

Effet de la distance sur la prédation des graines par des vertébrés et invertébrés : étude de cas sur le pin d'Alep (*Pinus halepensis*)

par Omri FINKEL

La prédation des graines est un facteur important influençant largement le recrutement des plantes. Plusieurs hypothèses ont été suggérées quant à l'existence et aux modalités d'une relation entre la densité de graines et la prédation de celles-ci. Cette étude s'appuie sur la mise en place de parcelles expérimentales de graines, avec et sans prédateurs, vertébrés et invertébrés, dans et autour d'un peuplement de pins d'Alep, à des densités d'arbres différentes, pour nous apporter des éléments sur le taux de prédation en fonction de la distance aux arbres.

Introduction

Dans une tentative d'expliquer l'exceptionnelle biodiversité dans certaines régions comme les tropiques, un modèle a été proposé indépendamment par D.H. Janzen et J.C. Connell (JANZEN, 1970 ; CONNELL, 1971). Ce modèle explique la distribution spatiale observée de végétaux conspécifiques par l'effet densité de la prédation des graines. Il explique que, alors que la densité de la dispersion de graines chute en fonction de la distance à l'arbre porte-graines, la probabilité de prédation diminue aussi avec cette distance, parce que les prédateurs de graines spécialisés ont tendance à concentrer leurs efforts près des arbres porte-graines où le flux de graines est plus grand et donc la proie est plus densément présente.

Ces deux facteurs créent une courbe de recrutement de la population qui atteint son maximum à une distance de l'arbre où la probabilité de survie multipliée par la densité de graines est optimale. Cela permet d'éviter une distribution agglomérée d'une seule espèce, laissant la place à d'autres espèces pour s'y insérer.

Bien que la diminution en fonction de la distance des graines et de l'ombre (intégré dans ce modèle) soit largement acceptée (HAMMOND & BROWN, 1998), les facteurs de prédation et de survie ne le sont pas. Un certain nombre de modèles alternatifs au modèle J-C (JANZEN-CONNELL) a été proposé. Il a été suggéré que si les taux de prédation diminuent avec la distance, ce changement ne suffit pas à compenser la diminution de la densité de semis avec la distance, produisant ainsi une courbe de recrutement qui diminue constamment avec la distance (HUBBELL, 1980). En fait, la prédation des graines interagissant avec le flux de graines peut créer un large éventail de modalités d'implantation (McCANNY, 1985, NATHAN &

CASAGRANDE, 2004). Lorsque la survie augmente de façon exponentielle dans la même proportion que le flux de graines baisse, le niveau de recrutement reste égal à la distance. En réalité, la survie peut aussi diminuer avec la distance, en raison de facteurs tels que la satiété des prédateurs à proximité de la plante mère.

De nombreuses tentatives ont été faites pour tester les prédictions de l'hypothèse de J-C dans une grande variété d'habitats et de conditions, généralement des tests pour vérifier si le taux de prédation diminue avec le couple densité /distance. Considérée séparément, cette composante est appelée « hypothèse de l'évitement » (*escape hypothesis*) (HOWE & SMALLWOOD, 1982). Il est à noter qu'un test de cette hypothèse peut offrir un soutien au modèle J-C, mais ne peut le différencier de solutions alternatives comme le modèle de Hubble (HUBBELL, 1980), les deux modèles supposant que la survie augmente avec la distance. Beaucoup de ces résultats ont été résumés dans des revues (CLARK & CLARK, 1984 ; HAMMOND & BROWN, 1998) qui ont abouti à des conclusions mitigées. Dans une méta-analyse récente, HYATT *et al.* (2003) ont recueilli des données de 40 études pour comparer la prédation des graines et la survie des semis à des distances différentes des arbres. Ils n'ont trouvé aucune corrélation entre les distances des porte-graines et la probabilité de prédation.

