

Influence des caractéristiques des fruits sur les communautés de disperseurs : Le cas des Diospyros et Xylopia des forêts gabonaises

Auteur : Baltus, Guillaume

Promoteur(s) : Doucet, Jean-Louis; 17877

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/15289>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

INFLUENCE DES CARACTÉRISTIQUES DES FRUITS
SUR LES COMMUNAUTÉS DE DISPENSEURS : LE CAS
DES *DIOSPYROS* ET *XYLOPIA* DES FORÊTS
GABONAISES

Guillaume Baltus

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADÉMIQUE 2021-2022

Co-promoteurs : Doucet J.-L. et Lehmann D.

"Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux¹ Agro-Bio Tech."

"Le présent document n'engage que son auteur."

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT.

INFLUENCE DES CARACTÉRISTIQUES DES FRUITS
SUR LES COMMUNAUTÉS DE DISPENSEURS : LE CAS
DES *DIOSPYROS* ET *XYLOPIA* DES FORÊTS
GABONAISES

Guillaume Baltus

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS

ANNÉE ACADÉMIQUE 2021-2022

Co-promoteurs : Doucet J.-L. et Lehmann D.

Remerciements

Ce travail ponctue cinq belles années d'études au sein des vieux murs gembloutois. Je souhaiterais remercier par ces quelques paragraphes tous ceux qui m'ont accompagné, aidé et encouragé lors de cette aventure.

Mes premiers remerciements vont à mes co-promoteurs Jean-Louis Doucet et David Lehmann pour la grande qualité de leur encadrement et leurs précieux encouragements. Merci Jean-Louis d'avoir cru en moi et de m'avoir fait confiance depuis nos premiers contacts. Merci de m'avoir accordé les moyens, le matériel et le privilège de découvrir le Gabon et la SEGC. Sans votre disponibilité et votre attention à mon égard, rien de tout cela n'aurait été possible et je vous en suis profondément reconnaissant. Merci David pour ton soutien et ta confiance mais surtout pour le partage de ta grande expérience, expertise et compétence. Travailler et évoluer avec toi est toujours empreint d'action et de défi, gage d'une expérience incroyable. J'espère sincèrement avoir la chance d'à nouveau pouvoir travailler à vos côtés.

Merci aux professeurs qui ont accepté d'évaluer ce travail de fin d'étude : Fany Brotcorne, Cédric Vermeulen et Arnaud Monty qui préside le jury.

Merci énormément à Loïc Makaga de m'avoir accueilli au sein du petit paradis qu'est la SEGC. Merci pour ta confiance, ton partage et tout ces moments du quotidien qui ont fait de mes deux séjours à la Lopé une extraordinaire expérience.

Un tout grand merci à Arthur et Sage sans qui ce travail n'aurait pas pu voir le jour. Merci de m'avoir accompagné lors des longues journées de terrain. Merci d'avoir partagé avec moi vos connaissances et histoires sur la forêt gabonaise. Merci à Pacôme, Lisa, Mila et Edmond qui ont également contribué à la collecte des données. Merci à Joe et Megan de m'avoir soutenu, guidé et changé les idées lors de nos escapades en forêt. *I loved discovering the world of Gabonese fish with you. Thanks guys, we had a great time!*

Je remercie l'État Gabonais, le Centre National pour la Recherche Scientifique (CENAREST) et l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (ANPN) d'avoir rendu possible ce projet au sein de l'extraordinaire Parc national de la Lopé.

Merci à tous ceux qui font vivre le laboratoire de foresterie tropicale pour leur précieuse aide et soutien. Merci JY pour ton appui administratif et merci aux docteurs et doctorant Fructueux, Sarah, Donatien, Romaric, Davy et Morgane pour vos conseils et disponibilités. Je remercie également Yves Brostaux pour son appui statistique. Merci au fond Erasmus+ qui a financé une partie non négligeable des frais de terrain.

Merci à mes co-koteurs pour tout ce qu'on a partagé durant ces dernière années. Merci les gars pour le soutien mutuel dans les moments dur et les rush, vous êtes top.

Enfin, ces quelque mots peineront à exprimer toute la reconnaissance que j'ai envers ma famille. Merci du fond du cœur à mes parents et ma petite sœur de m'avoir épaulé et de m'avoir toujours soutenu dans tout ce que j'ai entrepris.

Résumé

Contexte : Étudier et comprendre les vecteurs qui régissent la dispersion des graines est nécessaire pour mettre en œuvre des mesures de gestion et de conservation des forêts tropicales. Ces processus comprennent la dispersion et prédation primaire depuis l'arbre parent mais aussi la dispersion et la prédation secondaire dans les fèces. Aussi, les frugivores ont développé des préférences quant aux caractères morphologiques des fruits qu'ils consomment. Enfin, en plus d'emporter les graines loin de l'arbre parent, les frugivores peuvent influencer l'efficacité de germination des graines qu'ils consomment.

Objectif : Ce travail de fin d'études vise à (I) présenter et comparer les communautés de disperseurs primaires d'une essence à fruits charnus, *Diospyros polystemon* et de deux essences à graines arillées, *Xylopiya aethiopica* et *Xylopiya hypolampra*, (II) mettre en lumière les processus de dispersion et prédation secondaire des graines présentes dans les fèces de gorilles (*Gorilla gorilla gorilla*) et (III) évaluer l'impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés (*Pan troglodytes*) sur la germination des graines de *D. polystemon*.

Localisation : Gabon, Parc national de la Lopé, Station d'Étude de Gorilles et Chimpanzés au sein d'une mosaïque de forêts-savanes.

Méthodes : Pour répondre aux trois objectifs, (I) des observations directes du houppier des trois essences étudiées et un suivi par caméra-pièges des fruits tombés au sol ont été réalisés. (II) Des pièges photographiques ont permis de suivre des fèces de gorille et ainsi identifier les processus de dispersion secondaire. (III) Des graines de *D. polystemon* ont été récupérées dans des fèces de chimpanzés et dans des fruits frais, permettant de mettre en place des tests de germination et ainsi révéler l'impact du passage des graines dans le tractus digestif des chimpanzés sur leur taux et délais de germination.

Résultats : La majorité des consommations de *D. polystemon* se déroulent au sol, par les céphalophes de Peters (*Cephalophus callipygus*). Une seule observation d'ingestion des graines dans le houppier a été enregistrée, il s'agissait d'un touraco géant (*Corythaeola cristata*). Les graines de *Xylopiya* sont quant à elles principalement dispersées depuis le houppier par les oiseaux de petite et moyenne taille. Un quart des graines de *X. aethiopica* sont consommées par des Nectariniidés. Au sol, les céphalophes consomment les graines de *X. hypolampra*. Les céphalophes sont les principaux consommateurs des contenus des fèces de gorille. Une des cinq fèces suivies a été entièrement ingérée par ces ruminants qui agiraient comme prédateurs et disperseurs des graines. Les tests de germination ont révélé un meilleur succès de germination après ingestion.

Conclusions : Les fruits de *D. polystemon* sont largement disponibles pour les animaux terrestres contrairement aux graines arillées des *Xylopiya* qui profitent très majoritairement aux espèces arboricoles. Aussi, les graines de *D. polystemon* pourraient subir une pression de prédation par les ruminants contrairement à celles des *Xylopiya*, consommées par les oiseaux. L'étude a révélé l'importance des Nectariniidés dans la dispersion des graines de *X. aethiopica*. Le suivi des fèces de gorille a permis d'identifier trois espèces consommatrices de leur contenu et de mettre en lumière la coprophagie des céphalophes. Enfin, les tests de germination ont révélé que le passage des graines de *D. polystemon* dans le tractus digestif des chimpanzés améliore leur germination via un effet de scarification et en limitant l'apparition de pathogène. Toutefois, aucune différence de délais de germination n'a été observée entre les traitements. Les chimpanzés fournissent ainsi un service écologique de dispersion des graines à *D. polystemon*.

Mots clés : Afrique centrale, Gabon, dispersion des graines, observation, piège photographique, *Diospyros polystemon*, *Xylopiya aethiopica*, *Xylopiya hypolampra*, oiseau, céphalophe, souimanga, coprophagie, dispersion secondaire, tractus digestif, scarification, inhibition.

Abstract

Context: Studying and understanding the vectors involved in seed dispersal is an important asset for the management and conservation of tropical forests. These processes include primary dispersal and predation from the parent tree as well as secondary dispersal and predation in feces. Frugivores have developed preferences for the morphological characteristics of the fruits they consume and, in addition to carrying seeds away from the parent tree, they can influence the germination efficiency of the seeds they consume.

Objectives: This study aims to (I) present and compare the primary disperser communities of a fleshy-fruited species, *Diospyros polystemon*, and two arillate-seeded species, *Xylopia aethiopica* and *Xylopia hypolampra*, (II) shed light on the processes of secondary dispersal and predation of seeds present in gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) feces, and (III) assess the impact of gut passage of chimpanzees (*Pan troglodytes*) on the germination of *D. polystemon* seeds.

Location: Gabon, Lopé national Park, Station d'Étude de Gorilles et Chimanzés in a mosaic of forest-savanna.

Methods: In order to meet the three objectives, (I) direct observations of the tree crowns of the three species studied and camera trap monitoring of fallen fruit were carried out. (II) Camera-traps were used to observe the fate of gorilla feces and thus identify the actors of secondary dispersal. (III) *D. polystemon* seeds were collected from chimpanzee feces and fresh fruit, allowing germination tests to be carried out and thus revealing the impact of gut passage of chimpanzees on the rate and timing of germination.

Results: Most consumption of *D. polystemon* is on the ground by Peters's duikers (*Cephalophus callipygus*). Only one observation of seed ingestion in the crown was recorded, this was by a giant touraco (*Corythaeola cristata*). *Xylopia* seeds are mainly dispersed from the crown by small and medium sized birds. A quarter of the seeds of *X. aethiopica* are eaten by Nectariniidae. On the ground, duikers consume the seeds of *X. hypolampra*. Peters's Duiker are the main consumers of gorilla fecal contents. One of the five feces monitored was completely ingested by these ruminants, which act as seed predators and dispersers. Germination tests revealed better germination success after ingestion.

Conclusions: The fruits of *D. polystemon* are widely available for terrestrial animals, unlike the arillate seeds of *Xylopia*, which are mainly consumed by arboreal species. The seeds of *D. polystemon* are subject to significant predation pressure by ruminants, unlike those of *Xylopia*, which are consumed by birds. The study revealed the importance of sunbirds in the dispersal of *X. aethiopica* seeds. The monitoring of gorilla feces allowed the identification of three species that consume their contents and highlighted the coprophagy of duikers. Finally, germination tests revealed that the gut passage of *D. polystemon* seeds improves their germination via a scarification effect and by limiting the appearance of pathogens. However, no difference in germination time was observed between treatments. Chimpanzees provide an ecological service of seed dispersal to *D. polystemon*.

Keywords: Central Africa, Gabon, seed dispersal, observation, camera-trap, *Diospyros polystemon*, *Xylopia aethiopica*, *Xylopia hypolampra*, bird, duiker, sunbird, coprophagy, secondary dispersal, gut passage effect, scarification effect, disinhibition effect.

Table des matières

| | |
|--|------|
| Remerciements..... | I |
| Résumé..... | II |
| Abstract..... | III |
| Listes des figures..... | VI |
| Liste des tableaux..... | VII |
| Liste des abréviations..... | VIII |
| 1. Introduction..... | 1 |
| 1.1. Rôle des frugivores dans la dynamique des populations végétales..... | 1 |
| 1.2. Relation entre les communautés de disperseurs et le type de fruit..... | 2 |
| 1.3. Dispersion et prédation secondaire..... | 2 |
| 1.4. Impact du passage dans le tractus digestif des disperseurs..... | 3 |
| 1.5. Objectifs et questions de recherche..... | 3 |
| 2. Matériel et méthode..... | 4 |
| 2.1. Zone d'étude..... | 4 |
| 2.1.1. Localisation..... | 4 |
| 2.1.2. Topographie..... | 5 |
| 2.1.3. Climat..... | 5 |
| 2.1.4. Végétation..... | 7 |
| 2.2. Espèces végétales étudiées..... | 9 |
| 2.3. Méthode..... | 11 |
| 2.3.1. Comparaison des communautés de disperseurs (Objectif 1)..... | 11 |
| 2.3.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille (Objectif 2)..... | 13 |
| 2.3.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines (Objectif 3)..... | 13 |
| 2.4. Analyse..... | 15 |
| 2.4.1. Comparaison des communautés de disperseurs (Objectif 1)..... | 15 |
| 2.4.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille (Objectif 2)..... | 17 |
| 2.4.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines (Objectif 3)..... | 17 |
| 3. Résultats..... | 19 |
| 3.1. Comparaison des communautés de disperseurs de <i>D. polystemon</i> , <i>X. aethiopica</i> et <i>X. hypolampra</i> | 19 |
| 3.1.1. Observation directe du houppier des arbres cibles..... | 19 |
| 3.1.2. Observation indirecte par piège photographique..... | 22 |
| 3.1.3. Synthèse des disperseurs et prédateurs des graines de <i>D. polystemon</i> , <i>X. aethiopica</i> et <i>X. hypolampra</i> | 25 |

| | | |
|--------|---|----|
| 3.2. | Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille | 27 |
| 3.3. | Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines de <i>Diospyros polystemon</i> | 29 |
| 4.1. | Composition et comparaison des communautés de disperseurs primaires de <i>Diospyros polystemon</i> , <i>Xylopiæ aethiopica</i> et <i>Xylopiæ hypolampra</i> | 31 |
| 4.1.1. | Synergie entre les espèces arboricoles et terrestres | 32 |
| 4.1.2. | Rôle des céphalophes..... | 33 |
| 4.1.3. | Frugivorie des Nectariniidés | 33 |
| 4.1.4. | Autres espèces..... | 34 |
| 4.1.5. | Limite de l'étude | 34 |
| 4.2. | Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille | 35 |
| 4.2.1. | Coprophagie des céphalophes..... | 35 |
| 4.2.2. | Autres espèces..... | 36 |
| 4.2.3. | Limite de l'étude | 36 |
| 4.3. | Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines..... | 36 |
| 5. | Conclusion et perspectives | 37 |
| 6. | Bibliographie | 38 |
| 7. | Annexes..... | 43 |

Listes des figures

| | |
|--|----|
| Figure 1 - Localisation du PNLOpé et de la zone de recherche – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008)..... | 4 |
| Figure 2 - Topographie et hydrographie du PNLOpé – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008)..... | 5 |
| Figure 3 - Variabilité météorologique saisonnière au PNLOpé, (A) Précipitation journalière (1984-2018), (B et C) Température maximale et minimale en savane (2002-2018) et en forêt (1984-2018), (D et E) humidité absolue en savane et en forêt (2007-2015). Les fines lignes grises indiquent les valeurs moyennes pour chaque jour de l'année. Les fines lignes noires indiquent les moyennes sur sept jours et les lignes noires épaisses indiquent les moyennes mensuelles. Les lignes en pointillé verticales indiquent l'alternance des saisons (Bush et al., 2020b). | 6 |
| Figure 4 - Mosaique de forêt-savane du PNLOpé © G. Baltus. | 7 |
| Figure 5 - Types de végétation dans la zone d'étude – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008). | 8 |
| Figure 6 - Probabilité de rencontrer un fruit mature de n'importe quelle espèce au PNLOpé entre 1987 et 2018 (ligne pointillée et pleine). Les lignes en trait verticales indiquent les intervalles de confiance (Bush et al., 2020a). | 9 |
| Figure 7 - Graines de (A) <i>Diospyros polystemon</i> , (B) <i>Xylopiya aethiopica</i> et (C) <i>Xylopiya hypolampra</i> © G. Baltus. | 10 |
| Figure 8 - Poste pour les observations directes des arbres cibles © G. Baltus..... | 11 |
| Figure 9 - Fiche présentée à la caméra lors de l'installation du dispositif permettant d'assurer la traçabilité des données..... | 12 |
| Figure 10 - Graine (A) digérée et lavée (T1), (B) digérée et entourée de matière fécale (T2), (C) non-digérée et lavée (T3) et (D) non-digérée et entourée de pulpe (T4) © G. Baltus. | 13 |
| Figure 11 - Dispositif du test de germination des graines de <i>D. polystemon</i> | 14 |
| Figure 12 - Comportements et espèces observés dans le houppier de six <i>D. polystemon</i> | 19 |
| Figure 13 - Comportements et espèces observés dans le houppier de deux <i>X. aethiopica</i> | 20 |
| Figure 14 - Comportements et espèces observés dans le houppier de six <i>X. hypolampra</i> | 21 |
| Figure 15 - Comportements et espèces observés au pied de huit <i>D. polystemon</i> | 22 |
| Figure 16 - Comportements et espèces observés au pied d'un <i>X. aethiopica</i> | 23 |
| Figure 17 - Comportements et espèces observés au pied de trois <i>X. hypolampra</i> | 24 |
| Figure 18 - Disperseurs et prédateurs des graines des trois essences étudiées. | 27 |
| Figure 19 - Comportements et espèces observés face à cinq fèces de gorille des plaines de l'Ouest. | 28 |
| Figure 20 – (A) Taux et (B) délai de germinations des graines de <i>Diospyros polystemon</i> . T1 = graines passées dans le tractus digestif et lavées, T2 = graines passées dans le tractus digestif et entourées de matrice fécale, T3 = graines de fruit frais et débarrassées de la pulpe, T4 = graines de fruit frais et entourées de la pulpe. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements..... | 29 |
| Figure 21 – Graine de <i>Diospyros polystemon</i> attaquée par un champignon. | 30 |
| Figure 22 – (Gauche) touraco géant dans le houppier d'un <i>D. polystemon</i> en fruit et (Droite) chevroton aquatique consommant des fruits de tombés au sol..... | 34 |
| Figure 23 – Céphalophes consommant le contenu d'une fèces de gorille des plaines de l'Ouest. | 35 |

Liste des tableaux

- Tableau 1 - Comportements observés lors de l'étude sur la consommation des fruits dans les houppiers des arbres cibles.15
- Tableau 2 - Comportements observés lors de l'étude sur la consommation des fruits tombés au sol.16
- Tableau 3 - Comportements observés lors de l'étude sur la dispersion secondaire des graines dans les fèces de gorilles.17
- Tableau 4 - Espèces consommatrices des graines des arbres cibles. C = Cible de l'observation, Nobs = Nombre total d'observations, Nind = Nombre moyen d'individus par observation, Nobs.cons = Nombre d'observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minute, Freq conso = Fréquence de consommation en pourcent (Nobs.cons/Nobs), *I_{SCE}* = *Index of Seed Consumption*, P.A = Période d'activité, S = Sol, H = Houppier, J = Jour, N = Nuit, D = Disperseur, P = Prédateur, ? = incertain, ET = Écart type.26
- Tableau 5 - Comportements de fouille des fèces de gorille des plaines de l'Ouest et les espèces associées, avec Nobs = Nombre total d'observation, Nobs.F = Nombre de visites avec fouille, Freq.F = Fréquence de fouille en pourcent, D.F = Durée moyenne de fouille en minute, NCF = Nombre de fèces fouillées, Nind = Nombre moyen d'individus par groupe, ET = Écart type.28
- Tableau 6 – Comparaison des germinations de graines de *Diospyros polystemon* après passage dans le tractus digestif de chimpanzé du PNLOpé. Les lettres des « Test de Tukey » indiquent les différences significative entre les traitements, ET = Écart type.30

Liste des abréviations

| | |
|--------------|---|
| <i>AIC</i> | <i>Akaike Information Criterion</i> |
| <i>ANOVA</i> | <i>Analysis of variance</i> |
| <i>GLMM</i> | <i>Generalised Linear Mixed Model</i> |
| <i>IsCE</i> | <i>Index of seed consumption effort</i> |
| <i>IUCN</i> | <i>International Union for Conservation of Nature</i> |
| PNLopé | Parc national de la Lopé |
| <i>SD</i> | <i>Secure Digital</i> |
| SEGC | Station d'Étude de Gorilles et Chimpanzés |

1. Introduction

1.1. Rôle des frugivores dans la dynamique des populations végétales

L'un des plus importants processus écologiques des forêts tropicales relève de l'écologie des communautés. Il s'agit notamment de l'écologie des systèmes mutualistes dont la dispersion des graines par les animaux en est un représentant majeur (Bohning-Gaese et al., 1999). Étudier et comprendre les vecteurs qui régissent la dispersion des graines est nécessaire pour mettre en œuvre des mesures de gestion et de conservation des forêts tropicales (Moupele et al., 2014).

La distribution spatiale des graines autour de l'arbre parent (*seed shadow*) exerce une grande influence sur la dynamique des populations végétales. En effet, la pression de sélection des graines repose sur deux facteurs densité-dépendants : (I) La compétition intraspécifique pour l'espace et les ressources, et (II) les attaques par des parasites et prédateurs. La mortalité des graines est donc plus importante à proximité de l'arbre parent et dans les zones de fortes densités de graines. La dispersion des graines est donc un processus clé des communautés végétales qui tend ainsi à diminuer l'intensité de ces deux facteurs et permet aux graines de coloniser de nouveaux sites ou habitats (Babweteera, 2010 ; Haurez, 2015 ; Janzen, 1970 ; Moupele et al., 2014).

Afin de compenser l'immobilité de leur vie adulte, les végétaux se sont adaptés au cours de leur évolution à différents vecteurs pour la dispersion de leurs graines (Hämäläinen et al., 2017). Ainsi, la plante peut expulser elle-même ses graines, activement (via des processus mécaniques) ou passivement (par gravité), ou recourir à un agent externe abiotique (via le vent ou l'eau) ou biotique (via les animaux) (Haurez, 2015). Différents vecteurs peuvent également s'enchaîner, pouvant ainsi améliorer l'efficacité de la dispersion.

