia from 1990 to 2005 using remotely sensed data sets. Environmental Research Letters 4, 034001.

Hansen, M.C., Stehman, S.V., Potapov, P.V., Loveland, T.R., Townshend, J.R.G., DeFries, R.S., Pittman, K.W., Arunarwati, B., Stolle, F., Steininger, M.K., Carroll, M., DiMiceli, C., 2008. Humid tropical forest clearing from 2000 to 2005 quantified by using multitemporal and multiresolution remotely sensed data. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105, 9439-9444.

Hayes, L., Mann, D.J., Monastyrskii, A.L., Lewis, O.T., 2009. Rapid assessments of tropical dung beetle and butterfly assemblages: contrasting trends along a forest disturbance gradient. Insect Conservation and Diversity 2, 194-203.

Henry, O., 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the Orange-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 15, 291-300.

Henry, O., Feer, F., Sabatier, D., 2000. Diet of the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. Biotropica 32, 364-368.

Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., Amat, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. Ecological Monographs 64, 315-344.

Herzog, S.K., Kessler, M., Cahill, T.M., Hackett, S.J., 2002. Estimating species richness of tropical bird communities from rapid assessment data. The Auk 119, 749-769.

Hill, J.K., Hamer, K.C., Lace, L.A., Banham, W.M.T., 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. Journal of Applied Ecology 32, 754-760.

Holbrook, K.M., 2011. Home range and movement patterns of toucans: implications for seed dispersal. Biotropica 43, 357-364.

Holbrook, K.M., Loiselle, B.A., 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? Ecology 90, 1449-1455.

Holbrook, K.M., Smith, T.B., 2000. Seed dispersal and movement patterns in two species of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. Oecologia 125, 249-257.

Holbrook, K.M., Smith, T.B., Hardesty, B.D., 2002. Implications of long-distance movements of frugivorous rain forest hornbills. Ecography 25, 745-749.

Howe, H.F., 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. Ecology 61, 944-959.

Howe, H.F., 1981. Dispersal of a Neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. The Auk 98, 88-98.

Howe, H.F., 1982. Fruit production and animal activity at two tropical trees, In The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes. eds E. Leigh, Jr., A.S. Rand, D. Windsor, pp. 189-200. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Howe, H.F., 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system, In Tropical Rain Forest: Ecology and Management. eds S.L. Sutton, T.C. Whitmore, A.C. Chadwick, pp. 211-227. Blackwell, Oxford, UK.

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

Howe, H.F., 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Plant Ecology* 107-108, 149-162.

Howe, H.F., Kerckhove, G.A.V., 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210, 925-927.

Howe, H.F., Kerckhove, G.A.V., 1981. Removal of wild nutmeg (*Vriola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62, 1093-1106.

Howe, H.F., Miriti, M.N., 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54, 651-660.

Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 201-228.

IEDOM, 2012. Guyane. Rapport annuel 2011. Available at:
http://www.iedom.fr/IMG/pdf/ra2011_guyane_reduit.pdf.

INSEE, 2009. Département de la Guyane (973). Available at: <http://www.insee.fr/fr/bases-de-donnees/esl/comparateur.asp?codgeo=DEP-973&codgeo=METRODOM-M>. Accessed on 28 October 2012.

ITTO, 2007. Annual Review and Assessment of the World Timber Situation 2007. International Tropical Timber Organization, Yokohama, Japan.

ITTO, 2008. Annual Review and Assessment of the World Timber Situation 2008. International Tropical Timber Organization, Yokohama, Japan.

IUCN, 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2.
<http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17 October 2012.

Jansen, P.A., Hirsch, B.T., Emsens, W.-J., Zamora-Gutierrez, V., Wikelski, M., Kays, R., 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 12610-12615.

Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104, 501-528.

Janzen, D.H., 1986. The future of tropical ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 305-324.