Cependant, l'effet densité/dépendance sur la prédation de graines peut être trouvé dans certaines conditions environnementales plutôt que d'autres, ou avec certains types de prédateurs. Les expérimentations d'exclusion consti-

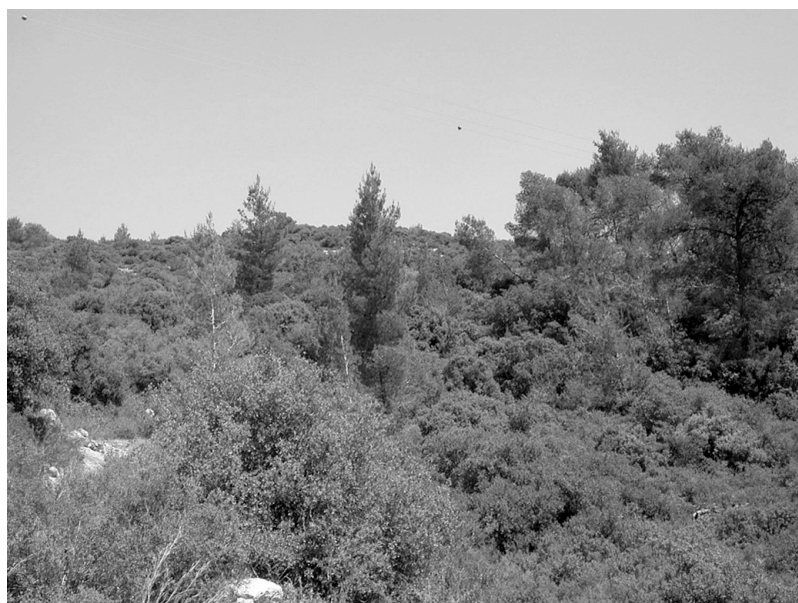
tuent un outil important pour comprendre comment les différents types de prédateurs affectent le recrutement des plantes, et aussi pour apprendre le rôle que les différents prédateurs jouent dans les schémas de recrutement d'un même habitat. Des expériences comme celles-ci ont été exclues de la méta-analyse (HYATT *et al.* 2003) étant donné qu'elles ne décrivent pas le taux global de prédation. Les caractéristiques du prédateur ont été identifiées pour déterminer la relation densité/dépendance (HAMMOND & BROWN, 1998). Les études groupées de Hammond & Brown par type de prédateurs ont montré que les invertébrés semblaient être davantage dépendants de la densité que les vertébrés. Cette différence s'explique par la plus grande aire de distribution de vertébrés comparée à la distance de dispersion des proies, et par la tendance des vertébrés à être davantage généralistes.

Une autre question qui devrait être traitée concerne l'échelle. Si la densité de semis à différentes échelles spatiales, ainsi que différentes échelles temporelles, affecte le taux de prédation des graines, il est également important d'évaluer à quelle échelle cet effet a lieu. Cette question revêt une grande importance pour la conception spatiale des expériences afin de tester le taux de prédation.

J'ai abordé ces questions en procédant à une étude expérimentale de la prédation sur le terrain, comme une partie d'une étude plus vaste de la dynamique des populations actuellement en cours dans le mont Pithulim dans les collines de Judée, Israël (NATHAN, 2004). Le taux de prédation des graines de Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) a été mesuré à des densités de pins différentes en utilisant différents protocoles expérimentaux.

L'objectif de cette étude est de déterminer le taux de prédation de graines de pin de différents prédateurs sur le mont Pithulim et de trouver, s'il existe une relation entre la densité de pins et le taux de prédation des graines. Les principaux prédateurs invertébrés dans l'étude actuelle sont les fourmis, présentes dans différents nids à l'intérieur et hors du peuplement principal. Alors que chaque nid peut avoir une aire de distribution plus petite que la distance de dispersion, la distribution générale de fourmis autour du site d'étude est supérieure à la distribution de pin — les fourmis peuvent être trouvées là où il n'y a pas de pins. Ceci suggère qu'il ne faut pas supposer que les fourmis ont le même comportement que les autres invertébrés (HAMMOND & BROWN, 1998). Contrairement aux conclusions de Hammond et Brown (1998), l'effet densité sur les préda-

Photo :
Le site d'étude



teurs vertébrés était attendu dans ce cas, car ils sont plutôt susceptibles de concentrer leurs efforts sur des proies qualitatives, telles que des graines de pin.