Le type de fruit est fortement lié au mode de dispersion choisi par la plante et, par exemple, la production de fruits charnus est supposée liée à la dispersion par les animaux. Les animaux sont généralement des vecteurs de dispersion efficaces en termes de distance parcourue par la graine depuis l'arbre parent (Thomson et al., 2011). Ainsi, en forêts tropicales, au moins 50% et jusqu'à 95% des arbres produisent des fruits adaptés pour la consommation par les animaux (Howe & Smallwood, 1982 ; Terborgh et al., 2002). Au Gabon, White (1994) estime que les animaux dispersent les trois-quarts des plantes du Parc national de la Lopé.

Afin d'attirer leurs disperseurs, les végétaux ont développé différents types de tissus comestibles qui offrent une « récompense » nutritive aux frugivores (Bollen et al., 2004). Chen et al. (2017) ont démontré que la proportion de fruits charnus augmentait selon un gradient de latitude avec une forte représentation dans les climats tropicaux. Le facteur conditionnant la proportion de plantes à fruits charnus est la disponibilité en eau (Correa et al., 2014).

Outre les baies et les drupes, les animaux interviennent dans la dispersion des graines entourées d'une arille provenant de fruits déhiscents. La différence majeure entre ces deux types de fruit est leur teneur en eau. Ainsi, la production de fruits charnus est dépendante des pluies, contrairement à celle des graines arillées. Ces dernières peuvent ainsi être disponibles tout au long de l'année (Gautier-Hion et al., 1985a ; Gautier-Hion et al., 1985b ; White, 1992).

1.2. Relation entre les communautés de disperseurs et le type de fruit

Contrairement à la relation fleur-pollinisateur, la coévolution fruit-frugivore semble être beaucoup moins évidente et bien plus diffuse entre les groupes de plantes et d'animaux (Kitamura et al., 2004). En effet, la plupart des études menées sur les consommations par les frugivores en Afrique équatoriale indiquent que les frugivores ne sont pas spécialisés dans la consommation d'une seule espèce de fruit (Poulsen et al. 2002 ; Sun & Moermond, 1997a ; Williamson, 1988 ; White, 1992). Toutefois, les frugivores semblent avoir des préférences quant aux caractères morphologiques des fruits qu'ils consomment, tant au niveau de la taille, de la forme que de la couleur (Gautier-Hion et al., 1985a).

De précédentes études (Hamann & Curio, 1999 ; Kitamura et al., 2004) ont démontré l'existence d'une corrélation négative entre la taille des graines et le nombre de frugivores les dispersant. Ceci peut être expliqué par le plus faible nombre d'espèces de grands frugivores et par l'incapacité des petits disperseurs d'ingérer de grandes graines. En Afrique centrale, ce phénomène peut être poussé à l'extrême puisque certaines graines de très grande taille, comme celles de *Detarium macrocarpum* (Harms, 1901), ne peuvent être consommées que par les très grands frugivores comme les éléphants (*Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900)) (Campos-Arceiz & Blake, 2011). Les grands animaux étant plus sensibles aux perturbations humaines, les arbres produisant de grosses graines sont aussi plus vulnérables face aux perturbations (Dirzo et al., 2014 ; Kitamura et al., 2004).

1.3. Dispersion et prédation secondaire

Une étude sur la dispersion des graines ne doit pas se limiter à la communauté de frugivores emportant les graines depuis l'arbre parent. En effet, le destin de la graine après la première dispersion dépend encore de différents facteurs dont les phénomènes de dispersion et prédation secondaire font partie.

La dispersion secondaire est définie comme étant tout mouvement significatif de la graine suivant sa première dispersion depuis l'arbre parent (Forget & Wenny, 2005 ; Vander Wall et al., 2005). Elle conduit à une re-conformation du *seed shadow* et apparaît ainsi comme un élément essentiel dans le processus de recrutement des végétaux (Forget & Wenny, 2005). Ce n'est qu'à partir des années 80 que ce phénomène a été reconnu comme étant un processus important dans la démographie des plantes, bien qu'en 1970, son rôle dans l'étalement du *seed shadow* apparaissait déjà dans la littérature (Janzen, 1970 ; Vander Wall et al., 2005).

Une dispersion réalisée en plus d'une étape avec l'intervention de différents agents de dispersion est appelée diplochorie. La première étape permet généralement à la graine d'échapper à la mortalité densité-dépendante près de l'arbre parent. Les étapes suivantes permettent quant à elles d'emmener la graine dans des microsites où la probabilité de recrutement peut y être plus élevée (Vander Wall & Longland, 2004). Contrairement à la dispersion primaire qui a reçu beaucoup d'attention ces trente dernières années, ces processus secondaires restent encore globalement peu étudiés.

1.4. Impact du passage dans le tractus digestif des disperseurs

En plus d'augmenter la distance de dispersion, les frugivores peuvent jouer un rôle déterminant sur la capacité de germination des graines qu'ils consomment (Traverset et al., 2008). Il y a en effet plusieurs mécanismes via lesquels les disperseurs peuvent affecter la germination des graines et ceci constitue un des principaux avantages de l'ingestion des graines par les animaux (Traverset, 1998). Tout d'abord, en digérant le fruit, le frugivore débarrasse la graine de la pulpe qui l'entoure ; cette pulpe peut contenir des agents inhibiteurs qui diminueraient voire empêcheraient le développement de la plantule. Ensuite, la digestion peut altérer chimiquement ou mécaniquement l'enveloppe protectrice de la graine ; ce processus nommé scarification est nécessaire à la germination de certaines espèces. De plus, certaines graines digérées sont moins sensibles aux attaques de pathogènes et de prédateurs. La matière fécale les entourant peut dans certains cas favoriser la germination, la croissance de la future plantule et la dispersion secondaire (voir paragraphe 1.3). Mais dans d'autres cas, cette matière fécale peut favoriser les attaques par les pathogènes et le rassemblement des graines dans les déjections peut également favoriser les facteurs densité-dépendants comme la prédation ou la compétition pour les ressources (Haurez, 2015 ; Traverset et al., 2008 ; Vander Wall & Longland, 2004).

1.5. Objectifs et questions de recherche

Cette étude a pour objectif principal de présenter et comparer les communautés de disperseurs primaires de trois espèces d'arbre encore peu étudiées à ce jour. L'une d'entre elles produit des fruits à pulpe juteuse (*Diospyros polystemon* (Gürke, 1909) et les deux autres des fruits déhiscents à graines entourées d'un arille (*Xylopia aethiopica* ((Dunal) A. Rich, 1845) et *Xylopia hypolampra* (Mildbr., 1913). À ce jour, la description des communautés d'espèces et le rôle joué par ces frugivores dans la dispersion ou la prédation de ces arbres restent encore à éclaircir.

De précédents travaux ayant révélés le rôle des gorilles (*Gorilla gorilla gorilla* (Savage, 1847)) dans la dispersion des graines de diverses essences du parc national de la Lopé (PNLopé) dont celles de *D. polystemon* (Forget, 1993 ; Voysey, 1995 ; Williamson, 1988), cette étude saisit, au travers de son second objectif, cette opportunité de lever un coin du voile sur les acteurs et processus de dispersion et prédation secondaire des graines présentes dans les fèces de gorilles. Cet aspect très original n'a, à priori, jamais été étudié.

Enfin, cette étude a pour troisième objectif d'évaluer l'impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés (*Pan troglodytes* (Blumenbach, 1776)) sur la germination des graines de *D. polystemon*.

Afin d'atteindre ces objectifs, les questions suivantes ont été posées :

- I) Quelles sont les espèces animales qui interviennent dans la dispersion primaire des graines de *Diospyros polystemon*, *Xylopia aethiopica* et *Xylopia hypolampra* ? Y a-t-il une différence entre les communautés se nourrissant de fruits charnus et de graines arillées ? Y a-t-il une synergie entre les espèces arboricoles et celles se nourrissant des fruits tombés au sol ?
- II) Quelles sont les espèces animales susceptibles d'intervenir dans la dispersion secondaire des graines faisant suite à la dispersion primaire par les gorilles ?
- III) La germination des graines de *Diospyros polystemon* est-elle impactée par leur passage dans le tractus digestif des chimpanzés ?

2. Matériel et méthode

2.1. Zone d'étude

2.1.1. Localisation

Cette étude a été menée au sein du PN Lopé, au centre du Gabon. Le PN Lopé s'étend sur 494 771 ha ce qui fait de lui la deuxième plus grande aire protégée du pays. Il est situé dans les provinces du Moyen-Ogooué, de l'Ogooué-Ivindo, de l'Ogooué-Lolo et de la Ngounié (0°3'S, 1°10'S – 11°17'E, 11°50'E). Il est délimité au Nord par le fleuve Ogooué et s'étend, au Sud, sur environ 120 km dans le massif du Chaillu en étant bordé à l'Est par l'Offoué et à l'Ouest par la Mingoumé (Vandeweghe, 2011 ; White & Abernethy, 1996).

Les données ont été collectées dans les forêts alentours de la Station d'Étude de Gorilles et Chimpanzés (SEGC). Cette station de recherche est située au Nord du PN Lopé à 10,5 km du fleuve Ogooué. La zone de recherche couvre environ 40 km² (Figure 1).



Figure 1 - Localisation du PN Lopé et de la zone de recherche – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008).

2.1.2. Topographie

L'entièreté du PN Lopé se situe dans le bassin de l'Ogooué. Son altitude varie entre 120 m et un peu plus de 900 m. La partie Nord du PN Lopé, là où l'étude a été réalisée, est bien moins accidentée que le reste du parc. La station se situe à une altitude de 280 m (Figure 2).

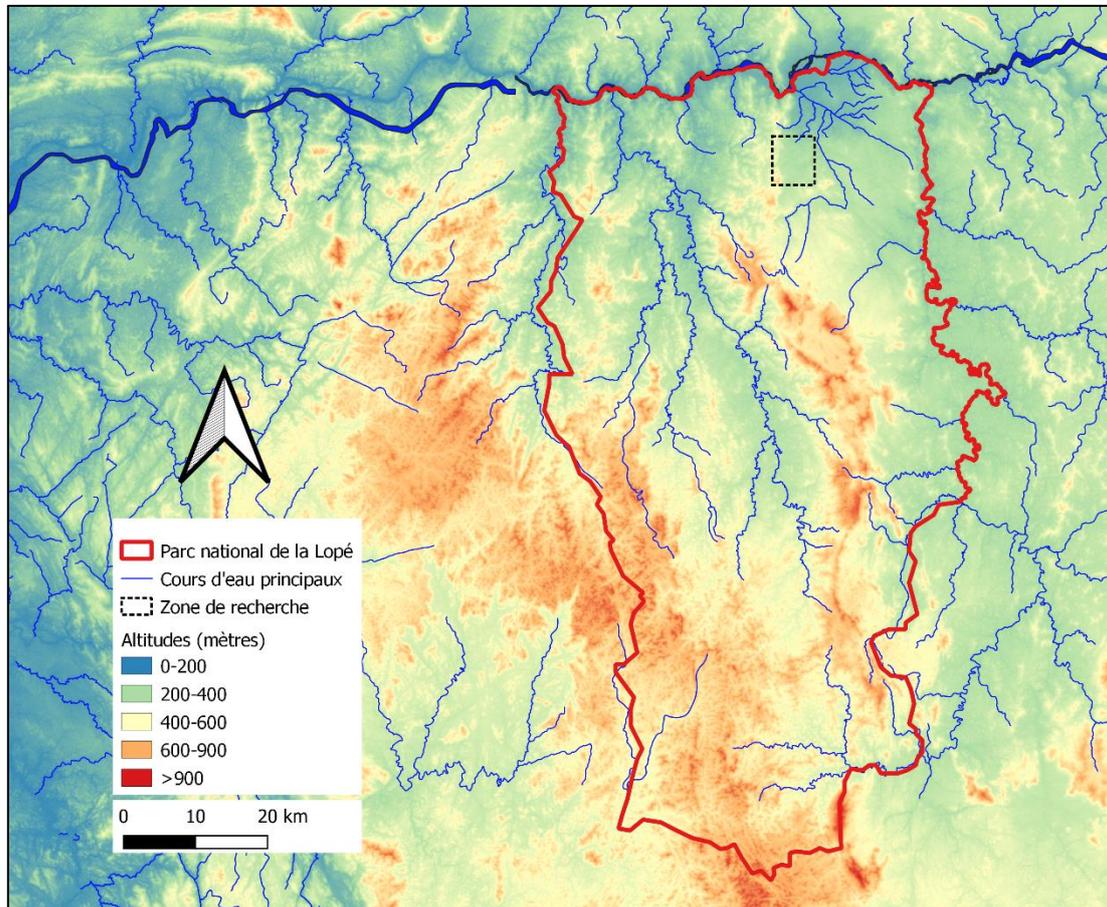


Figure 2 - Topographie et hydrographie du PN Lopé – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008).

2.1.3. Climat

Le centre du Gabon est caractérisé par un climat équatorial de transition, rythmé par une alternance de grandes et petites saisons sèches qui s'étendent respectivement de juillet à septembre et de janvier à février. La Lopé est une des régions les plus sèches du pays. Les précipitations moyennes y étaient de 1 465 mm entre 1984 et 2018 (pour comparaison, la capitale Libreville reçoit environ le double). Ces faibles précipitations sont la conséquence d'un effet Foehn qui refroidit l'air lorsque celui-ci passe au-dessus des Monts du Chaillu, privant ainsi la Lopé des précipitations qui tombent sur les versants Ouest des reliefs (Bush et al. 2020b ; White et Abernethy, 1996).

L'humidité relative moyenne de la région ne tombe jamais sous les 70%, même lors de la grande saison sèche. Ceci est dû aux courants marins froids qui créent une couverture nuageuse constante, réduisant ainsi les températures et l'évapotranspiration des forêts (White, 1992).

En forêt, les températures moyennes maximum et minimum étaient respectivement de 28,1°C et 21,9°C entre 1984 et 2018. En savane, les minima et maxima étaient de 22,0°C et 31,6°C entre 2002 et

2018 (Bush et al., 2020b). À cause du phénomène marin décrit précédemment, les températures les plus basses sont observées durant la grande saison sèche (Figure 3).

Ces précédentes caractéristiques font du site de la Lopé un écosystème fragile. Or, de récentes études (Bush et al., 2020b) ont révélé une variation significative de la météorologie avec une augmentation moyenne des températures de $0,23^{\circ}\text{C}$ par décennie tandis que les précipitations ont diminué en moyenne de 75 mm tous les 10 ans (Bush et al., 2020b). Ces tendances, probablement causées par les changements climatiques, tendent à augmenter le stress physiologique que subissent les forêts de la Lopé, principalement en grande saison sèche.

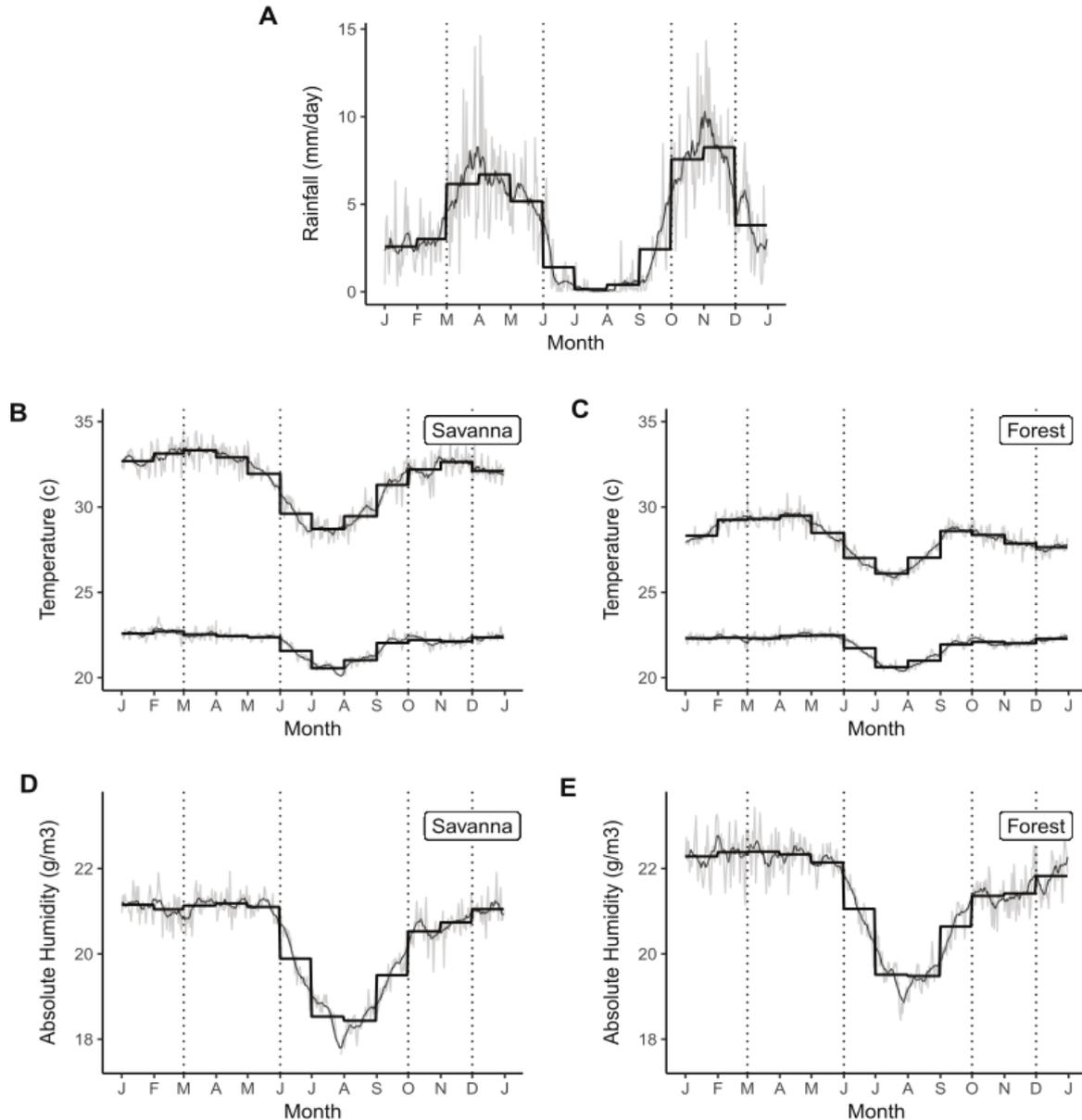


Figure 3 - Variabilité météorologique saisonnière au PNLOpé, (A) Précipitation journalière (1984-2018), (B et C) Température maximale et minimale en savane (2002-2018) et en forêt (1984-2018), (D et E) humidité absolue en savane et en forêt (2007-2015). Les fines lignes grises indiquent les valeurs moyennes pour chaque jour de l'année. Les fines lignes noires indiquent les moyennes sur sept jours et les lignes noires épaisses indiquent les moyennes mensuelles. Les lignes en pointillé verticales indiquent l'alternance des saisons (Bush et al., 2020b).

2.1.4. Végétation

La plus grande partie du PN Lopé est couvert par une forêt tropicale sempervirente mature. Cependant, au Nord du parc se trouve une mosaïque de forêt-savane. Cette mosaïque couvre une surface d'environ 300 km² et tirerait son origine du Pléistocène aride et du maintien de la savane par les brûlis réguliers pratiqués par des chasseurs. Dans cet environnement particulier, la forêt tentaculaire et les bosquets s'imbriquent dans la savane en offrant une alternance d'habitats singulièrement différents et en constante évolution (Figure 4). La savane est en effet brûlée chaque année afin d'empêcher sa colonisation par la forêt et de relancer ces processus de colonisation en lisière. « *C'est d'ailleurs en partie pour cette dynamique très vivante que le parc national de la Lopé a été inscrit sur la liste du Patrimoine mondial* » (Vande weghe, 2011).



Figure 4 - Mosaïque de forêt-savane du PN Lopé © G. Baltus.

Le Nord du PN Lopé abrite ainsi des forêts à tous les stades de colonisation, synonyme d'une grande diversité. White (1992) y a décrit 20 catégories de végétation différentes.

Cette étude s'est principalement déroulée dans les forêts-galeries, les bosquets, les forêts à Marantacées et les forêts matures (Figure 5).

Les forêts-galeries, contrairement aux forêts denses continues du Sud du PN Lopé, subsistent grâce à un apport en eau continu venant du sol, et ne dépendent pas des pluies. Ce sont donc des milieux bien particuliers et qui ne sont nullement des extensions de la grande forêt en savane (Vande weghe, 2011). Ces forêts serpentent dans la savane le long des cours d'eau et les arbres n'y atteignent généralement pas de grande taille. La lisière est souvent dense, peuplée d'arbustes et de lianes enchevêtrés. Les galeries sont des lieux de fortes activités pour les animaux, notamment pour les mandrills (*Mandrillus sphinx* (Linnaeus, 1758)) qui s'y déplacent en groupes pouvant dépasser 700 individus, ces derniers balayant les bras de forêt à la recherche de fruits, de feuilles et de racines (White & Abernethy, 1996).

Les bosquets sont de petits îlots de forêt éparpillés en savane. Leur présence peut être expliquée par l'activité humaine, puisqu'à côté de chacun d'entre eux, il subsiste des vestiges de villages datant de l'Âge de fer. Les Hommes pouvaient ainsi avoir de petites plantations ou bois sacrés qui ont préservé ces petits morceaux de forêts (White & Abernethy, 1996).

Les forêts à Marantacées sont des formations végétales dominantes au Nord du parc. Ce sont des forêts colonisatrices, à mi-chemin entre la forêt pionnière et la forêt mature (Vande weghe, 2011). La végétation au sol y est très dense, principalement composée de Marantacées et de Zingibéracées. Cette strate herbacée est généralement haute de 2 m et empêche le développement des petits arbres. Il réside donc dans ce type de forêt une ambiance particulière avec une vue bien dégagée sur les houppiers des grands arbres mais une visibilité presque nulle au niveau du sol (White & Abernethy, 1996). Ce sont des forêts particulièrement importantes pour la faune, notamment pour les grands singes et les éléphants. Ces derniers profitent de l'abondante nourriture qu'offrent les Marantacées et les Zingibéracées tout au long de l'année. Ces forêts accueillent plusieurs espèces végétales endémiques du moyen Ogooué comme la Légumineuse *Dialium lopense* (Breteler, 1994), la Malvacée *Cola lizae* (N. Hallé, 1987) ou la Zingibéracée *Afromomum sericeum* (Dhetchuvi & D.J.Harris, 2011) (Vande weghe, 2011).