- Jennings, S., Brown, N., Sheil, D., 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72, 59-74.
- Jerozolimski, A., Peres, C.A., 2003. Bringing home the biggest bacon: a cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation* 111, 415-425.
- Johns, J.S., Barreto, P., Uhl, C., 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89, 59-77.
- Jones, D.T., Eggleton, P., 2000. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology* 37, 191-203.
- Julien-Laferrière, D., 2001. Frugivory and seed dispersal by Kinkajous, In Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest. eds F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry, pp. 217-225. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Julliot, C., 1996. Seed dispersal by Red Howling Monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17, 239-258.
- Julliot, C., 1997. Impact of seed dispersal by Red Howler Monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85, 431-440.
- Julliot, C., Sabatier, D., 1993. Diet of the Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14, 527-550.
- Karubian, J., Sork, V.L., Roorda, T., Durães, R., Smith, T.B., 2010. Destination-based seed dispersal homogenizes genetic structure of a tropical palm. *Molecular Ecology* 19, 1745-1753.
- Kays, R.W., 1999. Food preferences of Kinkajous (*Potos flavus*): a frugivorous carnivore. *Journal of Mammalogy* 80, 589-599.
- Kiltie, R.A., 1981. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae). *Journal of Mammalogy* 62, 459-469.
- Kitamura, S., 2011. Frugivory and seed dispersal by hornbills (Bucerotidae) in tropical forests. *Acta Oecologica* 37, 531-541.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 564-571.
- Lammertink, M., 2004. A multiple-site comparison of woodpecker communities in Bornean lowland and hill forests. *Conservation Biology* 18, 746-757.
- Laporte, N.T., Stabach, J.A., Grosch, R., Lin, T.S., Goetz, S.J., 2007. Expansion of industrial logging in Central Africa. *Science* 316, 1451.

Laurance, S.G.W., Stouffer, P.C., Laurance, W.F., 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in Central Amazonia. *Conservation Biology* 18, 1099-1109.

Laurance, W.F., Carolina Useeche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C.J.A., Sloan, S.P., Laurance, S.G., Campbell, M., et al., 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489, 290-294.

Laurance, W.F., Cochrane, M.A., Bergen, S., Fearnside, P.M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S., Fernandes, T., 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291, 438-439.

Laurance, W.F., Croes, B.M., Tchignoumba, L., Lahm, S.A., Alonso, A., Lee, M.E., Campbell, P., Ondzeano, C., 2006. Impacts of roads and hunting on Central African rainforest mammals. *Conservation Biology* 20, 1251-1261.

Laurance, W.F., Goosem, M., Laurance, S.G.W., 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 659-669.

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16, 605-618.

Laurance, W.F., Peres, C.A., 2006. Emerging threats to tropical forests. University of Chicago Press, Chicago.

Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S., Watt, A.D., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391, 72-76.

Lee, A.T.K., Marsden, S.J., 2012. The influence of habitat, season, and detectability on abundance estimates across an Amazonian parrot assemblage. *Biotropica* 44, 537-544.

Lermyte, C., Forget, P.-M., 2009. Rapid assessment of dispersal failure and seedling recruitment of large-seeded non-timber forest products trees in a tropical rainforest. *Tropical Conservation Science* 2, 404-424.

Linder, J.M., Oates, J.F., 2011. Differential impact of bushmeat hunting on monkey species and implications for primate conservation in Korup National Park, Cameroon. *Biological Conservation* 144, 738-745.

Lindner, A., 2009. A rapid assessment approach on soil seed banks of Atlantic forest sites with different disturbance history in Rio de Janeiro, Brazil. *Ecological Engineering* 35, 829-835.

MacKinnon, J., Phillips, K., 1993. *A Field Guide to the Birds of Borneo, Sumatra, Java and Bali*. Oxford University Press, Oxford.