Les forêts matures étaient autrefois des forêts à Marantacées et incarnent l'ultime étape du processus de colonisation. À la Lopé, ces forêts existent depuis plusieurs milliers d'années et présentent une stratification complexe. La végétation du sous-bois y est clairsemée et la canopée quasi continue. Les arbres dominants y atteignent des tailles et des âges importants : certains individus d'environ 1 000 ans dépassent les 65 m de hauteur (White & Abernethy, 1996). Ces forêts sont caractérisées par une forte représentation des Detarioïdées et des Olacacées.

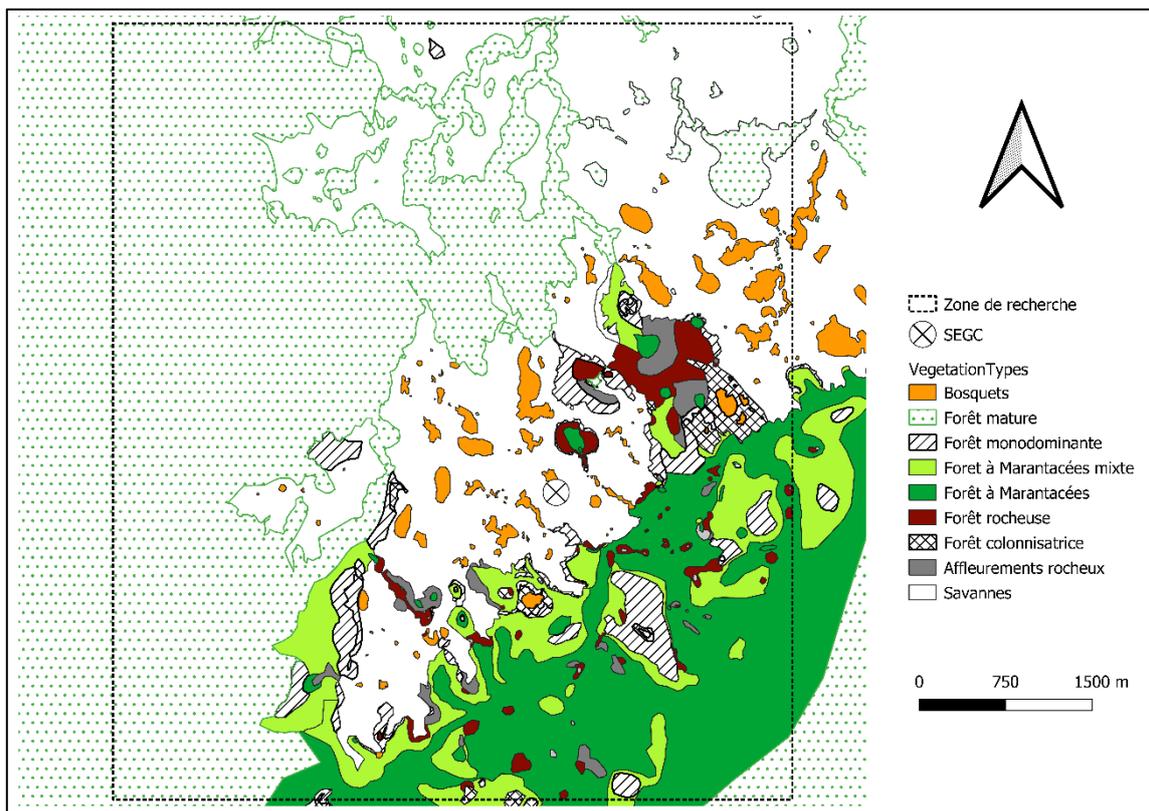


Figure 5 - Types de végétation dans la zone d'étude – Auteur : Guillaume Baltus – Source des données : SEGC MAP Database (Daverson, 2008).

La production de fruit coïncide avec la disponibilité en eau et donc avec les saisons des pluies. Ainsi, les mois de janvier et février sont les plus productifs tandis que les fruits sont plus rares entre les mois de mai et juillet (White, 1994). Cependant, une récente étude a démontré que la probabilité de rencontre de fruits matures dans la zone d'étude avait diminué et que la différence de production entre les saisons est de moins en moins marquée (Figure 6).

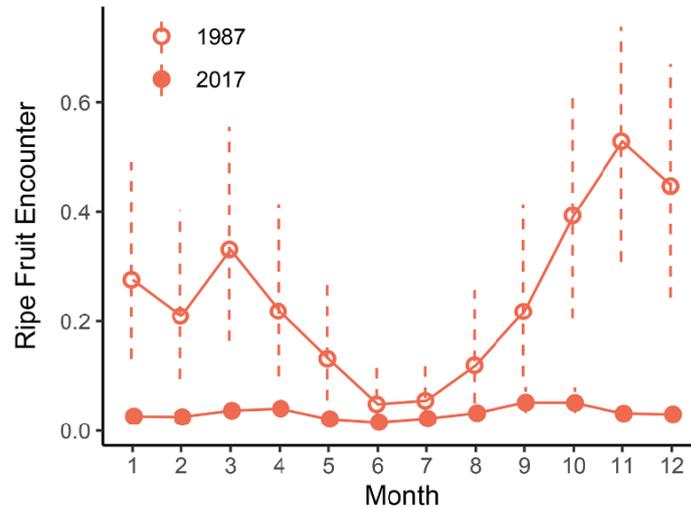


Figure 6 - Probabilité de rencontrer un fruit mature de n'importe quelle espèce au PN Lopé entre 1987 et 2018 (ligne pointillée et pleine). Les lignes en trait verticales indiquent les intervalles de confiance (Bush et al., 2020a).

2.1.5. Faune

La diversité d'habitats décrite dans les paragraphes précédents va de pair avec l'extraordinaire diversité d'animaux qui s'y sont établis. La richesse de l'avifaune y est exceptionnelle avec pas moins de 412 espèces recensées. Parmi elles figurent des espèces emblématiques du tourisme ornithologique en Afrique centrale comme le picatharte du Cameroun (*Picathartes oreas* (Reichenow, 1899)) (Vandeweghe, 2011).

Le parc abrite également l'une des plus importantes concentrations d'Afrique d'éléphants de forêt. Les populations de primates sont également très bien représentées avec 15 espèces recensées. Parmi celles-ci figurent des populations importantes de gorilles des plaines de l'Ouest, de chimpanzés, de mandrills et de colobes noirs (*Colobus satanas* (Waterhouse, 1838)). Les listes des petits mammifères, reptiles, amphibiens et insectes demeurent probablement très incomplètes, un vaste petit monde restant encore à découvrir et à préserver (Vandeweghe, 2011).

2.2. Espèces végétales étudiées

Cette étude comparative a été menée sur une espèce ligneuse dioïque à fruits charnus, *Diospyros polystemon* Gürke ainsi que sur *Xylopiya aethiopica* (Dunal) A. Rich et *Xylopiya hypolampra* Mildbr., deux essences hermaphrodites à graines arillées (Meunier et al., 2015 ; Tutin et al., 1996).

Le *Diospyros polystemon* (Ebenaceae) est un arbre relativement grand, pouvant excéder 70 cm de diamètre et 40 m de hauteur. Son écorce est fissurée verticalement et est de couleur noir-gris. Sa tranche fibreuse est dotée d'un cerne noir. Ses fleurs sont de couleur crème et les fruits, d'environ 3 à 4 cm de diamètre, deviennent rougeâtre à maturité. Les fruits mûrissent début avril lors de la petite saison des pluies et seraient consommés par tous les primates frugivores. Ils contiennent généralement entre 6 et 10 graines brunes brillantes pouvant atteindre 1,5 cm de longueur et qui, lorsqu'immatures, sont prédatées par les gorilles et les chimpanzés lors des mauvaises années de fructification (Figure 7A) (White and Abernethy, 1996 ; Meunier et al., 2015). Le bois de *D. polystemon* n'a pas de valeur commerciale.

L'okala (*Xylopiya aethiopica*, Annonaceae) est un arbre pouvant mesurer de 15 à 30 m de haut et 75 cm de diamètre. Son tronc est droit et présente des contreforts à sa base. Il est couvert d'une écorce grise et orange, parcourue par des fissures verticales et sinueuses. La tranche est fibreuse et très aromatique. Les fleurs sont de couleur blanc crème avec de longs et fins pétales. La floraison a lieu durant toute l'année sauf lors de la grande saison sèche. Ses fruits sont composés et groupés par 20 ou plus et mûrissent durant toute l'année, même en saison sèche (White and Abernethy, 1996). Ils sont verts à l'extérieur et, à maturité, s'ouvrent sur leur longueur en laissant apparaître un intérieur rouge vif accueillant de petites graines noires, oblongues, d'environ 5 mm de long et dont le sommet est entouré d'un arille orange (Figure 7B). L'écorce de l'okala était traditionnellement utilisée pour la construction de portes et de cloisons de cases. L'okala est un bon bois de feu. Les feuilles sont utilisées pour leurs vertus médicinales et les graines peuvent être consommées comme condiment (Meunier et al., 2015)

Le ndong ele (*Xylopiya hypolampra*, Annonaceae) est un arbre assez grand et dont le diamètre peut occasionnellement atteindre 1 m. Son tronc présente des contreforts et une écorce gris-brun. Sa tranche est jaune-orangée avec un cerne noir et une faible odeur poivrée-résineuse. Les fruits passent du vert au brun en mûrissant et s'ouvrent en deux valves, laissant apparaître une surface intérieure rose-rouge abritant des graines globuleuses atteignant 8 mm de diamètre et entourées d'un arille gris clair (Figure 7C). La fructification des différents individus est désynchronisée. De ce fait, des fruits matures sont disponible toute l'année (White & Abernethy, 1996 ; Wilks & Issembe, 2000). Cette espèce est peu utilisée par les populations humaines.



Figure 7 - Graines de (A) *Diospyros polystemon*, (B) *Xylopiya aethiopica* et (C) *Xylopiya hypolampra* © G. Baltus.

2.3. Méthode

2.3.1. Comparaison des communautés de disperseurs (Objectif 1)

2.3.1.1. Activité préliminaire : Recherche des arbres cibles

Entre le 25 février et le 8 mars 2022, soit en début de saison des pluies, six journées ont été consacrées à la recherche d'arbres en fruits le long des sentiers phénologiques mis en place autour de la SEGC. Après cette session, d'autres arbres ont été identifiés de manière opportuniste lors des autres activités. Seuls les arbres distants de plus 300 m étaient considérés comme des individus indépendants. Chaque individu était localisé au GPS et désigné par un code identifiant.

2.3.1.2. Activité 1 : Observation directe du houppier des arbres cibles

Six *D. polystemon*, deux *X. aethiopica* et six *X. hypolampra* ont été observés directement durant 57 h, 34 h et 45 h, respectivement, entre mars et mai 2022. Les sessions d'observations se sont déroulées en toutes conditions météorologiques, sauf par temps de pluie et dépendaient de la disponibilité des assistants de terrain et d'un véhicule. Les observations se tenaient entre 06H30 et 10H00 le matin et entre 14h00 et 18H00 l'après-midi (adapté de Kitamura et al., 2004 ; Babweteera & Brown, 2010). L'observateur était positionné au sol, assis sur une chaise pliable et à une place offrant le meilleur compromis entre une vue dégagée sur le houppier et une distance de l'arbre suffisamment importante pour ne pas effrayer les animaux. L'observateur profitait un maximum de la végétation basse pour s'y camoufler et était équipé d'une paire de jumelle (*Kite Petrel 8x42*) et d'une longue vue (*Kite KSP 80 HD*, zoom 25x-50x) (Figure 8). Pour assurer une identification précise des espèces, les observations ont été autant que possible filmées à l'aide d'un smartphone (*Samsung Galaxy A52s*) couplé à la longue vue. Toutes les données ont été rapportées sur une fiche d'encodage (Annexe C).



Figure 8 - Poste pour les observations directes des arbres cibles © G. Baltus.

2.3.1.3. Activité 2 : Observation indirecte par piège photographique

Afin d'assurer une traçabilité optimale des données récoltées, chaque caméra était identifiée par un numéro propre. Dans le même esprit, les cartes *Secure Digital (SD)* de 32 Gb insérées dans les caméras étaient également numérotées.

Un piège photographique a été installé sous les arbres cibles présentant des fruits tombés au sol. Les pièges photographiques, en plus de viser les animaux d'une autre niche écologique, présentent l'avantage de ne pas subir les limites des observations directes et rendent accessible les observations des animaux nocturnes ou craintifs (Babweteera & Brown, 2010). En fonction de la disponibilité en fruits frais sous l'arbre, certains arbres directement observés n'ont pas été suivi avec un piège photographique, et inversement s'il n'y avait plus de fruits dans le houppier.

Un piège photographique (*ScoutGuard, SG2060-X, Boly Media Communication*) a été placé sous huit *D. polystemon*, un *X. aethiopica* et trois *X. hypolampra*. La caméra était placée sous un arbre entre 30 et 50 cm de hauteur et un tas de fruits était formé en face de celle-ci à l'aide de gants stériles ou de feuilles de marantacées afin de minimiser le risque de contamination (d'Aspremont Lynden, 2020). La végétation basse se trouvant dans le champ de vision de la caméra et dans un rayon de 3 m autour du tas de fruit était dégagée. La caméra était dirigée de manière à maximiser les chances de capturer les autres fruits qui tomberaient lors de la période d'activité et était programmée pour enregistrer une vidéo de 30 s en résolution maximale (1920x1080) à chaque détection de mouvement. Des tests de fonctionnement et de cadrage de la caméra étaient ensuite effectués. Une fiche comportant la localisation, la date, l'heure d'installation et le code du sujet filmé était finalement présentée à la caméra, afin d'assurer la traçabilité des données (Figure 9). Après application d'une couche de graisse de silicone sur les joints du boîtier, l'appareil était activé et prêt à filmer. Le dispositif était contrôlé hebdomadairement, pour reconstituer le tas avec des fruits plus frais et retirer les fruits pourris. La caméra était retirée lorsqu'il n'y avait plus de fruits frais disponibles (adapté de Fonteyn, 2017 ; Kitamura et al., 2004 ; Tossens, 2021 ; Tosso et al., 2018).

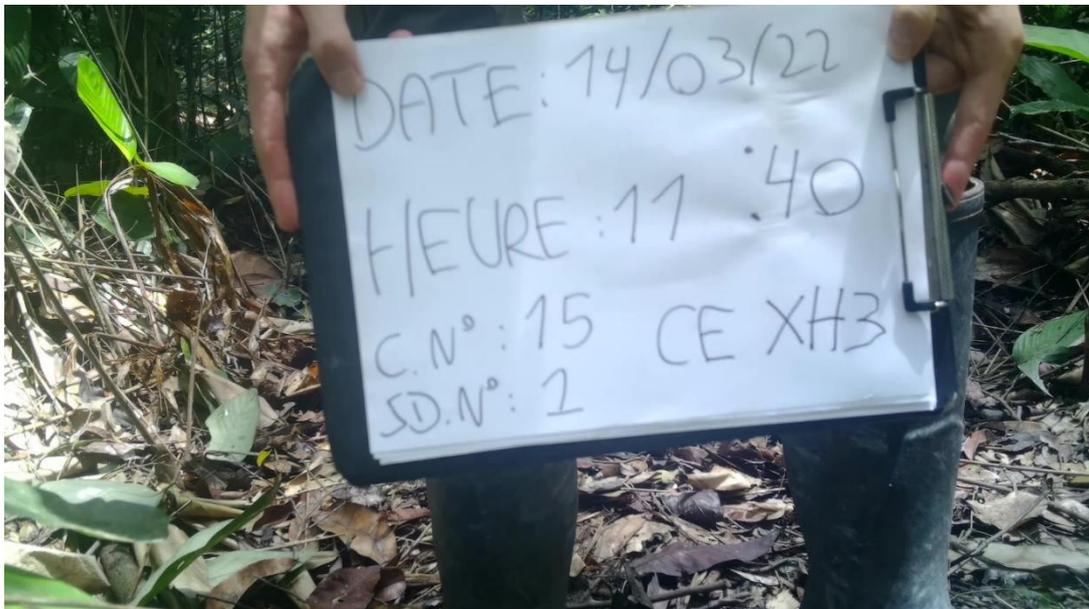


Figure 9 - Fiche présentée à la caméra lors de l'installation du dispositif permettant d'assurer la traçabilité des données.

2.3.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille (Objectif 2)

Afin d'identifier les espèces vertébrées portant de l'intérêt pour les fèces de gorille, cinq fèces fraîches (<48 h) ont été suivies avec une caméra (*ScoutGuard, SG2060-X, Boly Media Communication*) placée à environ 2m de la crotte. Les fèces étaient désignées par un code identifiant et ont été trouvées lors de six journées consacrées à cette activité ou de manière opportuniste lors des autres sorties en forêt. Seules les crottes distantes de plus de 300 m ont été suivies, afin de minimiser le risque d'autocorrélation spatiale. La méthode de programmation et d'installation est identique à celle décrite au point 2.3.1.3 à cela près que le sujet filmé était des fèces et non pas un tas de fruit. Le dispositif était retiré après deux semaines d'activité.

2.3.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines (Objectif 3)

Les journées des 12, 13 et 14 mai 2022, en fin de saison des pluies, ont été consacrées au suivi d'un groupe de chimpanzés dans les forêts jouxtant la SEGC et huit crottes contenant au total 170 graines de *D. polystemon* ont été récoltées. La disponibilité en fruits frais a permis de récolter le même nombre de graines non digérées et de mettre en place un test de germination comparant quatre traitements : (T1) graines passées dans le tractus digestif et lavées ; (T2) graines passées dans le tractus digestif et entourées de matrice fécale ; (T3) graines de fruit frais et débarrassées de la pulpe et (T4) graines de fruit frais et entourées de la pulpe (Figure 10) (Haurez, 2015). Pour ce faire, la moitié des graines de chaque crotte et la moitié des graines non digérées ont été lavées. L'autre moitié ne l'était pas afin de préserver la matrice fécale ou la pulpe entourant les graines. Les graines récupérées dans les fruits frais provenaient d'un même individu. Au total, chaque traitement était représenté par 85 graines.

Les graines provenant d'une même crotte, conditionnées par T1 et T2 formaient un « lot de graines ». Ce lot était complété par des graines conditionnées par T3 et T4. Ainsi, huit lots, correspondant aux huit crottes, ont été créés. Le nombre de graines de chaque traitement au sein d'un même lot était identique.

Afin de limiter les effets génétiques ou physiologiques, Les graines provenant d'une même source et conditionnées par le même traitement ont été plantées au même moment dans un sac de pépinière en plastique différent et de dimension 38x38cm². Les trois premiers quarts ont été remplis avec du sable de savane et le dernier quart, à la surface, avec du sol forestier. Le dispositif était arrosé matin et soir (Figure 11). Le suivi a été mené durant 3 mois.

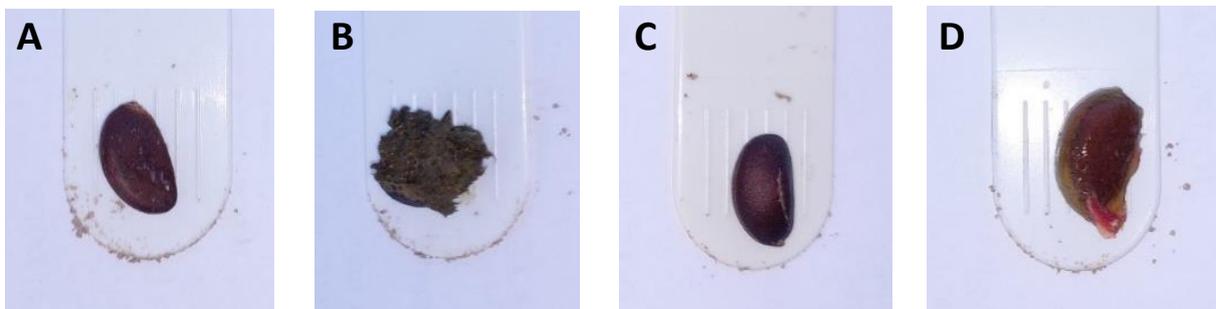


Figure 10 - Graine (A) digérée et lavée (T1), (B) digérée et entourée de matière fécale (T2), (C) non-digérée et lavée (T3) et (D) non-digérée et entourée de pulpe (T4) © G. Baltus.



Figure 11 - Dispositif du test de germination des graines de *D. polystemon* selon leur passage dans le tractus digestif des chimpanzés.

2.4. Analyse

2.4.1. Comparaison des communautés de disperseurs (Objectif 1)

2.4.1.1. Activité 1 : Observation directe du houppier des arbres cibles

Pour chaque observation de frugivores présents dans le houppier, les données suivantes ont été enregistrées : l'espèce, le comportement vis-à-vis du fruit, le nombre d'individus, la date, l'heure d'arrivée du premier individu et l'heure de départ du houppier du dernier individu (Kays et al., 2011 ; Kitamura et al., 2004 ; Tosso et al., 2018 ; Whitney & Smith, 1998).

Un évènement indépendant a été défini comme chaque observation d'un groupe d'individus appartenant à la même espèce, depuis l'arrivée dans le houppier du premier individu jusqu'au départ du dernier.

Quatre classes de comportement ont été définies (Tableau 1). Le comportement « ingestion des graines » concerne les visites durant lesquelles le disperseur ingère les graines, en impactant ou non leur viabilité. La « consommation neutre » concerne les observations où l'animal mange uniquement la partie charnue ou l'arille du fruit, en laissant tomber les graines au sol. Enfin, « aucune interaction » réfère à un passage de l'animal dans le houppier mais sans interaction avec les fruits. Les espèces observées ont été identifiées au niveau taxonomique le plus précis possible suivant Sinclair et al. (2010), Kingdon (1997), Chappuis (2000) et selon la nomenclature décrite par la liste rouge de l'*IUCN* (IUCN, 2022). La durée des visites a été calculée selon la différence entre le temps d'arrivée et de départ de l'animal de l'arbre.

Tableau 1 - Comportements observés lors de l'étude sur la consommation des fruits dans les houppiers des arbres cibles.

| Comportement | Définition |
|-----------------------|--|
| Ingestion des graines | Ingère les graines en impactant ou non leur viabilité |
| Consommation neutre | Mange la pulpe ou l'arille d'un fruit sans avaler les graines, les laissant tomber intactes sous l'arbre |
| Aucune interaction | Passage dans le houppier sans intérêt pour le fruit |

2.4.1.2. Activité 2 : Observation indirecte par piège photographique

Pour chaque observation de vertébrés, les données suivantes ont été enregistrées à l'aide du logiciel *Timelapse* (Greenberg, 2022) : l'espèce, le comportement face au tas de fruits, le nombre d'individus, la date et la durée de la visite.

Un évènement indépendant a été défini comme (I) des enregistrements consécutifs d'individus de différentes espèces, (II) des enregistrements consécutifs de la même espèce capturés à plus de 30 minutes d'intervalle (Tosso et al., 2018). Les vidéos vides ont été retirées du jeu de données et l'effort d'échantillonnage a été défini comme étant le nombre de jours de travail (24h) multiplié par le nombre de pièges photographiques actifs. Les espèces observées ont été identifiées au niveau taxonomique le plus précis possible selon les ouvrages présentés au point 2.4.1.1. Le céphalophe de Peters (*Cephalophus callypigus* (Peters, 1876)) et le céphalophe à pattes blanches (*Cephalophus ogilbyi crusalbum* (Grubb, 1978)) forment un groupe paraphylétique et la distinction entre ces deux espèces sœur peut s'avérer délicate (Houngbégnon et al., 2019). Elles ont ainsi été rassemblées sous la dénomination *C. callypigus*.

Les comportements vis-à-vis du tas de fruits ont été classés en cinq catégories (Tableau 2). Le comportement « aucune interaction » réfère aux vidéos où l'animal n'est pas influencé par le tas de fruits et est simplement de passage. La catégorie « interaction sans consommation » se rapporte aux événements durant lesquels l'animal marque un intérêt pour le tas de fruits, par exemple lorsqu'un prédateur fouille le tas à la recherche d'insectes. La « consommation neutre » réfère aux animaux qui n'ingèrent que la partie charnue du fruit, sans avaler les graines. Enfin, les deux dernières classes se rapportent aux visites lors desquelles l'animal ingère les graines, avec ou sans mastication. Lorsque plusieurs comportements de catégories différentes apparaissaient lors d'un même événement indépendant, l'évènement était alors caractérisé par le comportement du plus grand intérêt pour la dispersion.

Tableau 2 - Comportements observés lors de l'étude sur la consommation des fruits tombés au sol.

| Intérêt | Comportement | Définition |
|---------|-------------------------------|---|
| 1 | Aucune interaction | Passage sans intérêt pour les fruits |
| 2 | Interaction sans consommation | Renifle ou fouille le tas de fruits |
| 3 | Consommation neutre | Ingère uniquement la pulpe d'un fruit |
| 4 | Consommation hors du tas | Ingère les graines d'un fruit hors du tas |
| 5 | Consommation dans le tas | Ingère les graines d'un fruit du tas |

2.4.1.3. Efficacité des disperseurs

L'efficacité d'un disperseur est définie par la durée et la fréquence des visites (Schupp, 1993). La durée des visites a été obtenue par la différence entre l'heure d'arrivée et de départ des groupes d'animaux directement observés ou par le temps entre le début de la première vidéo et la fin de la dernière d'un même événement. La fréquence a quant à elle été déterminée en calculant le rapport du nombre d'observations avec consommation sur le nombre total de visites de l'espèce.

L'efficacité de chaque disperseur a été quantifiée par un indice de consommation (Tosso et al., 2018). L'*index of seed consumption effort* (I_{SCE}) a été calculé comme suit :

$$I_{SCE} = \left(\frac{Niobs.cons \times D}{\sum_{i=1}^n Niobs.cons \times D} \right) \times 100$$

Avec Niobs.cons = nombre d'individus d'une espèce consommant les graines, D = durée moyenne des visites avec consommation de fruits et n = nombre total d'espèces identifiées et impliquées dans la consommation des fruits. Cet indice est exprimé en pourcentage et varie de 0, pour une espèce ne consommant pas les fruits à 100, pour une espèce étant l'unique consommatrice. Ainsi, L' I_{SCE} d'une espèce augmentera au plus le nombre de visites avec consommation est élevé et au plus la durée moyenne des visites est élevée.

Le rôle des différentes espèces animales dans la prédation ou dispersion des graines des trois espèces ligneuses a été déterminé en utilisant les données issues (I) des observation directes (II) des vidéos et (III) de la littérature. Les animaux ont été classés en trois catégories : (I) neutre : l'animal ne présente pas d'intérêt pour les fruits ou n'ingère pas les graines, (II) disperseur : l'animal emporte la graine et la consommation du fruit ne l'endommage pas, (III) prédateurs : les graines sont détruites lors de la consommation (Gautier-Hion et al., 1985a ; Tosso et al., 2018)

2.4.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille (Objectif 2)

Les critères d'indépendance sont identiques à ceux définis au point 2.4.1.2 et l'analyse des vidéos a également été réalisée avec le logiciel *Timelapse* (Greenberg, 2022). Ainsi, pour chaque vertébré observé, l'espèce, le comportement face à la crotte, le nombre d'individus, la date et la durée de la visite ont été enregistrés.

Les durées de visites ont été calculées selon la différence de temps entre le début de la première et la fin de la dernière vidéo d'un même évènement. Les espèces ont été identifiées au niveau taxonomique le plus précis possible.

Les comportements face à la crotte ont été classés en quatre catégories (Tableau 3). Le comportement « aucune interaction » fait référence aux évènements durant lesquels l'animal ne marque aucun intérêt pour la crotte. La catégorie « interaction sans contact » concerne les animaux qui s'intéressaient à la crotte sans toutefois la toucher, par exemple en la reniflant. Enfin, la classe « fouille » reprend les évènements durant lesquels l'animal fouille et consomme le contenu de la crotte. Lorsque plusieurs comportements de catégories différentes apparaissaient lors d'un même évènement indépendant, l'évènement était alors caractérisé par le comportement du plus grand intérêt pour la dispersion secondaire.

Tableau 3 - Comportements observés lors de l'étude sur la dispersion secondaire des graines dans les fèces de gorilles.

| Intérêt | Comportement | Définition |
|---------|---------------------------|--|
| 1 | Aucune interaction | Passage sans intérêt pour la crotte |
| 2 | Interaction sans contact | Renifle la crotte |
| 3 | Consommation sans fouille | Picore à la surface de la crotte sans la retourner |
| 4 | Fouille | Fouille et consomme le contenu de la crotte |

2.4.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines (Objectif 3)

La présence d'inhibiteur de croissance dans la pulpe a été testée en comparant la germination des graines des fruits frais entourées de pulpe (T4) et des graines des fruits frais lavées (T3). Une différence de germination entre les graines provenant des crottes et lavées (T1) et celles des fruits frais et lavées (T3) a permis de tester un effet de scarification des téguments (Haurez, 2015). Le succès germinatif de chaque graine a été enregistré (germination = 1, absence de germination 0), ainsi que le délai de germination (délai entre la plantation et l'évènement de germination).

Toutes les analyses statistiques de ce troisième objectif ont été réalisées dans *R* (version 4.1.2, R Development Core Team, 2022). La comparaison des succès germinatifs des quatre traitements a été effectuée avec des modèles linéaires généralisés mixtes (*generalized linear mixed model, glmm*) avec le package « lme4 » et la fonction « glmer ». L'évènement de germination (germination = 1, absence de germination = 0) était considéré comme la variable en réponse. Ainsi, la distribution a été définie comme binomiale avec une fonction de transformation en logit. La signification des facteurs a été testée en comparant les modèles avec et sans ce facteur par une fonction « Anova » et un test χ^2 avec le package « car ». Les modèles ont été sélectionnés selon leur valeur du critère d'information d'Akaike (*Akaike Information Criterion, AIC*), le meilleur modèle ayant la valeur *AIC* la plus faible.

Les délais de germination moyens ont été définis comme le nombre de jours entre le semis de la graine et l'émergence de la plantule. Ce délai a été estimé pour chaque traitement de chaque lot et comparé avec une *ANOVA* via la fonction « aov » du package « stats ». Les modèles statistiques incluaient les traitements comme facteurs fixes et les lots de graines comme facteurs aléatoires. Les taux et délais de germination des différents traitements ont été comparés par un test de Tukey avec la fonction « TukeyHSD » du package « stats » (Haurez, 2015).

3. Résultats

3.1. Comparaison des communautés de disperseurs de *D. polystemon*, *X. aethiopica* et *X. hypolampra*

3.1.1. Observation directe du houppier des arbres cibles

3.1.1.1. *Diospyros polystemon*

Au total, 12 événements ont été enregistrés dans les houppiers de six *D. polystemon*. Sur les 57 heures d'observation, sept espèces d'oiseaux et une espèce de mammifère ont été observées (Figure 12 ; Annexes A).

Le colombar à front nu (*Treron calvus* (Temminck, 1811)) est l'espèce la plus rencontrée et représente 33% (n=4) des observations. Vient ensuite le touraco géant (*Corythaeola cristata* (Vieillot, 1816)), observé à 17% (n=2) du temps.

Sur les trois espèces consommatrices, seul le touraco géant ingérait les graines. Le colombar à front nu et l'héliosciure à pattes rousses (*Heliosciurus rufobrachium* (Trouessart, 1880)) ne consommait que la pulpe des fruits. Les autres espèces observées n'ont porté aucun intérêt aux fruits de *D. polystemon*.

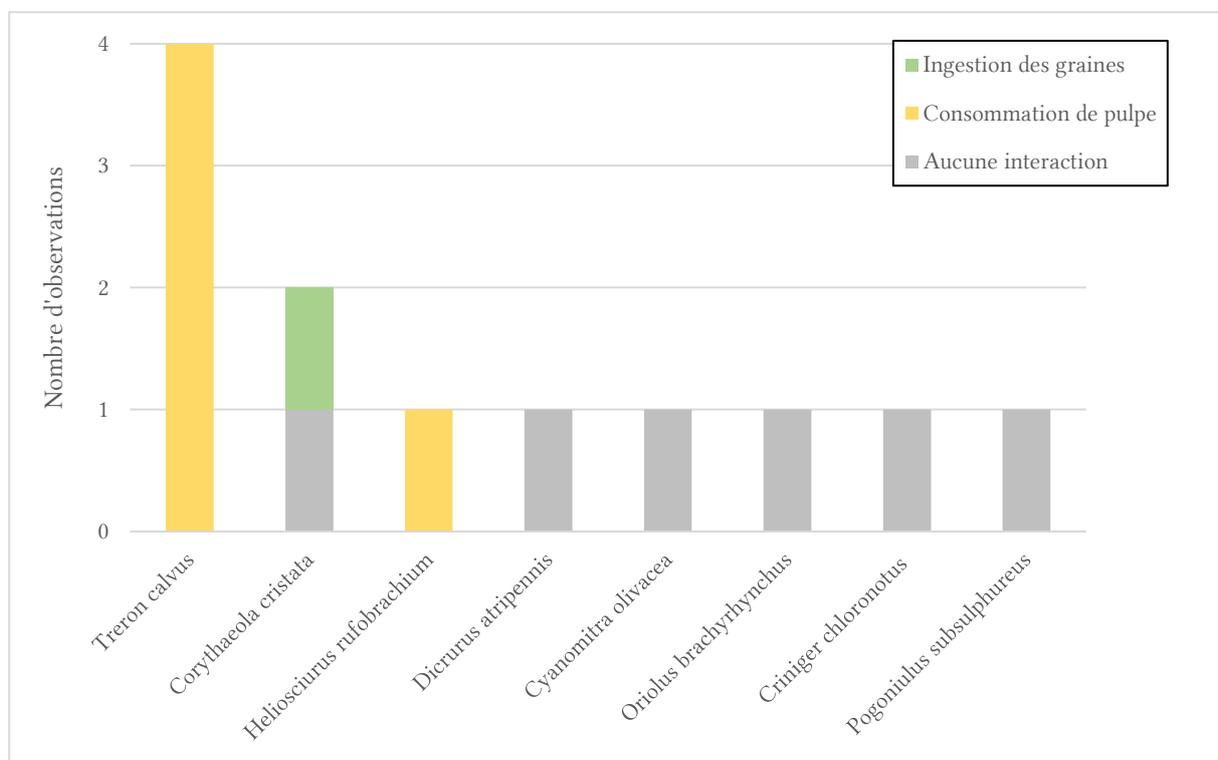


Figure 12 - Comportements et espèces observés dans le houppier de six *D. polystemon*.

3.1.1.2. *Xylopia aethiopica*

Au total, 50 évènements ont été enregistrés dans les houppiers de deux *X. aethiopica*. Sur les 34 heures d'observation, 19 espèces d'oiseaux et une espèce de mammifère ont été observées (Figure 13 ; Annexe A).

Les trois espèces les plus rencontrées sont de petits oiseaux avec le barbion à gorge jaune (*Pogoniulus subsulphureus* (Fraser, 1843)), observé 26% du temps (n=13), suivi par le souimanga olivâtre (*Cyanomitra olivacea* (Smith, 1840)) et le barbion grivelé (*Pogoniulus scolopaceus* (Bonaparte, 1850)) qui représentent tous deux 12% (n=6) des observations.

Tous les évènements de consommations impliquent une ingestion des graines et représentent 88% (n=44) des observations. Seul l'héliosciure à pattes rousses était capable d'ouvrir les fruits immatures pour accéder aux graines. Les oiseaux se relayaient pour se nourrir lors de courtes visites durant desquelles ils ingéraient généralement entre une et 10 graines de fruits matures, selon leur taille.

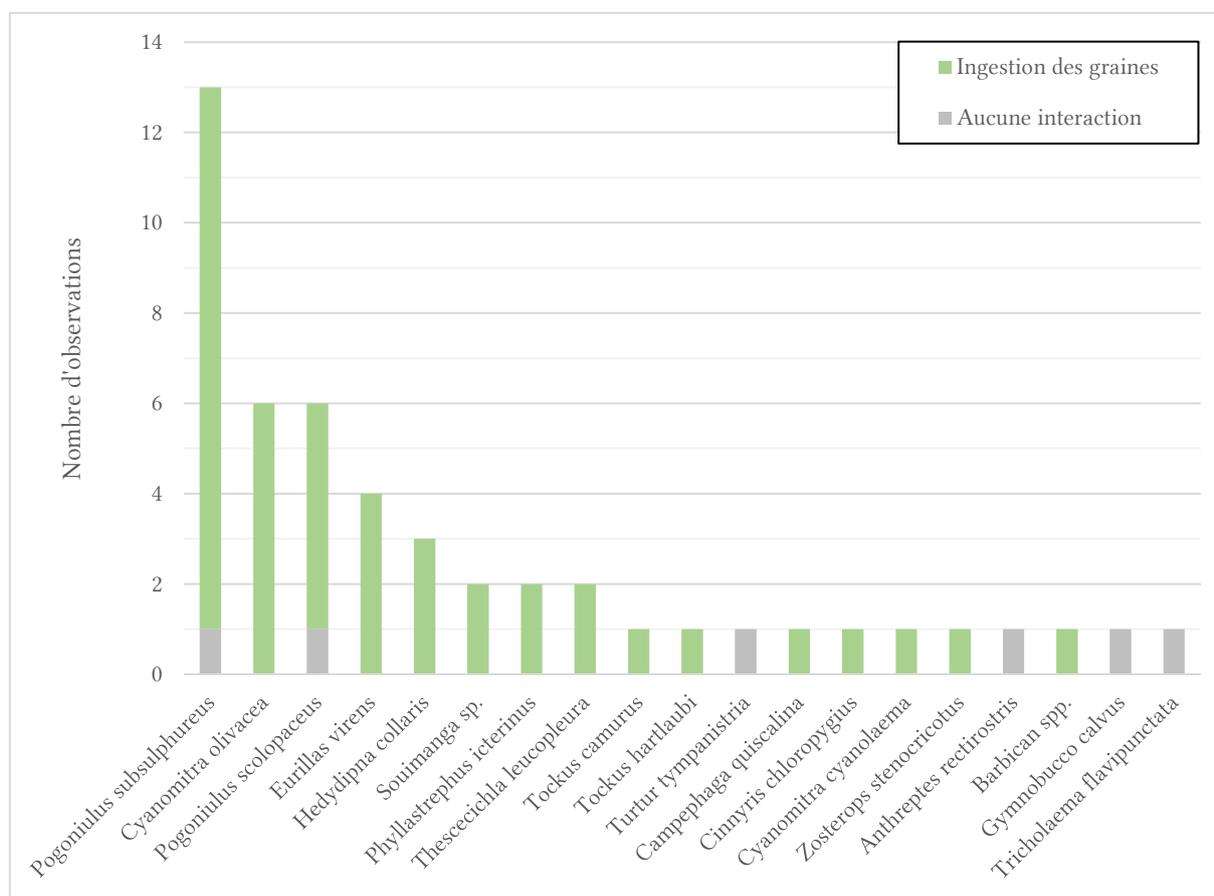


Figure 13 - Comportements et espèces observés dans le houppier de deux *X. aethiopica*.

3.1.1.3. *Xylopia hypolampra*

Au total, 18 évènements ont été enregistrés dans les houppiers de six *X. hypolampra*. Sur les 45 heures d'observation, 10 espèces d'oiseaux et deux espèces de mammifères ont été observées (Figure 14 ; Annexe A).

Le choucadour splendide (*Lamprotornis splendidus* (Vieillot, 1822)) et le barbion à gorge jaune sont les espèces les plus représentées avec des taux d'apparition de 17% (n=3). Ils sont suivis par l'héliosciure à pattes rousses et par le Bulbul verdâtre (*Eurillas virens* (Cassin, 1858)) qui apparaissent tous deux dans 11% (n=2) des visites.

À part le moustac (*Cercopithecus cephus* (Linnaeus, 1758)) qui ne consommait que l'arille en suçant puis recrachant la graine, tous les évènements de consommation impliquent l'ingestion des graines. Les deux observations d'héliosciure à pattes rousses sont incertaines, mais il est probable que les individus observés aient ingéré des graines (Gautier-Hion et al., 1985a).

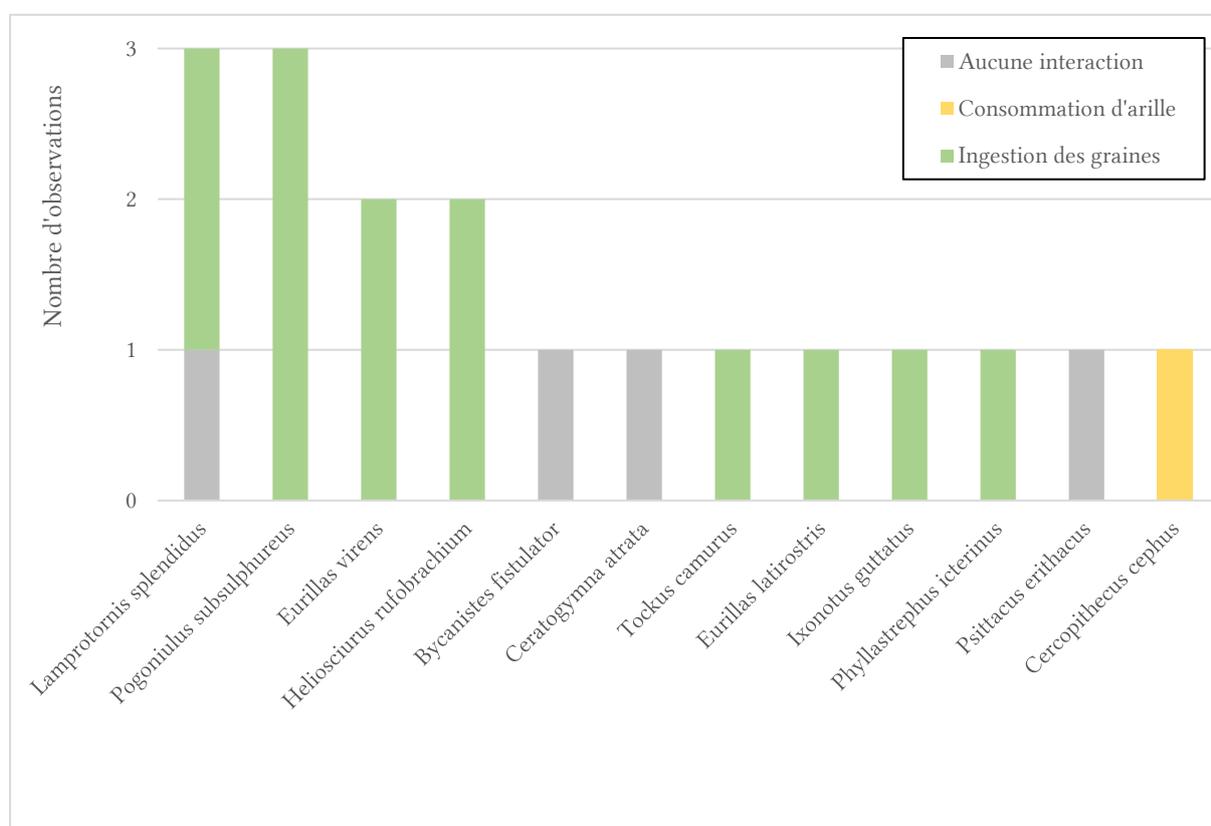


Figure 14 - Comportements et espèces observés dans le houppier de six *X. hypolampra*.

3.1.2. Observation indirecte par piège photographique

3.1.2.1. *Diospyros polystemon*

Au total, 434 vidéos représentant 222 évènements indépendants ont été enregistrées au pied de huit *D. polystemon*. Sur les 171 jours d'échantillonnage, 17 espèces de mammifères, 8 espèces d'oiseaux et 1 espèce de reptile ont été identifiées (Figure 15 ; Annexe B).