MacLeod, R., Herzog, S.K., McCormick, A., Ewing, S.R., Bryce, R., Evans, K.L., 2011. Rapid monitoring of species abundance for biodiversity conservation: Consistency and reliability of the MacKinnon lists technique. *Biological Conservation* 144, 1374-1381.

Magnusson, W.E., 2012. Monitoring mammals – a team effort, In ATBC 2012. Bonito, Brazil.

McConkey, K.R., Prasad, S., Corlett, R.T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J.F., Rogers, H., Santamaria, L., 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146, 1-13.

McGraw, W.S., 2005. Update on the search for Miss Waldron's Red Colobus Monkey. *International Journal of Primatology* 26, 605-619.

McGraw, W.S., Oates, J.F., 2002. Evidence for a surviving population of Miss Waldron's Red Colobus. *Oryx* 36, 223.

Medellín, R.A., Equihua, M., Amin, M.A., 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14, 1666-1675.

Meijaard, E., Sheil, D., Marshall, A.J., Nasi, R., 2008. Phylogenetic age is positively correlated with sensitivity to timber harvest in Bornean mammals. *Biotropica* 40, 76-85.

Météo France, Le climat guyanais. Available at:
http://www.meteo.fr/temps/domtom/antilles/pack-public/meteoPLUS/climat/clim_guy.htm. Accessed on 28 October 2012.

Milner-Gulland, E.J., Bennett, E.L., 2003. Wild meat: the bigger picture. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 351-357.

Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J., da Fonseca, G.A.B., 2005. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX, Conservation International and Agrupación Sierra Madre, Monterrey, Mexico.

Mittermeier, R.A., van Roosmalen, M.G.M., 1981. Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia Primatologica* 36, 1-39.

MNHN, 2003-2012. Inventaire National du Patrimoine Naturel. Available at:
<http://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/030120007/tabc/especies>. Accessed on 4 October 2012.

Murphy, S.R., Reid, N., Yan, Z., Venables, W.N., 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* 93, 171-176.

Myers, E.C., 2007. Policies to reduce emissions from deforestation and degradation (REDD) in tropical forests. *Resources for the future*, DP 07-50, Washington, DC.

Myers, N., 1988. Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist* 8, 187-208.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

N'Goran, P.K., Boesch, C., Mundry, R., N'Goran, E.K., Herbinger, I., Yapi, F.A., Kühi, H.S., 2012. Hunting, law enforcement, and african primate conservation. *Conservation Biology* 26, 565-571.

Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 278-285.

Nijman, V., 2010. An overview of international wildlife trade from Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation* 19, 1101-1114.

Norden, N., Chave, J., Belbenoit, P., Caubère, A., Châtelet, P., Forget, P.-M., Thébaud, C., 2007. Mast fruiting is a frequent strategy in woody species of Eastern South America. *PLoS ONE* 2, e1079.

Nuñez-Iturri, G., Howe, H.F., 2007. Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rain forest in Western Amazonia. *Biotropica* 39, 348-354.

Nuñez-Iturri, G., Olsson, O., Howe, H.F., 2008. Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. *Biological Conservation* 141, 1536-1546.

Oates, J.F., Abedi-Lartey, M., McGraw, W.S., Struhsaker, T.T., Whitesides, G.H., 2000. Extinction of a West African Red colobus Monkey. *Conservation Biology* 14, 1526-1532.

Oliveira, A.C.M., Ferrari, S.F., 2000. Seed dispersal by Black-handed Tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates): Implications for the regeneration of degraded forest habitats in Eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16, 709-716.

Ouborg, N.J., Piquot, Y., Van Groenendael, J.M., 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87, 551-568.

Pacheco, L.F., Simonetti, J.A., 2000. Genetic structure of a Mimosoid tree deprived of its seed disperser, the Spider monkey. *Conservation Biology* 14, 1766-1775.

Pack, K.S., Henry, O., Sabatier, D., 1999. The insectivorous-frugivorous diet of the Golden-handed Tamarin (*Saguinus midas midas*) in French Guiana. *Folia Primatologica* 70, 1-7.

Packer, A., Clay, K., 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404, 278-281.

Parker, T.A., III, 1991. On the use of tape recorders in avifaunal surveys. *Auk* 108, 443-444.

Peh, K.S.H., Jong, J.d., Sodhi, N.S., Lim, S.L.H., Yap, C.A.M., 2005. Lowland rainforest avifauna and human disturbance: persistence of primary forest birds in selectively logged forests and mixed-rural habitats of southern Peninsular Malaysia. *Biological Conservation* 123, 489-505.

Peres, C.A., 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54, 47-59.

Peres, C.A., 1999a. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical primates* 7, 11-16.

- Peres, C.A., 1999b. Nonvolant mammal community structure in different Amazonian forest types, In Mammals of the Neotropics. Volume 3. eds J.F. Eisenberg, K.H. Redford, pp. 564–581. University of Chicago Press, Chicago.
- Peres, C.A., 2000a. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* 14, 240-253.
- Peres, C.A., 2000b. Evaluating the impact and sustainability of subsistence hunting at multiple Amazonian forest sites, In Hunting for sustainability in tropical forests. eds J.G. Robinson, E.L. Bennett, pp. 31–57. Columbia University Press, New York.
- Peres, C.A., Baider, C., Zuidema, P.A., Wadt, L.H.O., Kainer, K.A., Gomes-Silva, D.A.P., Salomão, R.P., Simões, L.L., Franciosi, E.R.N., Cornejo Valverde, F., Gribel, R., Shepard, G.H., Kanashiro, M., Coventry, P., Yu, D.W., Watkinson, A.R., Freckleton, R.P., 2003. Demographic threats to the sustainability of Brazil nut exploitation. *Science* 302, 2112-2114.
- Peres, C.A., Barlow, J., Laurance, W.F., 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 227-229.
- Peres, C.A., Dolman, P.M., 2000. Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* 122, 175-189.
- Peres, C.A., Gardner, T.A., Barlow, J., Zuanon, J., Michalski, F., Lees, A.C., Vieira, I.C.G., Moreira, F.M.S., Feeley, K.J., 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* 143, 2314-2327.
- Peres, C.A., Lake, I.R., 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon Basin. *Conservation Biology* 17, 521-535.
- Peres, C.A., Palacios, E., 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39, 304-315.
- Peters, S.L., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L., 2006. Effects of selective logging on bat communities in the Southeastern Amazon. *Conservation Biology* 20, 1410-1421.
- Pfister, C.A., 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 213-218.
- Pinard, M.A., Putz, F.E., 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28, 278-295.
- Plowden, C., 2004. The ecology and harvest of andiroba seeds for oil production in the Brazilian Amazon. *Conservation & Society* 2, 251-272.
- Pomara, L.Y., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Young, K.R., 2012. Avian composition covaries with floristic composition and soil nutrient concentration in Amazonian upland forests. *Biotropica* 44, 545-553.