Le céphalophe de Peters est l'espèce la plus représentée avec un taux d'apparition de 30% (n=66). La famille des Muridés (*Muridae sp.*) est le second groupe le plus représenté, avec des évènements comptant pour 19% (n=43) des visites.

Six évènements de consommation de pulpe et 58 évènements d'ingestion des graines ont été enregistrés via l'observation de neuf espèces consommatrices. Parmi celles-ci, sept ont participé à la prédation ou dispersion des graines en les ingérant. Le céphalophe de Peters est le consommateur principal et représente 75,9% (n=44) des évènements de consommation avec ingestion des graines. Il est suivi par le céphalophe à bande dorsale (*Cephalophus dorsalis* (Gray, 1846)), le céphalophe à dos jaune (*Cephalophus silivictor* (Afzelius, 1815)), le chevrotin aquatique (*Hyemoschus aquaticus* (Ogilby, 1841), l'éléphant de forêt, et le potamochère roux (*Potamocheirus porcus* (Linnaeus, 1758)). Toutes ces espèces ingéraient les fruits en entier et à l'exception de l'éléphant de forêt, toutes mastiquaient ostensiblement les fruits. Le seul évènement classé en « Consommation de fruit entier » pour les Muridés est incertain. En effet, il s'agit d'un individu qui emportait un fruit entier mais aucune consommation à proprement parlé n'a été observée. Enfin, le gorille des plaines de l'Ouest et la tourtelette demoiselle (*Turtur brehmeri* (Hartlaub, 1865)) ont uniquement consommé la pulpe des fruits.

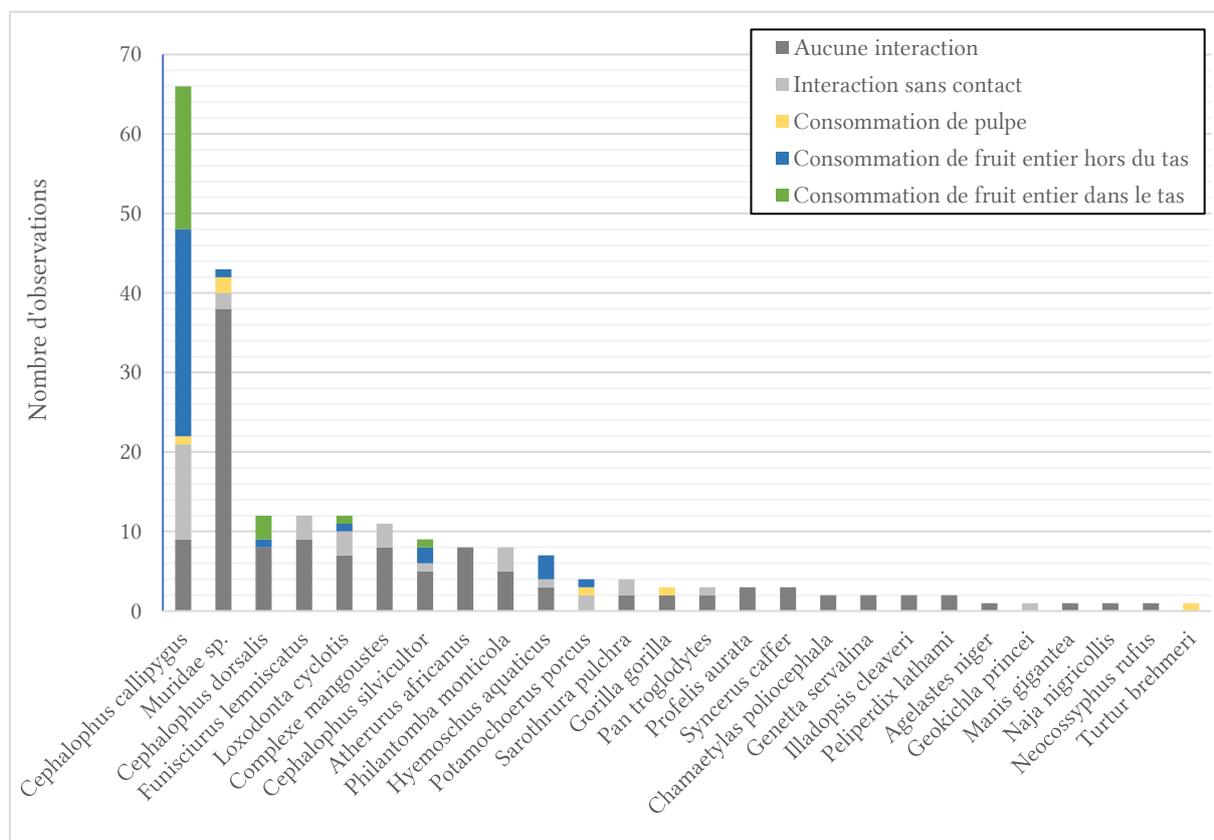


Figure 15 - Comportements et espèces observés au pied de huit *D. polystemon*.

3.1.2.2. *Xylopia aethiopica*

Au total, 57 vidéos représentant 41 évènements indépendants ont été enregistrés au pied du *X. aethiopica*. Durant les 24 jours d'échantillonnage, 11 espèces de mammifères et deux espèces d'oiseaux ont été identifiées (Figure 16 ; Annexe B).

Le céphalophe de Peters, avec un taux d'apparition de 41% (n=17), est l'espèce la plus rencontrée. Elle est suivie par le bulbul à moustaches jaunes (*Eurillas latirostris* (Strickland, 1844)) et le céphalophe bleu (*Philantomba monticola* (Thunberg, 1789)), tous deux avec des évènements qui comptent pour 12% (n=5) des visites.

Malgré son fort taux d'apparition, aucun comportement de consommation n'a été observé pour le céphalophe de Peters. Les trois espèces ayant touché les fruits ingèrent les graines et participent ainsi à la dispersion des graines de *X. aethiopica*. Il s'agit du bulbul à moustaches jaunes, du moustac et de la pintade plumifère (*Guttera plumifera* (Cassin, 1857)).

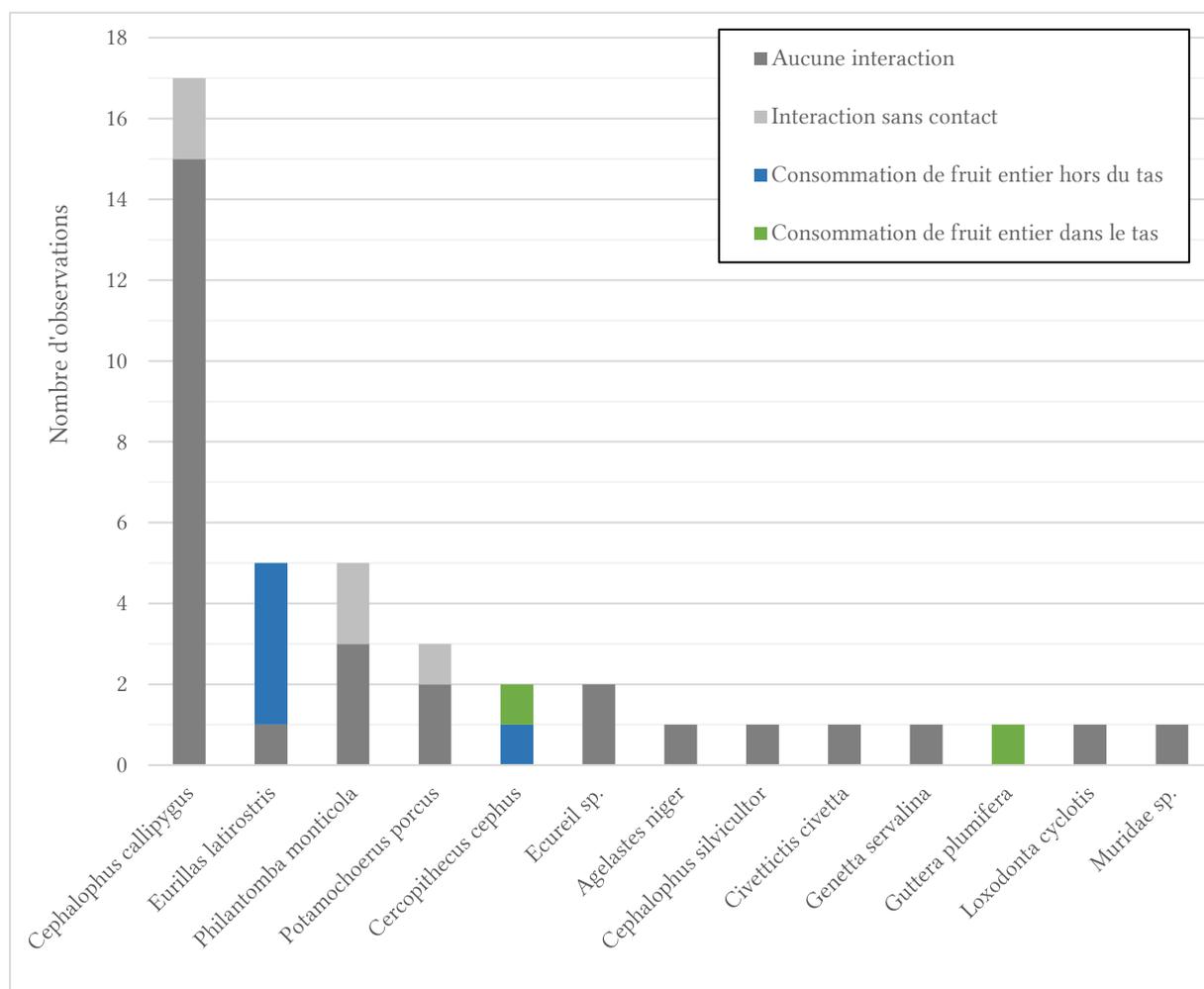


Figure 16 - Comportements et espèces observés au pied d'un *X. aethiopica*.

3.1.2.3. *Xylopia hypolampra*

Au total, 106 vidéos représentant 56 évènements indépendants ont été enregistrées au pied de trois *X. hypolampra*. Lors des 47 jours d'échantillonnage, 12 espèces de mammifères et cinq espèces d'oiseaux ont été identifiées (Figure 17 ; Annexe B).

La tourtelette tambourette (*Turtur tympanistra* (Temminck, 1809)) est l'espèce la plus représentée dans les vidéos, elle apparaît dans 30% (n=17) des évènements. Elle est suivie par le céphalophe de Peters, observé dans 11% (n=6) des visites, et par le céphalophe à bande dorsale, observé à 9% (n=5) du temps.

Parmi les cinq espèces consommatrices se trouvent trois espèces de céphalophes : le céphalophe de Peters, le céphalophe à bande dorsale et le céphalophe bleu, ainsi que deux espèces d'oiseaux : la tourtelette tambourette et bulbul à barbe blanche (*Criniger calurus* (Cassin, 1856)). Toutes ces espèces ingéraient les graines qu'elles consommaient, les autres n'ayant pas touché aux fruits de *X. hypolampra*.

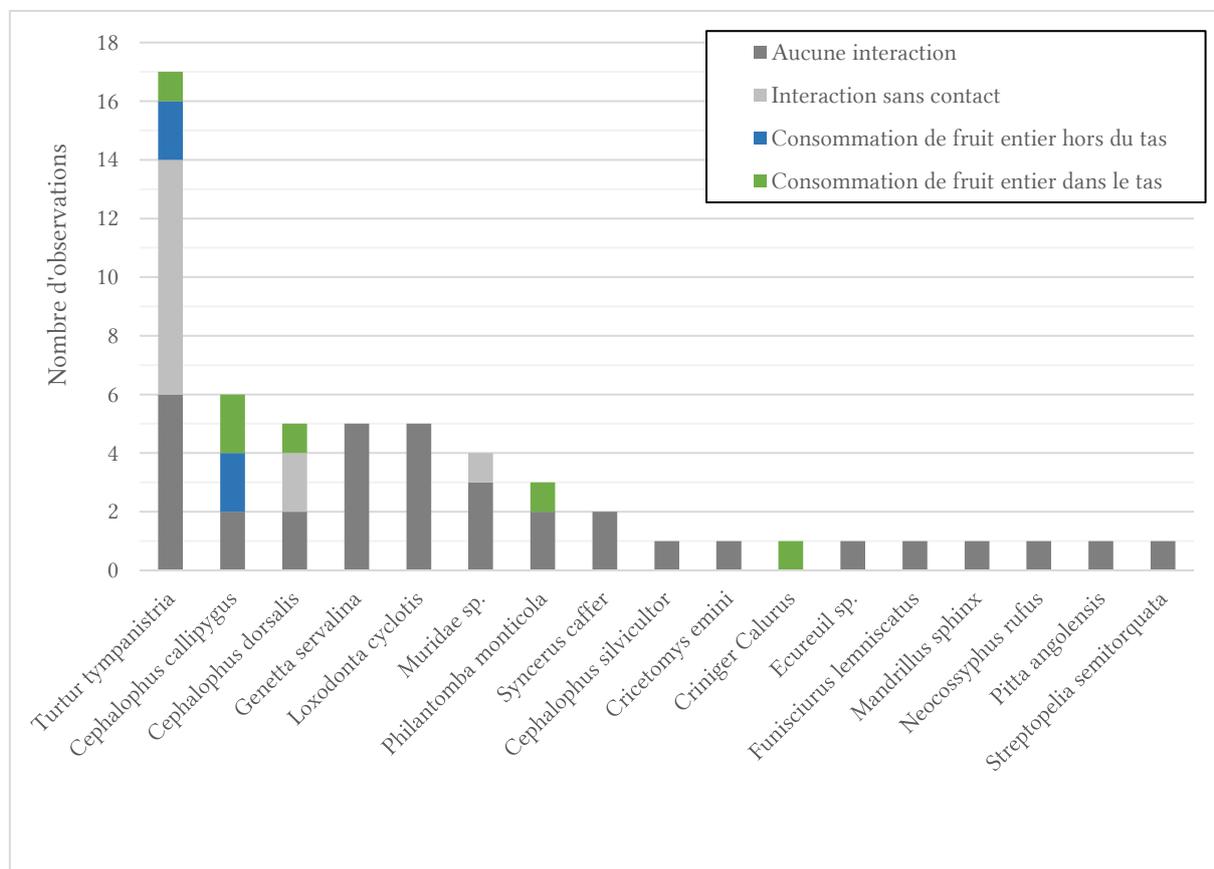


Figure 17 - Comportements et espèces observés au pied de trois *X. hypolampra*.

3.1.3. Synthèse des disperseurs et prédateurs des graines de *D. polystemon*, *X. aethiopica* et *X. hypolampra*

3.1.3.1. *Diospyros polystemon*

Globalement, huit disperseurs ou prédateurs des graines de *D. polystemon* ont été identifiés. Le céphalophe de Peters a les plus grandes valeurs d' I_{SCE} et de fréquence de consommation qui valent respectivement 80% et 67%. Avec le touraco géant, ces espèces sont les seules à avoir des fréquences de consommation supérieures ou égales à 50%. Le rôle des différentes espèces de céphalophes, dont les I_{SCE} cumulés valent 90,1%, sur la dispersion ou prédation primaire des graines de *D. polystemon* est incertain. Le touraco géant, en plus d'être le seul oiseau de la liste, est le seul disperseur identifié par les observations directes. Cet oiseau ayant un I_{SCE} de 2,4%, cela signifie que 97,6% des consommations de fruits de *D. polystemon* se font au sol (Figure 18 ; Tableau 4A).

3.1.3.2. *Xylopia aethiopica*

Avec un total de 19 espèces de disperseurs et d'une de prédateur, *X. aethiopica* est l'essence dont les graines sont ingérées par la communauté la plus diversifiée. Parmi celles-ci, 13 ont uniquement été identifiées pour *X. aethiopica*. Le disperseur principal de cette essence est le barbion à gorge jaune avec un I_{SCE} de 20,9%. Il est suivi par l'héliosciure à pattes rousses, seul prédateur de graines identifié, avec un I_{SCE} de 15,9%. Seuls le bulbul à moustache jaunes, la pintade plumifère et le moustac, unique primate identifié, ont consommé des fruits tombés au sol. Autrement dit, 93,2% des consommations se font dans le houppier et 82,8% par les oiseaux. De plus, les fréquences de consommation sont très élevées, 15 des 18 disperseurs consomment en effet à chacune de leur visite (Figure 18 ; Tableau 4B).

3.1.3.3. *Xylopia hypolampra*

Sur les 13 espèces de disperseurs ou prédateurs identifiées, la tourtelette tambourette est l'espèce ayant l' I_{SCE} le plus élevé ($I_{SCE} = 27,7%$) malgré une faible fréquence de consommation de 17,7%. La majorité des consommations ont lieu dans le houppier de l'arbre. L'héliosciure à pattes rousses est considéré comme un prédateur des graines de *X. aethiopica*. Toutes les espèces de céphalophes sont aussi probablement des prédateurs bien qu'une dispersion par régurgitation lors de la rumination ne soit pas exclue (voir discussion). *X. hypolampra* partage deux espèces de disperseur avec *D. polystemon* et six avec *X. aethiopica*. Aussi, le céphalophe à bande dorsale et le céphalophe bleu consomment lors de 20% et d'un tiers de leurs visites, respectivement (Figure 18 ; Tableau 4C).

Tableau 4 - Espèces consommatrices des graines des arbres cibles. C = Cible de l'observation, Nobs = Nombre total d'observations, Nind = Nombre moyen d'individus par observation, Nobs.cons = Nombre d'observations pendant lesquelles des individus ont consommé des fruits entiers, D.cons = Durée moyenne des observations de consommation en minute, Freq conso = Fréquence de consommation en pourcent (Nobs.cons/Nobs), *ISCE* = *Index of Seed Consumption*, P.A = Période d'activité, S = Sol, H = Houppier, J = Jour, N = Nuit, D = Disperseur, P = Prédateur, ? = incertain, ET = Écart type.

| Espèce | Nom commun | C | Nobs | Nind (ET) | Nobs. cons | D.cons (ET) | Freq. conso | <i>ISCE</i> | Rôle |
|----------------------------------|------------------------------|---|------|--------------|---------------|----------------|----------------|-------------|------|
| (A) <i>D. polystemon</i> | | | | | | | | | |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | S | 66 | 1,1 (0,4) | 44 | 3,7 (4,7) | 67 | 80 | ? |
| <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | S | 9 | 1 (0) | 3 | 4,7 (3) | 33 | 7 | ? |
| <i>Loxodonta cyclotis</i> | Éléphant de forêt | S | 12 | 1,3 (0,5) | 2 | 4(2,2) | 17 | 3,9 | D |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | S | 12 | 1 (0) | 4 | 1,6 (0,6) | 33 | 3,1 | ? |
| <i>Hyemoschus aquaticus</i> | Chevrotain aquatique | S | 7 | 1 (0) | 3 | 2,1 (0,9) | 43 | 3,1 | ? |
| <i>Corythaeola cristata</i> | Touraco géant | H | 2 | 2 (1,4) | 1 | 5 (0) | 50 | 2,4 | D |
| <i>Muridae sp.</i> | Muridé sp. | S | 43 | 1 (0) | 1 | 0,5 (0) | 2 | 0,25 | P/D |
| <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère roux | S | 4 | 5 (2,2) | 1 | 0,5 (0) | 25 | 0,25 | P |
| (B) <i>X. aethiopica</i> | | | | | | | | | |
| <i>Pogoniulus subsulphureus</i> | Barbion à gorge jaune | H | 13 | 1 (0) | 12 | 2,4 (2,1) | 92,3 | 20,9 | D |
| <i>Heliosciurus rufobrachium</i> | Héliosciure à pattes rousses | H | 1 | 2 | 1 | 22 | 100 | 15,9 | P |
| <i>Cyanomitra olivacea</i> | Souimanga olivâtre | H | 6 | 1 (0) | 6 | 2,7 (2,4) | 100 | 11,6 | D |
| <i>Tockus hartlaubi</i> | Calao de Hartlaub | H | 1 | 1 | 1 | 16 | 100 | 11,6 | D |
| <i>Phyllastrephus icterinus</i> | Bulbul ictérin | H | 2 | 1 (0) | 2 | 4 (1,4) | 100 | 5,8 | D |
| <i>Pogoniulus scolopaceus</i> | Barbion grivelé | H | 6 | 1 (0) | 5 | 1,6 (0,6) | 83,3 | 5,8 | D |
| <i>Hedydipna collaris</i> | Souimanga à collier | H | 3 | 1 (0) | 3 | 2,3 (0,6) | 100 | 5,1 | D |
| <i>Cinnyris chloropygius</i> | Souimanga à ventre olive | H | 1 | 1 | 1 | 5 | 100 | 3,6 | D |
| <i>Eurillas virens</i> | Bulbul verdâtre | H | 4 | 1,5 (0,6) | 4 | 1,3 (0,5) | 100 | 3,6 | D |
| <i>Eurillas latirostris</i> | Bulbul à moustaches jaunes | S | 5 | 1 (0) | 4 | 1,1 (1,3) | 80 | 3,3 | D |
| <i>Guttera plumifera</i> | Pintade plumifère | S | 1 | 5 | 1 | 3,1 | 100 | 2,2 | D |
| <i>Cyanomitra cyanolaema</i> | Souimanga à gorge bleue | H | 1 | 1 | 1 | 3 | 100 | 2,2 | D |
| <i>Souimanga sp.</i> | Souimanga sp. | H | 2 | 1 (0) | 2 | 1,5 (0,7) | 100 | 2,2 | D |
| <i>Campephaga quiscalina</i> | Échenilleur pourpré | H | 1 | 1 | 1 | 2 | 100 | 1,4 | D |
| <i>Thesceicichla leucopleura</i> | Bulbul des raphias | H | 2 | 4 (0) | 2 | 1 (0) | 100 | 1,4 | D |
| <i>Cercopithecus cephus</i> | Moustac | S | 2 | 2,5 (2,1) | 2 | 0,9 (0,6) | 100 | 1,3 | D |
| <i>Barbican sp.</i> | Barbican sp. | H | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 | 0,7 | D |
| <i>Tockus camurus</i> | Calao pygmée | H | 1 | 2 | 1 | 1 | 100 | 0,7 | D |
| <i>Zosterops stenocricotus</i> | Zosterops forestier | H | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 | 0,7 | D |
| (C) <i>X. hypolampra</i> | | | | | | | | | |
| <i>Turtur tympanistria</i> | Tourtelette tambourette | S | 17 | 1 (0) | 3 | 8,6 (4,6) | 17,7 | 27,7 | D |
| <i>Heliosciurus rufobrachium</i> | Héliosciure à pattes rousses | H | 2 | 2,5 (0,7) | 2 | 10,5 (3,5) | 100 | 23 | P |
| <i>Lamprotornis splendidus</i> | Choucador splendide | H | 3 | 5,5 (6,4) | 2 | 7,5 (3,5) | 66,7 | 16,1 | D |
| <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | S | 5 | 1 | 1 | 7,5 | 20 | 8,1 | P/D |
| <i>Pogoniulus subsulphureus</i> | Barbion à gorge jaune | H | 3 | 1 (0) | 3 | 2 (1) | 100 | 6,4 | D |
| <i>Eurillas virens</i> | Bulbul verdâtre | H | 2 | 1 (0) | 2 | 2,5 (2,1) | 100 | 5,4 | D |
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | S | 6 | 1 (0) | 4 | 0,8 (0,4) | 66,7 | 3,4 | P/D |
| <i>Eurillas latirostris</i> | Bulbul à moustaches jaunes | H | 1 | 1 | 1 | 3 | 100 | 3,2 | D |
| <i>Phyllastrephus icterinus</i> | Bulbul ictérin | H | 1 | 1 | 1 | 2 | 100 | 2,1 | D |
| <i>Tockus camurus</i> | Calao pygmée | H | 1 | 3 | 1 | 2 | 100 | 2,1 | D |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | S | 3 | 2 | 1 | 1,1 | 33,3 | 1,2 | P/D |
| <i>Ixonotus guttatus</i> | Bulbul tacheté | H | 1 | 5 | 1 | 1 | 100 | 1,1 | D |
| <i>Criniger Calurus</i> | Bulbul à barbe blanche | S | 1 | 1 | 1 | 0,5 | 100 | 0,5 | D |