- Poncy, O., Sabatier, D., Prévost, M.-F., Hardy, I., 2001. The lowland high rainforest: structure and tree species diversity, In Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest. eds F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry, pp. 9-18. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Poulsen, B.O., Krabbe, N., 1998. Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method. Journal of Biogeography 25, 83-93.
- Poulsen, B.O., Krabbe, N., Frølander, A., Hinojosa, M.B., Quiroga, C.O., 1997. A rapid assessment of Bolivian and Ecuadorian montane avifaunas using 20-species lists: efficiency, biases and data gathered. Bird Conservation International 7, 53-68.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Bolker, B.M., 2011. Decoupling the effects of logging and hunting on an Afrotropical animal community. Ecological Applications 21, 1819-1836.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Connor, E.F., Smith, T.B., 2002. Differential resource use by primates and hornbills: Implications for seed dispersal. Ecology 83, 228-240.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Mawah, G., Elkan, P.W., 2009. Bushmeat supply and consumption in a tropical logging concession in Northern Congo. Conservation Biology 23, 1597-1608.
- Putz, F.E., Blate, G.M., Redford, K.H., Fimbel, R., Robinson, J., 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. Conservation Biology 15, 7-20.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Raaijmakers, J.G.W., 1987. Statistical analysis of the Michaelis-Menten equation. Biometrics 43, 793-803.
- Rabanal, L.I., Kuehl, H.S., Mundry, R., Robbins, M.M., Boesch, C., 2010. Oil prospecting and its impact on large rainforest mammals in Loango National Park, Gabon. Biological Conservation 143, 1017-1024.
- Ratiarison, S., 2003. Frugivorie dans la canopée de la forêt guyanaise : conséquences pour la pluie de graines. Ph.D. thesis. Université Paris 6, Paris.
- Ratiarison, S., Forget, P.-M., 2005. Frugivores and seed removal at *Tetragastris altissima* (Burseraceae) in a fragmented forested landscape of French Guiana. Journal of Tropical Ecology 21, 501-508.
- Ratiarison, S., Forget, P.-M., 2011. Fruit availability, frugivore satiation and seed removal in two primate-dispersed tree species. Integrative Zoology 6, 178-194.
- Ratiarison, S., Forget, P.-M., 2012. The role of frugivores in determining seed removal and dispersal in the Neotropical nutmeg. Tropical Conservation Science, in press.
- Redford, K.H., 1992. The empty forest. BioScience 42, 412-422.

Redford, K.H., Feinsinger, P., 2001. The half-empty forest: Sustainable use and the ecology of interactions, In Conservation of exploited species. eds R.J. D., G.M. Mace, K.H. Redford, R.J. G., pp. 370-399. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Redford, K.H., Robinson, J.G., 1987. The game of choice: patterns of Indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropologist* 89, 650-667.

Refisch, J., Koné, I., 2005. Impact of commercial hunting on monkey populations in the Taï region, Côte d'Ivoire. *Biotropica* 37, 136-144.

Remsen, J.V., Jr, Hyde, M.A., Chapman, A., 1993. The diets of Neotropical trogons, motmots, barbets and toucans. *Condor* 95, 178-192.

Renaudier, A., Deroussen, F., 2008. Chants d'oiseaux de Guyane. La sonothèque du Muséum.

Restall, R., Rodner, C., Lentino, M., 2006. Birds of Northern South America, An identification guide. Christopher Helm, London.

Richard-Hansen, C., 2010. Biodiversité et paysages en forêt guyanaise : développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers, In Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux. Résultats du programme de recherche « Ecosystèmes tropicaux » 2005 - 2010. pp. 179-189. GIP Ecofor - MEEDDM, Paris. Available at: <http://www.gip-ecofor.org/doc/drupal/Recueil-ET05-PageSimple.pdf>.

Richard-Hansen, C., Debeir, L., Khazraie, K., Marmoex, C., Maillard, J.-F., Niel, C., Ulitzka, M., Vinco, A., 2009. Faune chassée en forêt guyanaise : vers une gestion durable ? *Faune sauvage* 284, 77-86.

Richard-Hansen, C., Hansen, E., 2004. Hunting and wildlife management in French Guiana : current aspects and future prospects, In People in nature : wildlife conservation in South and Central America. eds K.M. Silvius, R.E. Bodmer, J.M.V. Fragoso, pp. 400-410. Columbia University Press, New York.

Robinson, G.R., Handel, S.N., 1993. Forest restoration on a closed landfill: rapid addition of new species by bird dispersal. *Conservation Biology* 7, 271-278.

Robinson, J.G., Bennett, E.L., 2004. Having your wildlife and eating it too: an analysis of hunting sustainability across tropical ecosystems. *Animal Conservation* 7, 397-408.