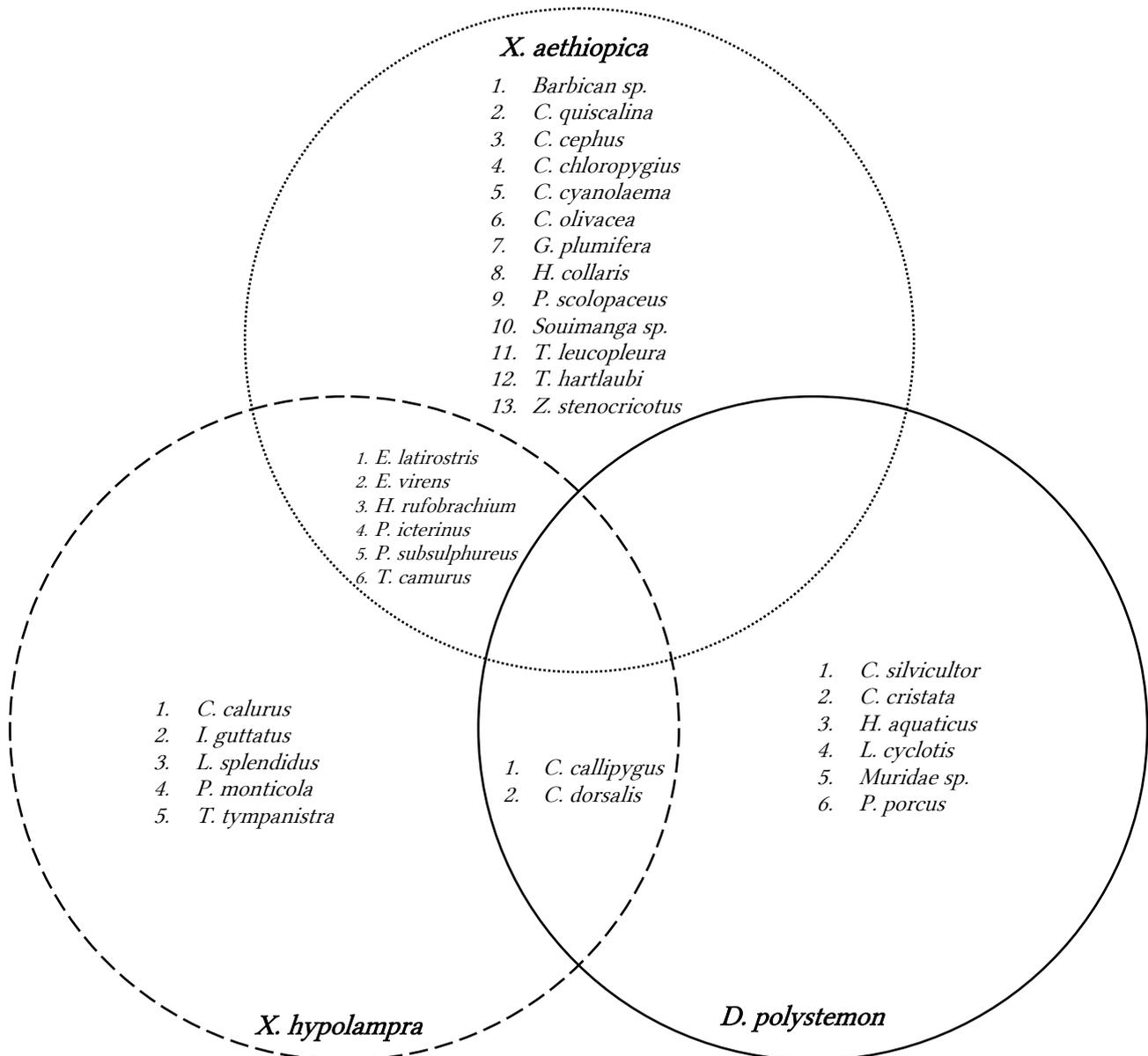


Figure 18 - Disperseurs et prédateurs des graines des trois essences étudiées.

3.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille

Au total, cinq fèces de gorille des plaines de l'Ouest ont été suivies afin d'identifier la communauté d'espèces portant de l'intérêt pour leur contenu et 230 vidéos représentant 140 évènements indépendants ont été enregistrées sur 75 jours d'échantillonnage (Figure 19).

Parmi les 26 espèces identifiées, la plus représentée est le céphalophe de Peters avec un taux d'apparition de 27,1% (n=38). Elle est suivie par le céphalophe bleu (21,4% ; n=30) et la famille des Muridés (8,6% ; n=12).

Six espèces ont porté de l'intérêt pour les fèces. Des quatre espèces ayant présenté un comportement de consommation du contenu des fèces, le céphalophe de Peters en est le représentant principal avec neuf évènements de fouille. Il est suivi par la famille des Muridés et du céphalophe bleu qui ont présenté deux et un comportement de fouille, respectivement. La tourtelette demoiselle a consommé des

éléments à la surface de la fèces, sans fouille. Un chimpanzé et des potamochères roux ont seulement reniflé la fèces sans la toucher.

Trois des cinq fèces suivies ont été fouillées. Une a entièrement été consommée par des céphalophes de Peters au bout de huit évènements indépendants. L'activité de fouille de cette espèce s'est déroulée entre le 1^{er} et le 11^{ème} jour après la pose du dispositif. La seule visite du céphalophe bleu et les deux visites de Muridés se sont déroulées 3, 5 et 13 jours après l'installation de la caméra, respectivement. Les fréquences et durées de consommation du céphalophe de Peters et des Muridés sont semblables. Avec une fréquence de consommation de 3,3%, les visites avec consommation du céphalophe bleu semblent plus anecdotiques. (Tableau 5).

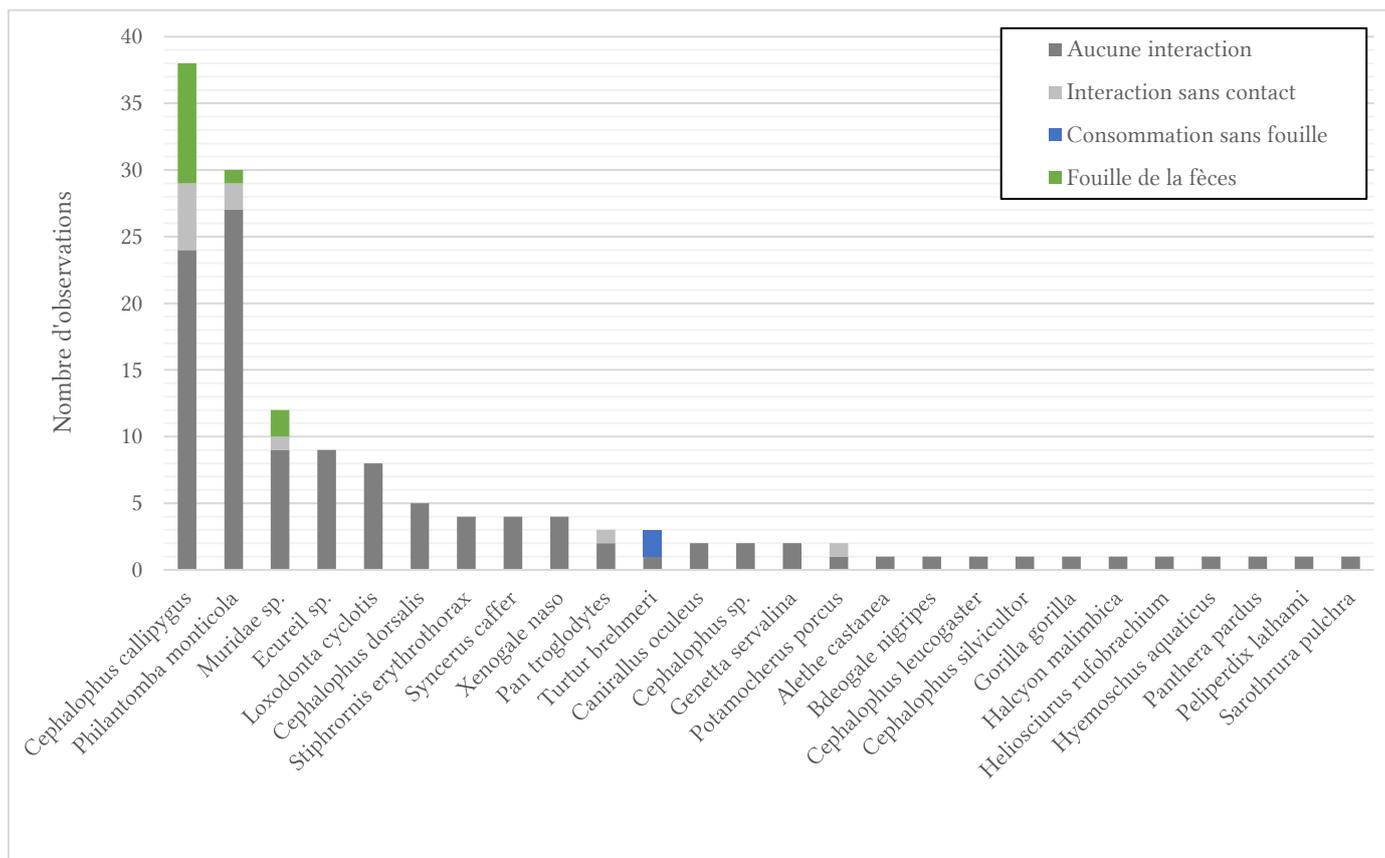


Figure 19 - Comportements et espèces observés face à cinq fèces de gorille des plaines de l'Ouest.

Tableau 5 - Comportements de fouille des fèces de gorille des plaines de l'Ouest et les espèces associées, avec Nobs = Nombre total d'observation, Nobs.F = Nombre de visites avec fouille, Freq.F = Fréquence de fouille en pourcent, D.F = Durée moyenne de fouille en minute, NCF = Nombre de fèces fouillées, Nind = Nombre moyen d'individus par groupe, ET = Écart type.

| Espèce | Nom commun | Nobs | Nobs.F | Freq.F | D.F (ET) | NCF | Nind (ET) |
|-------------------------------|----------------------|------|--------|--------|-------------|-----|--------------|
| <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peters | 38 | 9 | 23,7 | 0,9 (0,7) | 2 | 1 (0) |
| <i>Muridae sp.</i> | Muridés sp. | 12 | 2 | 16,7 | 1,5 (1,5) | 2 | 1 (0) |
| <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 30 | 1 | 3,3 | 0,5 | 1 | 1 |

3.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines de *Diospyros polystemon*

L'expérimentation a été arrêtée trois mois après le dernier semis. Le modèle ayant l'*AIC* le plus faible ne comporte que le facteur traitement ($\chi^2 = 28,4$; $df = 3$, $P < 0.001$). Ainsi, les graines digérées par les chimpanzés présentent un taux de germination significativement supérieur (graines passées dans le tractus digestif et lavées : 43% ; graines passées dans le tractus digestif et entourées de matière fécale : 36%) aux graines provenant des fruits frais (graines de fruit frais et débarrassées de la pulpe : 12% ; graines de fruit frais et entourées de la pulpe : 1%). Seule une graine non digérée et entourée de pulpe a germé (Figure 20A ; Tableau 6). Il n'y a cependant aucune différence significative entre les délais de germination des différents traitements ($F = 0,613$; $df = 3$; $P = 0,609$) et le délai moyen de germination est de 78 ± 12 jours (Figure 20B ; Tableau 6). Une graine provenant d'un fruit frais et lavée et une autre entourée de pulpe ont été attaquées par un champignon 10 et 12 jours après la plantation, respectivement (Figure 21).

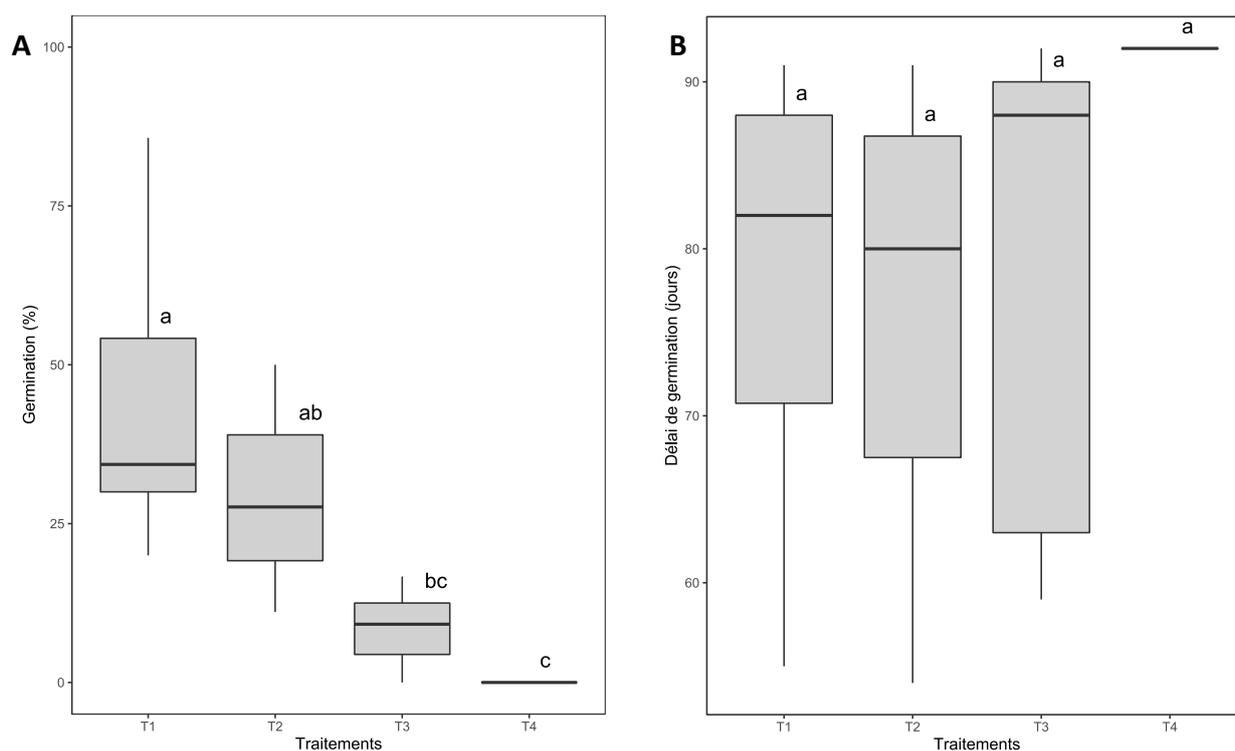


Figure 20 – (A) Taux et (B) délai de germinations des graines de *Diospyros polystemon*. T1 = graines passées dans le tractus digestif et lavées, T2 = graines passées dans le tractus digestif et entourées de matrice fécale, T3 = graines de fruit frais et débarrassées de la pulpe, T4 = graines de fruit frais et entourées de la pulpe. Les lettres représentent les différences significatives entre les traitements.



Figure 21 – Graine de *Diospyros polystemon* attaquée par un champignon.

Tableau 6 – Comparaison des germinations de graines de *Diospyros polystemon* après passage dans le tractus digestif de chimpanzé du PNLOpé. Les lettres des « Test de Tukey » indiquent les différences significative entre les traitements, ET = Écart type.

| Traitement | Nb. de graines semées | Succès germinatif moyen (ET) (%) – Test de Tukey | Délai moyen de germination (ET) (jours) – Test de Tukey | Nb. de graines tuées par un champignon |
|--------------|-----------------------|--|---|--|
| T1 | 85 | 43 (23) - a | 77 (11) - a | 0 |
| T2 | 85 | 36 (29) - ab | 77 (11) - a | 0 |
| T3 | 85 | 12 (14) - bc | 79 (15) - a | 1 |
| T4 | 85 | 1 (3) - c | 92 - a | 1 |
| Total | 340 | 23 (26) | 78 (12) | 2 |

4. Discussion

4.1. Composition et comparaison des communautés de disperseurs primaires de *Diospyros polystemon*, *Xylopiya aethiopica* et *Xylopiya hypolampra*.

Cette étude a permis d'identifier 8, 19 et 11 espèces de consommateurs des fruits de *D. polystemon*, *X. aethiopica* et *X. hypolampra*, respectivement (Figure 18).

Les différences entre ces communautés sont à mettre en relation avec les strates où ont lieu les consommations. En effet, une grande quantité de fruits de *D. polystemon* était disponible à terre, alors qu'il était rare de trouver au sol des graines arillées de *Xylopiya spp.*, la grande majorité étant directement consommée dans le houppier et donc réservée aux espèces arboricoles. Ainsi, les consommateurs de *D. polystemon* sont majoritairement des ruminants, les *Xylopiya spp.* étant principalement dispersés par les oiseaux. Gautier-Hion et al. (1985a), ont établis deux syndromes associant le type de fruit aux animaux qui les consomment. Le premier caractérise les fruits consommés par les singes et les oiseaux. Ces fruits sont de couleur vive, avec une pulpe succulente ou un arille et dont les graines sont peu protégées. Le second caractérise les fruits principalement consommés par les ruminants, les rongeurs et les éléphants. Ils sont peu colorés, pulpeux et non aqueux. Leurs graines sont protégées par un noyau et subissent une forte pression de prédation avant la dispersion (Gautier-Hion et al., 1985b). Tous les fruits traités dans cette étude devraient appartenir au premier syndrome.

Si les résultats obtenus pour les deux espèces de *Xylopiya* correspondent bien à ce premier syndrome, ceux obtenus pour *D. polystemon* ne coïncident ni avec le syndrome de zoochorie décrit par Gautier-Hion et al. (1985a), ni avec la littérature. En effet, les ruminants occupent une part très importante des consommations et aucune observation de dispersion par les primates n'a été enregistrée. Pourtant, de précédents travaux indiquent qu'à la Lopé, cette essence est principalement dispersée par les singes (Tutin et al., 1996 ; White & Abernethy, 1996). Cette dissonance peut en partie être expliquée par la densité des grands primates qui implique une faible probabilité de rencontrer des gorilles ou chimpanzés se nourrissant sur les arbres cibles (Furuichi et al., 1997). Pourtant, l'étude sur la germination des graines de *D. polystemon* rend indéniable le rôle des chimpanzés dans la dispersion des graines de *D. polystemon* et les précédents travaux menés sur les gorilles aux PN Lopé vont également dans ce sens (Fourrier, 2013 ; Tutin et al., 1996 ; Voysey, 1995). Concernant les petits primates, les observations d'alimentation d'un groupe non-habitué à l'Homme peuvent se révéler compliquées, le groupe pouvant immédiatement fuir au premier contact avec l'observateur (Maruhashi, 1980). Cependant, lors des séances d'observations directes, des petits singes s'alimentant sur d'autres essences ont pu être observés et la méthode était efficace pour les observations de l'avifaune et des écureuils. Cette sous-représentation des primates pourrait donc être surtout due à un échantillonnage trop faible où les sites et moments d'observation ne coïncidaient malheureusement pas avec la présence de primates intéressés par les fruits étudiés.

Afin de compléter ces données, de futures observations devraient être réalisées sur un échantillonnage plus important afin de maximiser les probabilités de rencontre de tous les disperseurs potentiels. De plus, l'utilisation de méthodes d'observations complémentaires comme l'installation de pièges photographiques dans les houppiers permettrait d'augmenter l'efficacité de la prise de données en évitant les contraintes liées aux observations directes (voir point 2.3.1.3). Gregory et al. (2014) ont prouvé l'intérêt d'installer cette technologie dans la canopée afin de recenser les espèces arboricoles mais sous contrainte d'un effort et d'un coût d'installation important.