Robinson, J.G., Redford, K.H., 1991. Neotropical wildlife use and conservation. Chicago University Press, Chicago.

Robinson, J.G., Redford, K.H., Bennett, E.L., 1999. Wildlife harvest in logged tropical forests. *Science* 284, 595.

Roldán, A.I., Simonetti, J.A., 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15, 617-623.

Rudel, T.K., Defries, R., Asner, G.P., Laurance, W.F., 2009. Changing drivers of deforestation and new opportunities for conservation. *Conservation Biology* 23, 1396-1405.

- Russo, S.E., 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. *Oecologia* 136, 80-87.
- Russo, S.E., Augspurger, C.K., 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7, 1058-1067.
- Sabatier, D., 1983. Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Ph.D. thesis. Université de Montpellier, Montpellier.
- Sabatier, D., 1985. Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 40, 289-320.
- Sabatier, D., 1997. Description et biologie d'une nouvelle espèce de *Virola* (Myristicaceae) de Guyane. *Adansonia* 19, 273-278.
- Schulze, C.H., Waltert, M., Kessler, P.J.A., Pitopang, R., Veddeler, D., Mühlenberg, M., Gradstein, S.R., Leuschner, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds and insects. *Ecological Applications* 14, 1321-1333.
- Şekercioğlu, Ç.H., 2002. Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation* 107, 229-240.
- Şekercioğlu, Ç.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 464-471.
- Şekercioğlu, Ç.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 18042-18047.
- Şekercioğlu, Ç.H., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., Aygen, D., Goehring, D., Sandí, R.F., 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 263-267.
- Sethi, P., Howe, H.F., 2009. Recruitment of hornbill-dispersed trees in hunted and logged forests of the Indian Eastern Himalaya. *Conservation Biology* 23, 710-718.
- Silvertown, J., 2004. Sustainability in a nutshell. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 276-278.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81, 465-476.
- Simmen, B., Sabatier, D., 1996. Diets of some French Guianan primates: food composition and food choices. *International Journal of Primatology* 17, 661-693.
- Smouse, P.E., Sork, V.L., 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *Forest Ecology and Management* 197, 21-38.
- Sork, V., Smouse, P., 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21, 821-836.

Stiles, F.G., 1985. On the role of birds in the dynamics of Neotropical forests, In Conservation of Tropical Forest Birds. eds A.W. Diamond, T.E. Lovejoy, pp. 49-59. International Council for Bird Preservation.

Swenson, J.J., Carter, C.E., Domec, J.-C., Delgado, C.I., 2011. Gold mining in the Peruvian Amazon: global prices, deforestation, and mercury imports. PLoS ONE 6, e18875.

ter Steege, H., Sabatier, D., Molino, J.-F., Bánki, O., Prévost, M.-F., Pelissier, R., 2003. Report of the establishment of a permanent one-hectare plot in Réserve Naturelle Volontaire Trésor. Utrecht University, National Herbarium, Utrecht.

ter Steege, H., Welch, I., Zagt, R., 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. Forest Ecology and Management 170, 127-144.

Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D., Balbas, L., 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. Science 294, 1923-1926.

Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., 2006. Disperser-free tropical forests await an unhappy fate, In Emerging threats to tropical forests. eds W.F. Laurance, C.A. Peres, pp. 241-252. University of Chicago Press, Chicago.

Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N.C.A., Valverde, F.H.C., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E.G., Paine, C.E.T., 2008. Tree recruitment in an empty forest. Ecology 89, 1757-1768.

Terborgh, J., Robinson, S.K., Parker, T.A., III, Munn, C.A., Pierpont, N., 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. Ecological Monographs 60, 213-238.

Théry, M., 1990. Influence de la lumière sur le choix de l'habitat et le comportement sexuel des Pipridae (Aves: Passeriformes) en Guyane Française. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 45, 215-236.

Thiollay, J.-M., 1986. Structure comparée du peuplement avien dans trois sites de forêt primaire en Guyane Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 41, 59-105.