Les oiseaux sont de bons disperseurs puisqu'ils ingurgitent les aliments sans mastication et leur système digestif a un faible impact sur la viabilité des graines qu'ils consomment (Traveset, 1998). Des oiseaux du genre *Pogoniulus* ont été observé à régurgiter des graines de la taille de celles de *X. hypolampra*. Il est probable qu'une grande partie des dispersions primaires de cette essence soit le fait d'une régurgitation contrairement aux petites graines de *X. aethiopica* qui peuvent plus aisément être déféquées. Traveset (1998) indique que le temps de rétention des graines régurgitées par les oiseaux est très court, de l'ordre du quart d'heure, tandis que les graines faisant le voyage complet peuvent être retenue plus d'une heure. Le *seed shadow* de *X. aethiopica* pourrait ainsi être plus étalé que celui de *X. hypolampra*.

4.1.1. Synergie entre les espèces arboricoles et terrestres

Le mutualisme est une association interspécifique où toutes les espèces concernées retirent un avantage évolutif. Cet avantage relève principalement de la protection contre les prédateurs et/ou une efficacité accrue de la recherche de nourriture. Des associations d'alimentation ont été documentées entre des primates et d'autres vertébrés (Majolo & Ventura, 2004). Dans cette étude, aucune observation évidente de synergie n'a pu être enregistrée. Cependant, la confrontation des données issues des observations directes et indirectes et les données de la littérature laissent supposer que des espèces terrestres pourrait profiter du passage des animaux arboricoles dans les houppiers pour avoir accès aux fruits qu'ils font tomber.

C'est notamment le cas pour les fruits des deux espèces de *Xylopia* qui semblent destinés à être consommés dans le houppier. Ces fruits tomberaient au sol principalement sous l'action des frugivores arboricoles. Seavy et al. (2001) ont observé une association d'alimentation entre des pintades de Pucheran (*Guttera pucherani* (Hartlaub, 1861)) et plusieurs espèces de singes. Ainsi, il est probable que les pintades plumifères observées durant cette étude profitent du passage des moustacs, ou d'autres animaux arboricoles, qui détacheraient et laisseraient tomber des fruits de *X. aethiopica*. En retour, les singes pourraient profiter des cris d'alarme des pintades pour augmenter leur réactivité contre les prédateurs (Seavy et al., 2001).

Concernant les fruits de *D. polystemon*, une synergie semble moins évidente compte tenu de la grande quantité de fruits disponibles au sol et du fait que les fruits murs peuvent simplement se décrocher de la branche une fois arrivés à maturité. Cependant, des interactions entre primates et ongulés ont déjà été observées dans d'autres régions. Au Japon, les cerfs sika (*Cervus nippon* (Temminck, 1838)) consomment les fruits que les macaques japonais (*Macaca fuscata* (Blyth, 1875)) abandonnent. Elder & Elder (1970) ont documenté un comportement similaire entre le guib harnaché (*Tragelaphus scriptus* (Pallas, 1766)) et des primates au Botswana. Outre les céphalophes, les autres espèces exclusivement terrestres comme le chevrotain aquatique ou l'éléphant pourraient également profiter des primates pour avoir accès aux fruits de *D. polystemon*. De plus, le couple de colobar à front nu observé dans cette étude restait constamment dans le houppier de l'arbre et faisait régulièrement tomber des fruits matures au sol. De par leur présence dans le houppier, ils pourraient eux aussi permettre aux frugivores terrestres de consommer des fruits matures.

4.1.2. Rôle des céphalophes

Malgré la sous-représentation des primates développée précédemment, les céphalophes tiennent tout de même une part importante des consommations des fruits de *D. polystemon*. Or, leur rôle sur le destin de ces graines est incertain. Les céphalophes peuvent disperser les graines soit par endozoochorie conventionnelle, c'est-à-dire via les fèces, soit par endozoochorie partielle où des graines sont régurgitées lors du processus de rumination. Dans ce dernier cas, elles sont évacuées du rumen sur les sites de repos, généralement loin de l'arbre parent et la résistance des téguments séminaux conditionnerait la survie des graines régurgitées (Houngbégnon, 2022 ; Houngbégnon et al., 2019). Cependant, ces ruminants sont considérés comme de mauvais agents de dispersion du fait de l'agressivité de leur processus digestif. Ainsi, la très grande majorité des graines viables après digestion sont de très petite taille (Houngbégnon, 2022 ; Houngbégnon et al., 2019).

Houngbégnon (2022) a détecté la présence de graines de *X. hypolampra* viables dans les rumens de céphalophes rouges (genre *Cephalophus* sauf *C. silvicultor*). Une partie des graines ingérées étant potentiellement détruite, le céphalophe à bande dorsale noire et le céphalophe de Peters peuvent être considérés comme disperseur et prédateur des graines de *X. hypolampra*.

Les travaux réalisés au Sud-Est du Cameroun par Houngbégnon (2022) n'ont révélé la présence d'aucune graines d'Ébénacées, ni dans le rumen ni dans les fèces des céphalophes. Toutefois, une faible proportion de graines viables d'une taille similaire à celles de *D. polystemon* ont été récoltées dans les rumens de céphalophes rouges (genre *Cephalophus* sauf *silvicultor*) et les tests de germination de ce travail de fin d'étude et la littérature ont démontrés que les graines de *D. polystemon* résistent au tractus digestif des éléphants, des gorilles et des chimpanzés (Rogers et al., 1990 ; White, 1992). Ainsi, bien que cela soit moins probable, ces ruminants pourraient participer à la dispersion des graines de *D. polystemon* en les régurgitant. Ils pourraient alors jouer un rôle de prédateurs et disperseurs comme avec *X. hypolampra* (Gautier-Hion et al., 1985a ; Houngbégnon, 2022 ; Houngbégnon et al., 2019).

Les forêts près de la réserve de faune du Dja, où ont été mené les travaux d'Houngbégnon (2022), sont peu peuplées en *Diospyros spp.* (Sonké & Couvreur, 2014). Répéter cette méthodologie dans des forêts mieux représentées par ces essences permettrait certainement de mettre en lumière le véritable destin des graines de *D. polystemon* lorsqu'elles sont ingérées par les céphalophes.

4.1.3. Frugivorie des Nectariniidés

Cette étude a révélé le rôle de disperseur d'un groupe d'oiseaux à priori inattendu : les souimangas. Ces oiseaux appartiennent à famille des Nectariniidés et sont décrit comme consommant principalement du nectar et occasionnellement quelques insectes (Daniels et al., 2001 ; Leseigneur et al., 2007). Nguembock et al. (2019) a déjà observé des consommations de graines dont celles de *X. aethiopica* par certaines espèces de souimangas (non observées ici). Les souimangas décrit dans cette étude occupent une part étonnamment importante ($I_{SCE} = 24,7\%$) des consommations des graines de *X. aethiopica* (Tableau 4). Ainsi, ces données indiquent que la frugivorie et donc le rôle de disperseur de cette famille pourrait certainement être bien plus importante que précédemment évalué.

4.1.4. Autres espèces

Un touraco géant a été observé en train d'avaler une dizaine de fruits entiers de *D. polystemon* lors d'une visite de 5 minutes (Figure 22). Ces graines, d'une taille trop importante pour être déféquées, ont probablement été régurgitées. Le rôle et l'impact du touraco géant dans la dispersion des graines demeurent à ce jour peu décrit, mais cette espèce apparaît comme un bon agent de dispersion capable de disperser des graines de grande taille, comparativement aux autres espèces d'oiseaux (Gautier-Hion et al., 1985a ; Haurez et al., 2015 ; Sun et al., 1997b).

Trois observations de chevrotin aquatique consommant des fruits de *D. polystemon* ont été enregistrées (Figure 22). Le rôle de cette espèce dans la dispersion des graines est peu connu et son impact sur leur viabilité est incertain (Beaune et al., 2013). Cependant, l'impact du chevrotin aquatique sur les graines qu'il consomme pourrait être équivalent à celui des céphalophes dont il est phylogénétiquement proche.

Enfin, le colombar à front nu et l'héliosciure à pattes rousses ne consommaient que la pulpe des fruits et ne participaient donc pas à la dispersion ou à la prédation des graines.



Figure 22 – (Gauche) touraco géant dans le houppier d'un *D. polystemon* en fruit et (Droite) chevrotin aquatique consommant des fruits de tombés au sol.

4.1.5. Limite de l'étude

Ce travail a été mené durant toute la saison de fructification de *D. polystemon*. En revanche, cela n'a pas été le cas pour les deux espèces de *Xylopi*a qui fructifient toute l'année. Ainsi, la liste des disperseurs des *Xylopi*a pourrait manquer de potentiels disperseurs saisonniers qui n'auraient pas été présent au PNLOpé lors de la période de récolte des données.

4.1.5.1. Observation directe du houppier des arbres cibles

La principale limite de cette étude est celle décrite au point 4.1 et est relative à la sous-représentation des primates. De plus, les observations directes ayant uniquement été réalisées de jour, les potentielles communautés de disperseurs arboricoles nocturnes n'ont pas pu être décrites. Bien que le rythme d'activité de la faune soit faible au zénith, certaines observations auraient pu être manquées lors du temps de midi. Pour contrer cela, les observations pourraient être réalisées par bloc d'un tiers de jour (8h). Ces blocs d'observation seraient alors répartis aléatoirement sur la période d'étude. Des jumelles de vision nocturne seraient alors nécessaires pour les observations de nuit (Bohning-Gaese et al., 1999). Cette méthode n'a pas pu être appliquée lors de cette étude compte tenu de la dangerosité qu'impliquent les déplacements nocturnes dans le PNLopé.

4.1.5.2. Observation indirecte par piège photographique

Malgré les précautions prises en évitant tout contact direct avec les fruits, la disposition artificielle de ces derniers en tas devant la caméra pourrait perturber les frugivores et avoir un impact sur leurs comportements. Des perturbations étaient notamment observées pour les éléphants qui apparaissaient méfiant face à la caméra. Ceci pourrait contribuer à une sous-représentation des espèces sensibles aux perturbations de leur milieu.

4.2. Dispersion et prédation secondaire des graines dans les fèces de gorille

Les pièges photographiques ont permis d'identifier trois espèces de mammifères adoptant un comportement de fouille et de consommation des graines dans les fèces de gorille. Il s'agit du céphalophe de Peters, du céphalophe bleu et d'individus de la famille des Muridés. Avec neuf observations, le céphalophe de Peters est le consommateur principal, les deux autres espèces n'ayant été observées qu'une et deux fois, respectivement.

4.2.1. Coprophagie des céphalophes

La coprophagie chez les céphalophes est un comportement méconnu et aucune donnée portant sur ce sujet n'a été trouvée dans la littérature. Les graines dans les fèces étant débarrassées de leur pulpe nutritive, il est très probable que les céphalophes s'en nourrissent et donc les détruisent. Ils joueraient alors un rôle de prédateur sur les graines qu'ils trouvent dans les fèces, diminuant ainsi le rôle de disperseur des gorilles (Figure 23). Toutefois, certaines petites graines présentent dans la matrice fécale pourraient être ingérées sans être détruites et donc redispersées par les céphalophes.



Figure 23 – Céphalophes consommant le contenu d'une fèces de gorille des plaines de l'Ouest.

4.2.2. Autres espèces

Une tourtelette demoiselle a été observée en train de picorer à la surface d'une fèces. La famille des Colombidés à laquelle elle appartient se nourrit principalement de fruits et graines mais aussi occasionnellement d'insectes (Camfield, 2004 ; van Niekerk & van Ginkel, 2004). L'observation étant imprécise, il est difficile de conclure quant à la nature exacte des éléments consommés, mais ces oiseaux pourraient participer à la dispersion secondaire de petites graines (Sekar et al., 2016).

Les caméras ont également enregistré un chimpanzé et un groupe de potamochère qui ont simplement reniflé la crotte (Figure 24). Ils ne semblent donc pas participer à la dispersion ou prédation des graines dans les fèces de gorilles des plaines de l'Ouest.

4.2.3. Limite de l'étude

Avec des résultats originaux, cette étude doit toutefois être considérée comme exploratoire. En effet, seules cinq fèces ont pu être suivies, et cela à cause d'une faible présence de gorilles dans la zone d'étude. Les équipes de la SEGC constatent depuis plusieurs années une diminution des populations de gorilles dans ses alentours, ainsi qu'une émergence d'individus atteint d'une maladie de la peau. Des études sur ce sujet permettraient de mettre en lumière la significativité de la diminution des populations et les causes de celle-ci. Quoi qu'il en soit, répéter cette étude sur un plus large échantillon et une période couvrant toutes les saisons de fructification permettrait de révéler une plus grande diversité de disperseurs secondaires et d'établir l'importance de leur rôle respectif.

4.3. Impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines

Les tests de germination ont révélé un impact positif du passage des graines dans le tractus digestif des chimpanzés sur leur germination. Un effet de scarification a été observé mais pas d'effet significatif de désinhibition après passage dans le tractus digestif. Aucune différence de délais de germination entre les quatre traitements n'a été observée.

Sur les 340 graines plantées, seules deux non digérées ont été attaquées par un champignon. Or, lors des sorties sur le terrain, des pathogènes semblables s'attaquant à des graines demeurées dans des fruits gâtés ont été régulièrement observés. Cela pourrait suggérer que l'ingestion des graines préviendrait d'un développement de champignons puisque la pulpe favorise leur développement et par conséquent la mort des graines qu'elle entoure (Haurez, 2015). De plus, l'enveloppe externe du fruit n'a pas été conservée autour des graines du traitement n°4 (seule la pulpe l'était). Cette enveloppe pourrait contenir davantage d'agent inhibiteur et/ou favoriser le développement de pathogène.

La présence de matière fécale n'influence pas significativement le taux de germination des graines. Celle-ci pouvant être propice au développement de pathogènes, des champignons non détectés auraient pu ainsi diminuer le pouvoir germinatif des graines, ce qui expliquerait le taux de germination légèrement plus faible pour ce traitement par rapport aux graines digérées et lavées.

Les es graines provenant des fruits frais ont été récoltées sous un même individu, les traitements associés souffrent ainsi d'un manque de variabilité.

5. Conclusion et perspectives

Ce travail de fin d'études a permis de (I) présenter et comparer les communautés de disperseurs primaires de *Diospyros polystemon*, *Xylopiya aethiopica* et *Xylopiya hypolampra*, (II) de mettre en lumière les processus de dispersion et prédation secondaire des graines présentes dans les fèces de gorilles et (III) d'évaluer l'impact du passage dans le tractus digestif des chimpanzés sur la germination des graines de *D. polystemon*.

Les observations directes et indirectes des arbres cibles ont permis de révéler la disponibilité des fruits charnus de *D. polystemon* pour les animaux terrestres contrairement aux graines arillées des *Xylopiya* qui profitent très majoritairement aux espèces arboricoles. Malgré la sous-représentation des primates, les observations de *D. polystemon* ont révélé que les graines de cette essence pourraient subir une pression de prédation par les ruminants contrairement à celles des *Xylopiya*, consommées et dispersées par les oiseaux. Cette étude a également mis en lumière l'inattendue importance des souimangas en tant que disperseurs des graines de *X. aethiopica* ainsi que la capacité du touraco géant à disperser un nombre important de graines de relativement grande taille. Une étude du contenu des fèces et du rumen/jabot des céphalophes, du touraco géant et du chevrotain aquatique permettrait d'évaluer leurs impacts sur la viabilité des graines qu'ils consomment. Une étude similaire sur un plus grand échantillonnage et/ou avec l'utilisation de techniques d'observation supplémentaires permettrait de pallier la principale limite de ce travail : la sous-représentation des primates.

Malgré un faible échantillonnage, le suivi des fèces de gorille a permis de révéler trois espèces consommatrices de leur contenu et de mettre en lumière la coprophagie des céphalophes. Compte tenu du fait que les graines seraient la seule source nutritive dans les fèces, ces ruminants joueraient principalement un rôle de prédateur sur les graines qu'ils consomment.

Enfin, les tests de germination ont révélé que le passage des graines de *D. polystemon* dans le tractus digestif des chimpanzés améliore significativement leur germination via un effet de scarification et en limitant l'apparition de pathogène. La présence de pulpe ou matière fécale autour des graines réduit légèrement le taux de germination. Aucune différence de délais de germination n'a été observée entre les traitements. Les chimpanzés fournissent ainsi un service écologique de dispersion à *D. polystemon*. Dans un contexte de changement climatique et d'appauvrissement des forêts tropicales, il est recommandable de prendre en considération son rôle dans la dynamique de ces forêts lors de futurs projets de conservations. De plus, un approfondissement de cette étude par un test de croissance en pépinière permettrait d'évaluer l'impact des différents retards de germination sur la croissance des plantules.

6. Bibliographie

- Babweteera F. & Brown N., 2010. *Spatial patterns of tree recruitment in East African tropical forests that have lost their vertebrate seed dispersers*. Journal of Tropical Ecology, 26(2), 193–203.
- Beaune D., Bretagnolle F., Bollache L., Hohmann G., Surbeck M. & Fruth B., 2013. *Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest*. Biodivers Conserv 22, 225–238.
- Bollen A., Elsacker L. & Ganzhorn J., 2004. *Relations between fruits and disperser assemblages in a Malagasy littoral forest: A community-level approach*. Journal of Tropical Ecology, 20, 599–612.
- Bohning-Gaese K., Gaese B.H. & Rabemanantsoa S.B., 1999. *Importance of primary and secondary seed dispersal in the malagasy tree Commiphora guillaumini*. Ecology 80, 821–822.
- Bush E.R. et al., 2020a. *Long-term collapse in fruit availability threatens Central African forest megafauna*. Science 370, 1219–1222.
- Bush E.R. et al., 2020b. *Rare ground data confirm significant warming and drying in western equatorial Africa*. PeerJ 2020(4), 1–29.
- Camfield A., 2004. "Columbidae" (On-line), Animal Diversity Web. <https://animaldiversity.org> (03/08/2022).
- Campos-Arceiz A. & Blake S., 2011. *Megagardeners of the forest – the role of elephants in seed dispersal*. Acta Oecologica, Frugivores and Seed Dispersal: Mechanisms and Consequences of a Key Interaction for Biodiversity 37, 542–553.
- Chappuis C., 2000. *African bird sounds, 1-15*. SEOF, Nat. Sound Arch., Londres.
- Chen S.-C., Cornwell W.K., Zhang H.-X. & Moles A.T., 2017. *Plants show more flesh in the tropics: variation in fruit type along latitudinal and climatic gradients*. Ecography 40, 531–538.
- Correa D., Alvarez Davila E. & Stevenson P., 2014. *Plant dispersal systems in Neotropical forests: Availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits?* Global Ecology and Biogeography 24, 203–214.
- d'Aspremont Lynden M., 2020. *Rôle écologique de l'éléphant de forêt (Loxodonta cyclotis Matschie, 1900) en tant que disperseur et prédateur d'espèces ligneuses gabonaises*. Travail de Fin d'Étude. Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique
- Daniels C.L, Downs C.T. & Maclean, G.L., 2001. *Arthropods in the diet of nectarivorous sunbirds (Passeriformes: Nectariniidae) and sugarbirds (Passeriformes: Promeropidae)*. Durban Museum Novitates, 26, 45-48.
- Daversa D., 2008. *SEGC Base Map Vector and Raster Spatial Data, Data Description and Organization*. SEGC Database.
- Dirzo, R., Yong H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B. & Collen B., 2014. *Defaunation in the Anthropocene*. Science (New York, N.Y.), 345, 401–6.

-
- Elder W.H. & Elder N.L., 1970. *Social groupings and primate associations of the bushbuck (Tragelaphus scriptus)*, 34, 356–362.
- Fonteyn D., 2017. *Impacts comparés de trois régimes fonciers sur la biodiversité et la biomasse forestière au sud-est du Cameroun*. Travail de Fin d'Etudes. Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique
- Forget P.-M., 1993. *Post-dispersal predation and scatterhoarding of Dipteryx panamensis (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama*. *Oecologia*, 94(2), 255–261.
- Forget P.M. & Wenny D., 2005. *How to elucidate seed fate? A review of methods used to study seed removal and secondary seed dispersal*. Wallingford: CABI, 379–393.
- Fourrier, M.S., 2013. *The Spatial and Temporal Ecology of Seed Dispersal by Gorillas in Lopé National Park, Gabon: Linking Patterns of Disperser Behavior and Recruitment in an Afrotropical Forest*. PhD thesis, Université de Washington, St. Louis, Missouri, Etats-Unis.
- Furuichi T., Inagaki H. & Angoue-Ovono S., 1997. *Population Density of Chimpanzees and Gorillas in the Petit Loango Reserve, Gabon: Employing a New Method to Distinguish Between Nests of the Two Species*. *International Journal of Primatology* 18, 1029–1046.
- Gautier-Hion A. et al., 1985a. *Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community*. *Oecologia*, 65(3), 324–337.
- Gautier-Hion A., et al., 1985b. *Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité*. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie* 40, 405–434.
- Greenberg S., 2022. *Timelapse: An Image Analyser for Camera Traps*. Greenberg Consulting Inc., San Francisco, États-Unis.
- Gregory T., Carrasco Rueda F., Deichmann J., Kolowski J. & Alonso A., 2014. *Arboreal camera trapping: taking a proven method to new heights*. *Methods Ecol Evol* 5, 443–451.
- Hämäläinen A. et al., 2017. *The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores*. *Ecosphere*, 8(2), e01685.
- Hamann A. & Curio E., 1999. *Interactions among Frugivores and Fleshy Fruit Trees in a Philippine Submontane Rainforest*. *Conservation Biology* 13, 766–773.
- Haurez B., 2015a. *Rôle du gorille des plaines de l'Ouest (Gorilla gorilla gorilla) dans la régénération des forêts denses humides et interaction avec l'exploitation sélective de bois d'œuvre*. PhD thesis, Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique.
- Haurez B., Daïnou K., Tagg N., Petre C.-A. & Doucet J.-L., 2015b. *The role of great apes in seed dispersal of the tropical forest tree species Dacryodes normandii (Burseraceae) in Gabon*. *Journal of Tropical Ecology* 31.
- Houngbégnon F.G.A., 2022. *Écologie des céphalophes d'Afrique centrale : Rythmes d'activité et rôle dans la dispersion des graines*. PhD thesis, Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique.
-

- Houngbégnon F.G.A., Sonké B., Vermeulen C. & Doucet J.-L., 2019. *État des connaissances sur les céphalophes (genres Cephalophus et Philantomba) des forêts denses humides d'Afrique centrale (synthèse bibliographique)*. Biotechnol. Agron. Soc. Environ.
- Howe H. & Smallwood J., 1982. *Ecology of Seed Dispersal*, Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 201–228.
- Idani G., 1986. *Seed dispersal by pygmy chimpanzees (Pan paniscus): A preliminary report*. Primates 27, 441–447.
- IUCN, 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1. <https://www.iucnredlist.org> (09/08/2022).
- Janzen D., 1970. *Herbivores and number of tree species in tropical forests*. The American Naturalist, 104, 501–528.
- Kays R. et al., 2011. *The effect of feeding time on dispersal of Virola seeds by toucans determined from GPS tracking and accelerometers*. Acta Oecologica, 37(6), 625–631.
- Kingdon J., 1997. *The Kingdon field guide to African mammals*. A&C Black Publishers Ltd, London.
- Kitamura S. et al., 2004. *Dispersal of Aglaia spectabilis, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest in Thailand*. Journal of Tropical Ecology, 20(4), 421–427.
- Leseigneur C.D.C., Verburgt L. & Nicolson S.W., 2007. *Whitebellied sunbirds (Nectarinia talatala, Nectariniidae) do not prefer artificial nectar containing amino acids*. J Comp Physiol B 177, 679–685.
- Majolo B. & Ventura R., 2004. *Apparent feeding association between Japanese macaques (Macaca fuscata yakui) and sika deer (Cervus nippon) living on Yakushima Island, Japan*. Ethology Ecology & Evolution 16, 33–40.
- Meunier Q., Doucet J.-L., & Moumbogou C, 2015. *Les Arbres Utiles du Gabon*. Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique.
- Moupela C., Doucet J.-L., Daïnou K., Tagg N., Bourland N. & Vermeulen C., 2014. *Dispersal and predation of diaspores of Coula edulis Baill. in an evergreen forest of Gabon*. African Journal of Ecology, 52(1), 88–96.
- Maruhashi T., 1980. *Feeding behavior and diet of the Japanese monkey (Macaca fuscata yakui) on Yakushima Island, Japan*. Primates 21, 141–160.
- Nguembock B., Diane E. & Mahamat S., 2019. *Bird survey in a forest mountain of Congo Basin (Eloumden, Cameroon) and diversity analysis confirm high diversity of world second reserve and correlation between species diversity and vegetation*. International International Journal of Avian & Wildlife Biology 4.
- Poulsen J., 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.