Thiollay, J.-M., Jullien, M., Théry, M., Erard, C., 2001. Bird species (from Nouragues inselberg to Arataye river), In Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest. eds F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry, pp. 9-18. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Thomas, L., Laake, J.L., Rexstad, E., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Burt, M.L., Hedley, S.L., Pollard, J.H., Bishop, J.R.B., Marques, T.A., 2009. Distance 6.0. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>.

Tostain, O., Dujardin, J.-L., Erard, C., Thiollay, J.-M., 1992. Oiseaux de Guyane. Société d'Etudes Ornithologiques, Brunoy, France.

Traveset, A., 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 1, 151-190.

Traveset, A., Verdú, M., 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination, In Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. eds D.J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti. CABI Publishing, Wallingford, UK.

IUCN France, MNHN, LPO, SEOF, ONCFS, 2011. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Oiseaux de France métropolitaine, Paris.

van Roosmalen, M.G.M., 1985a. Fruits of the Guianan flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.

van Roosmalen, M.G.M., 1985b. Habitat preferences, diet, feeding strategy, and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. Acta Amazonica 15, 1 - 238.

Vanthomme, H., Bellé, B., Forget, P.-M., 2010. Bushmeat hunting alters recruitment of large-seeded plant species in Central Africa. Biotropica 42, 672-679.

Walsh, P.D., Abernethy, K.A., Bermejo, M., Beyers, R., De Wachter, P., Akou, M.E., Huijbregts, B., Mambounga, D.I., Toham, A.K., Kilbourn, A.M., Lahm, S.A., Latour, S., Maisels, F., Mbina, C., Mihindou, Y., Ndong Obiang, S., Effa, E.N., Starkey, M.P., Telfer, P., Thibault, M., Tutin, C.E.G., White, L.J.T., Wilkie, D.S., 2003. Catastrophic ape decline in western equatorial Africa. Nature 422, 611-614.

Wang, B.C., Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology and Evolution 17, 379-386.

Wang, B.C., Sork, V.L., Leong, M.T., Smith, T.B., 2007. Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the Afrotropical tree *Antrocaryon klaineanum* (Anacardiaceae). Biotropica 39, 340-347.

WCS, 2002. Hunting and wildlife trade in tropical and subtropical Asia: identifying gaps and developing strategies. Wildlife Conservation Society, New York.

Wells, K., Kalko, E.K.V., Lakim, M.B., Pfeiffer, M., 2007. Effects of rain forest logging on species richness and assemblage composition of small mammals in Southeast Asia. Journal of Biogeography 34, 1087-1099.

Wenny, D.G., Levey, D.J., 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 95, 6204-6207.

Wheelwright, N.T., 1985. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology 66, 808-818.

Wilkie, D., Shaw, E., Rotberg, F., Morelli, G., Auzel, P., 2000. Roads, development, and conservation in the Congo Basin. Conservation Biology 14, 1614-1622.

Wilkie, D.S., Carpenter, J.F., 1999. Bushmeat hunting in the Congo Basin: an assessment of impacts and options for mitigation. Biodiversity and Conservation 8, 927-955.

Wilkie, D.S., Sidle, J.G., Boundzanga, G.C., 1992. Mechanized logging, market hunting, and a bank loan in Congo. Conservation Biology 6, 570-580.

Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., 2009. Handbook of the Mammals of the World. Volume 1, Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona.

Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., 2011. Handbook of the Mammals of the World. Volume 2, Hoofed Mammals. Lynx Edicions, Barcelona.

World Gold Council, 2012. Available at: <http://www.gold.org>. Accessed on 20 October 2012.

Wright, S.J., 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 73-86.

Wright, S.J., Hernández, A., Condit, R., 2007. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica* 39, 363-371.

Wright, S.J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M.M., Moreno, M.C., Ibáñez, R., 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* 14, 227-239.