-
- R Development Core Team, 2021. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rogers E.M., Maisels F., Williamson E.A., Fernandez M. & Tutin C.E.G., 1990. *Gorilla diet in the Lopé Reserve, Gabon: A nutritional analysis*. *Oecologia* 84, 326–339.
- Schupp E.W., 1993. *Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals*. *Vegetatio*, 107(1), 15–29.
- Seavy N.E., Apodaca C.K. & Balcomb S.R., 2001. *Associations of Crested Guinea fowl *Guttera pucherani* and monkeys in Kibale National Park, Uganda*. *Ibis* 143, 310–312.
- Sekar N., Giam X., Sharma N.P., Sukumar R., 2016. *How much *Dillenia indica* seed predation occurs from Asian elephant dung?* *Acta Oecologica* 70, 53–59.
- Sinclair I., Ryan P., Arlott N., Hayman P. & Harris A., 2010. *Birds of Africa, South of the Sahara*. Struik Nature.
- Sonké B. & Couvreur T., 2014. *Tree diversity of the Dja Faunal Reserve, southeastern Cameroon*. *Biodiversity data journal* 2, e1049.
- Sun C. & Moermond T.C., 1997a. *Foraging Ecology of three sympatric Turacos in a montane forest in Rwanda*. *The Auk*, 114(3), 396–404.
- Sun C., Moermond T.C. & Givnish T.J., 1997b. *Nutritional Determinants of Diet in Three Turacos in a Tropical Montane Forest*. *The Auk* 114, 200–211.
- Terborgh J., Pitman N., Silman M., Schiinter H & Núñez P.V., 2002. *Maintenance of Tree Diversity in Tropical Forests*. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford: CABI Publishing in, 1–17.
- Thomson F.J., Moles A.T., Auld T.D. & Kingsford R.T., 2011. *Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass*. *Journal of Ecology* 99, 1299–1307.
- Tossens S., 2021. *Évaluation de l'impact de l'exploitation forestière sélective sur la biodiversité mammalienne à l'aide de pièges photographique et de capteurs acoustiques dans le Sud-Est du Cameroun*. Travail de Fin d'Etudes. Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique
- Tosso F. et al., 2018. *Characterization of animal communities involved in seed dispersal and predation of *Guibourtia tessmannii* (Harms) J.Léonard, a species newly listed on Appendix II of CITES*. *African Journal of Ecology*, 56(3), 468–476.
- 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., Rodriguez-Perez J. & Pías B., 2008. *Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth*. *Ecology*, 89, 95–106.
- Tutin C.E.G., Parnell R.J. & White F., 1996. *Protecting Seeds from Primates: Examples from *Diospyros* spp. in the Lopé Reserve, Gabon*. *Journal of Tropical Ecology* 12, 371–384.
-

-
- Vandeweghe J.P., 2011. *Lopé, Waka et Monts Birougou : Le moyen Ogooué et le massif Du Chaillu*. Wildlife Conservation Society (WCS) (Parcs nationaux du Gabon), Libreville, Gabon.
- Vander Wall S.B. & Longland W.S., 2004. *Diplochory: are two seed dispersers better than one?* Trends in Ecology & Evolution, 19(3), 155–161.
- Vander Wall S.B., Kuhn K.M. & Beck M.J., 2005. *Seed Removal, Seed Predation, and Secondary Dispersal*. Ecology, 86(3), 801–806.
- van Niekerk J. & van Ginkel C., 2004. *The feeding behaviour of pigeons and doves on sown grain crops on the South African Highveld*. Ostrich 75, 39–43.
- Voysey B., 1995. *Seed dispersal by gorillas in the Lopé reserve, Gabon*. Ph.D thesis, Université d'Édimbourg, Écosse.
- White L.J.T., 1992. *Vegetation history and logging disturbance: effects on rain forest in the Lopé Reserve, Gabon (with special emphasis on elephants and apes)*. Ph.D thesis. Université d'Édimbourg, Écosse.
- White L.J.T., 1994. *Patterns of Fruit-Fall Phenology in the Lopé Reserve, Gabon*. Journal of Tropical Ecology, 10(3), 289–312.
- White L. & Abernethy K.A., 1996. *Guide de la Végétation de la Réserve de la Lopé*. Libreville, Gabon.
- Whitney K. & Smith T., 1998. Habitat use and resource tracking by African Ceratogymna hornbills: Implications for seed dispersal and forest conservation. Animal Conservation 1, 107–117.
- Williamson E. A., 1988. *Behavioural ecology of western lowland gorillas in Gabon*. Ph.D thesis, Université de Stirling, Écosse.
- Wilks C.M. & Issembé Y.A., 2000. *Guide pratique d'identification : les arbres de la Guinée Equatoriale. Région Continentale*. Bata, Guinée Equatoriale.

7. Annexes

A. Espèces et comportements observés dans les houppiers de (A) six *D. polystemon*, (B) six *X. hypolampra* et (C) deux *X. aethiopica*, avec NI = aucune interaction, CP = consommation de pulpe, D = destruction de graine, C = Ingestion des graines, Nobs = Nombre total d'observations.

A) *Diopsiros polystemon*

| Ordre | Famille | Espèce | Nom commun | NI | CP | D | C | Nobs |
|------------------------|---------------|---------------------------------|-----------------------|----|----|---|---|------|
| Oiseaux | | | | | | | | |
| Colombiformes | | | | | | | | |
| | Columbidae | <i>Treron calvus</i> | Colombar à front nu | 0 | 4 | 0 | 0 | 4 |
| Musophagiformes | | | | | | | | |
| | Musophagidae | <i>Corythaeca cristata</i> | Touraco géant | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| Passeriformes | | | | | | | | |
| | Dicruridae | <i>Dicrurus atripennis</i> | Drongo de forêt | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Nectariniidae | <i>Cyanomitra olivacea</i> | Souimanga olivâtre | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Oriolidae | <i>Oriolus brachyrhynchus</i> | Loriot à tête noire | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Pycnonotidae | <i>Criniger chloronotus</i> | Bulbul à dos vert | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Piciformes | | | | | | | | |
| | Lybiidae | <i>Pogoniulus subsulphureus</i> | Barbion à gorge jaune | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Mammifères | | | | | | | | |
| Rodentia | | | | | | | | |
| | Sciuridae | <i>Écureuil spp.</i> | Écureuils | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | | 6 | 5 | 0 | 1 | 12 |

B) *Xylopia hypolampra*

| | | | | | | | | |
|-----------------------|-----------------|---------------------------------|----------------------------|---|---|---|----|----|
| Oiseaux | | | | | | | | |
| Bucerotiformes | | | | | | | | |
| | Bucerotidae | <i>Bycanistes fistulator</i> | Calao siffleur | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Bucerotidae | <i>Ceratogymna atrata</i> | Calao à casque noir | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Bucerotidae | <i>Tockus camurus</i> | Calao pygmée | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Passeriformes | | | | | | | | |
| | Pycnonotidae | <i>Eurillas latirostris</i> | Bulbul à moustaches jaunes | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Pycnonotidae | <i>Eurillas virens</i> | Bulbul verdâtre | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | Pycnonotidae | <i>Ixonotus guttatus</i> | Bulbul tacheté | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Pycnonotidae | <i>Phyllastrephus icterinus</i> | Bulbul ictérin | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Sturnidae | <i>Lamprotornis splendidus</i> | Choucador splendide | 1 | 0 | 0 | 2 | 3 |
| Piciformes | | | | | | | | |
| | Lybiidae | <i>Pogoniulus subsulphureus</i> | Barbion à gorge jaune | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| Psittaciformes | | | | | | | | |
| | Psittacidae | <i>Psittacus erithacus</i> | Perroquet jaco | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Mammifères | | | | | | | | |
| Primates | | | | | | | | |
| | Cercopithecidae | <i>Cercopithecus cephus</i> | Moustac | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Rodentia | | | | | | | | |
| | Sciuridae | <i>Écureuil spp.</i> | Écureuil | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 |
| Total | | | | 4 | 3 | 0 | 11 | 18 |

C) *Xylopi aethiopica*

| Ordre | Famille | Espèce | Nom commun | NI | CP | D | C | Nobs |
|-----------------------|---------------|----------------------------------|--------------------------|----|----|---|----|------|
| Mammifères | | | | | | | | |
| Rodentia | | | | | | | | |
| | Sciuridae | <i>Ecureuil spp.</i> | Ecureuil spp. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Oiseaux | | | | | | | | |
| Bucerotiformes | | | | | | | | |
| | Bucerotidae | <i>Tockus camurus</i> | Calao pygmée | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Bucerotidae | <i>Tockus hartlaubi</i> | Calao de Hartlaub | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Columbiformes | | | | | | | | |
| | Columbidae | <i>Turtur tympanistria</i> | Tourtelette tambourette | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Passeriformes | | | | | | | | |
| | Campephagidae | <i>Campephaga quiscalina</i> | Échenilleur pourpré | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Nectariniidae | <i>Cinnyris chloropygius</i> | Souimanga à ventre olive | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Nectariniidae | <i>Cyanomitra cyanoaema</i> | Souimanga à gorge bleue | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Nectariniidae | <i>Cyanomitra olivacea</i> | Souimanga olivâtre | 0 | 0 | 0 | 6 | 6 |
| | Nectariniidae | <i>Hedydipna collaris</i> | Souimanga à collier | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| | Nectariniidae | <i>Souimanga spp.</i> | Souimanga sp. | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | Pycnonotidae | <i>Eurillas virens</i> | Bulbul verdâtre | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 |
| | Pycnonotidae | <i>Phyllastrephus icterinus</i> | Bulbul ictérin | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | Pycnonotidae | <i>Thescechichla leucopleura</i> | Bulbul des raphias | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | Zosteropidae | <i>Zosterops stenocricotus</i> | Zostérops forestier | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Nectariniidae | <i>Anthreptes rectirostris</i> | Souimanga à bec droit | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Piciformes | | | | | | | | |
| | Lybiidae | <i>Barbican spp.</i> | Barbican spp. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Lybiidae | <i>Gymnobucco calvus</i> | Barbican chauve | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Lybiidae | <i>Pogoniulus scolopaceus</i> | Barbion grivelé | 1 | 0 | 0 | 5 | 6 |
| | Lybiidae | <i>Pogoniulus subsulphureus</i> | Barbion à gorge jaune | 1 | 0 | 0 | 12 | 13 |
| | Lybiidae | <i>Tricholaema flavipunctata</i> | Barbican hérissé | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | | 6 | 0 | 0 | 44 | 50 |

- B. Espèces et comportements observés aux pieds de (A) huit *D. polystemon*, (B) un *X. aethiopica* et (C) trois *X. hypolampra*, avec NI = aucune interaction, INC = Interaction sans contact, CP = consommation de pulpe, Cin = Consommation de fruits entiers dans le tas, Cout = Consommation de fruits entiers hors du tas, Ncons = Nombre total de visites avec ingestion de graines (Cin + Cout), Nobs = Nombre total de visites.

(A) *Diospyros polystemon*

| Ordre | Famille | Espèce | Nom commun | NI | INC | CP | Cin | Cout | Ncons | Nobs |
|------------------------|---------------|---------------------------------|----------------------------|-----|-----|----|-----|------|-------|------|
| Mammifères | | | | | | | | | | |
| Artiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peter | 9 | 12 | 1 | 18 | 26 | 44 | 66 |
| | Bovidae | <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | 8 | 0 | 0 | 3 | 1 | 4 | 12 |
| | Bovidae | <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | 5 | 1 | 0 | 1 | 2 | 3 | 9 |
| | Bovidae | <i>Syncerus caffer</i> | Buffle de forêt | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | Suidae | <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère roux | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 4 |
| | Tragulidae | <i>Hyemoschus aquaticus</i> | Chevrotain aquatique | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 3 | 7 |
| Carnivora | | | | | | | | | | |
| | Felidae | <i>Profelis aurata</i> | Chat doré | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | Herpestidae | <i>Complax mangoustes</i> | Complexe mangoustes | 8 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 |
| | Viverridae | <i>Genetta servalina</i> | Genette servaline | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Cetartiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 |
| Pholidota | | | | | | | | | | |
| | Manidae | <i>Manis gigantea</i> | Pangolin géant | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Primates | | | | | | | | | | |
| | Hominidae | <i>Gorilla gorilla</i> | Gorille de l'Ouest | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | Hominidae | <i>Pan troglodytes</i> | Chimpanzé | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Proboscidea | | | | | | | | | | |
| | Elephantidae | <i>Loxodonta cyclotis</i> | Éléphant de forêt | 7 | 3 | 0 | 1 | 1 | 2 | 12 |
| Rodentia | | | | | | | | | | |
| | Hystriidae | <i>Atherurus africanus</i> | Athérure africain | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 |
| | Muridae | <i>Muridae sp.</i> | Muridae sp. | 38 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 43 |
| | Sciuridae | <i>Funisciurus lemniscatus</i> | Funisciure rayé | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 |
| Oiseaux | | | | | | | | | | |
| Columbiformes | | | | | | | | | | |
| | Columbidae | <i>Turtur brehmeri</i> | Tourtelette demoiselle | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Galliformes | | | | | | | | | | |
| | Numididae | <i>Agelastes niger</i> | Pintade noire | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Phasianidae | <i>Peliperdix lathamii</i> | Francolin de Latham | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Gruiformes | | | | | | | | | | |
| | Sarothruridae | <i>Sarothrura pulchra</i> | Râle perlé | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| Passeriformes | | | | | | | | | | |
| | Muscicapidae | <i>Chamaetylas poliocephala</i> | Cossyphé à poitrine brune | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | Pellorneidae | <i>Illadopsis cleaveri</i> | Akalat à tête noire | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | Turdidae | <i>Geokichla princei</i> | Grive olivâtre | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Turdidae | <i>Neocossyphus rufus</i> | Néocossyphé à queue rousse | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Reptiles | | | | | | | | | | |
| Squamata | | | | | | | | | | |
| | Elapidae | <i>Naja nigricollis</i> | Cobra cracheur à cou noir | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | | 127 | 34 | 6 | 23 | 35 | 58 | 225 |

(B) *Xylopia aethiopica*

| Ordre | Famille | Espèce | Nom commun | NI | INC | CP | Cin | Cout | Ncons | Nobs |
|------------------------|-----------------|--------------------------------|----------------------------|----|-----|----|-----|------|-------|------|
| Mammifères | | | | | | | | | | |
| Artiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peter | 15 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 17 |
| | Bovidae | <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Suidae | <i>Potamochoerus porcus</i> | Potamochère roux | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Carnivora | | | | | | | | | | |
| | Viverridae | <i>Civettictis civetta</i> | Civettes africaine | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Viverridae | <i>Genetta servalina</i> | Genette servaline | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Cetartiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Primates | | | | | | | | | | |
| | Cercopithecidae | <i>Cercopithecus cephus</i> | Moustac | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Proboscidea | | | | | | | | | | |
| | Elephantidae | <i>Loxodonta cyclotis</i> | Éléphant de forêt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Rodentia | | | | | | | | | | |
| | Muridae | <i>Muridae sp.</i> | Muridae sp. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Sciuridae | <i>Ecureuil sp.</i> | Ecureuil sp. | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Oiseaux | | | | | | | | | | |
| Galliformes | | | | | | | | | | |
| | Numididae | <i>Agelastes niger</i> | Pintade noire | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Numididae | <i>Guttera plumifera</i> | Pintade plumifère | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Passeriformes | | | | | | | | | | |
| | Pycnonotidae | <i>Eurillas latirostris</i> | Bulbul à moustaches jaunes | 1 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 5 |
| Total | | | | 29 | 5 | 0 | 2 | 5 | 7 | 41 |

(C) *Xylopia hypolampra*

| Ordre | Famille | Espèce | Nom commun | NI | INC | CP | Cin | Cout | Ncons | Nobs |
|------------------------|-----------------|----------------------------------|----------------------------|----|-----|----|-----|------|-------|------|
| Mammifères | | | | | | | | | | |
| Artiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Cephalophus callipygus</i> | Céphalophe de Peter | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 4 | 6 |
| | Bovidae | <i>Cephalophus dorsalis</i> | Céphalophe à bande dorsale | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 5 |
| | Bovidae | <i>Cephalophus silvicultor</i> | Céphalophe à dos jaune | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Carnivora | | | | | | | | | | |
| | Viverridae | <i>Genetta servalina</i> | Genette servaline | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Cetartiodactyla | | | | | | | | | | |
| | Bovidae | <i>Philantomba monticola</i> | Céphalophe bleu | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 3 |
| | Bovidae | <i>Syncerus caffer</i> | Buffle de forêt | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Primates | | | | | | | | | | |
| | Cercopithecidae | <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandrill | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Proboscidea | | | | | | | | | | |
| | Elephantidae | <i>Loxodonta cyclotis</i> | Éléphant de forêt | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Rodentia | | | | | | | | | | |
| | Muridae | <i>Muridae sp.</i> | Muridae sp. | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| | Nesomyidae | <i>Cricetomys emini</i> | Cricétome de forêt | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Sciuridae | <i>Ecureuil sp.</i> | Ecureuil sp. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Sciuridae | <i>Funisciurus lemniscatus</i> | funisciure rayé | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Oiseaux | | | | | | | | | | |
| Columbiformes | | | | | | | | | | |
| | Columbidae | <i>Streptopelia semitorquata</i> | Tourterelle à collier | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Columbidae | <i>Turtur tympanistría</i> | Tourtelette tambourette | 6 | 8 | 0 | 1 | 2 | 3 | 17 |
| Passeriformes | | | | | | | | | | |
| | Pittidae | <i>Pitta angolensis</i> | Brève d'Angola | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Pycnonotidae | <i>Criniger Calurus</i> | Bulbul à barbe blanche | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| | Turdidae | <i>Neocossyphus rufus</i> | Néocossyphé à queue rousse | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Total | | | | 36 | 11 | 0 | 6 | 4 | 10 | 57 |

C. Fiche d'encodage des données d'observation directe.

N° de fiche :
Date :

Espèce / Code AC :
Longitude / Latitude :

FICHE TERRAIN ARBRE CIBLE

| ### AM ### | | | | | | | | |
|-------------------|---------|--------|---------|---------------|-------|--------|-------|--------------|
| N° | Heures | | Espèces | Comportements | | | | Commentaires |
| | Arrivée | Départ | | Inges. | Aban. | Destr. | Repos | |
| 1 | | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | |
| 4 | | | | | | | | |
| 5 | | | | | | | | |
| 6 | | | | | | | | |
| 7 | | | | | | | | |
| 8 | | | | | | | | |
| 9 | | | | | | | | |
| 10 | | | | | | | | |
| 11 | | | | | | | | |
| 12 | | | | | | | | |
| 13 | | | | | | | | |
| 14 | | | | | | | | |
| 15 | | | | | | | | |
| 16 | | | | | | | | |
| 17 | | | | | | | | |

| ### PM ### | | | | | | | | |
|-------------------|---------|--------|---------|---------------|-------|--------|-------|--------------|
| N° | Heures | | Espèces | Comportements | | | | Commentaires |
| | Arrivée | Départ | | Inges. | Aban. | Destr. | Repos | |
| 18 | | | | | | | | |
| 19 | | | | | | | | |
| 20 | | | | | | | | |
| 21 | | | | | | | | |
| 22 | | | | | | | | |
| 23 | | | | | | | | |
| 24 | | | | | | | | |
| 25 | | | | | | | | |
| 26 | | | | | | | | |
| 27 | | | | | | | | |
| 28 | | | | | | | | |
| 29 | | | | | | | | |
| 30 | | | | | | | | |
| 31 | | | | | | | | |
| 32 | | | | | | | | |
| 33 | | | | | | | | |