Un autre objectif de l'étude était de tester l'effet du nombre de graines dans un échantillon, le devenir d'une seule graine est comparé à celui d'un échantillon contenant plusieurs graines. La question posée est de savoir si les échantillons avec un grand nombre de graines sont plus facilement détectés. Il était prévu que les parcelles avec un plus grand nombre de graines soient détectées plus tôt. Une autre question qui est abordée concerne les échelles temporelle et spatiale : à quelle échelle spatiale les différents prédateurs perçoivent une différence dans la densité de leur proie, et sur quelle échelle de temps son effet est le plus apparent. Il était prévu que la réponse des prédateurs à la densité des arbres soit influencée par l'ampleur de la densité et que la réponse soit dépendante du temps.

Ceci est réalisé en plaçant des parcelles de graines sur un grand nombre d'emplacements selon différentes catégories de densité d'arbres, mesurant le taux de disparition des graines et en analysant statistiquement les données recueillies.

Méthodologie

Le site d'étude

Le site est une parcelle de 60 ha comprenant un peuplement de pins d'Alep, colonisé par un maquis de *Quercus-*Arbutus** et un batha de *Sarcopoterium-Cistus*. Tous les pins du site ont été préalablement cartographiés et des orthophotos détaillées établies. Les données concernant les flux de graines sont régulièrement collectées au moyen de pièges à graines disposés à 54 endroits dans la zone d'étude. Les deux principaux prédateurs de graines qui ont été observés sur le site sont les fourmis et les souris à larges dents (*Apodermus mystacinus*). Il est également raisonnable de supposer que les oiseaux sont responsables d'au moins une petite partie de la prédation des graines.

Expérimentation de prédation des graines

Les parcelles expérimentales ont été placées dans 89 endroits de la zone, stratifiées selon différentes densités d'arbres à différentes échelles, choisies à travers la mesure de la densité d'arbres (le nombre d'arbres à trois rayons

Catégorie	Description	Nombre total de parcelles	Parcelles à une seule graine	Parcelles à plusieurs graines
s-s-s	clairsemé à tous les niveaux	21	17	4
d-s-s	dense dans l'environnement proche seulement	16	13	3
s-s-d	dense dans l'environnement lointain seulement	10	8	2
s-d-d	clairsemé dans l'environnement proche seulement	17	13	4
d-d-d	dense à tous les niveaux	25	20	5
Total		89	71	18

concentriques pour chaque maille de la grille de 1x1 mètre dans la zone d'étude : 10, 30 et 50 mètres). Puis, les mailles de la grille ont été classées en fonction de la densité des arbres selon ces trois échelles différentes. Par exemple, si une maille était située sur un bouquet dense de pins, isolé et de faible dimension, il serait classé comme «dense-clairsemé-clairsemé» ou «d-s-s» (*dense-sparse-sparse* en anglais). La catégorie «dense» a été définie par 6-25 arbres pour 10 m de rayon (0,019 à 0,08 arbres/m²) 30-150 arbres pour un cercle de 10-30 m (de 0,012 à 0,06 arbres/m²) et 60-250 arbres pour un cercle de 30-50 m (de 0,012 à 0,05 arbres/m²). La catégorie «clairsemé» est définie par : 0-3 arbres pour 10 m (0,0 à 0,01 arbres/m²), 0-15 arbres pour 10-30 m (0,0-0,006 arbres/m²) et 0-30 arbres pour 30-50 m (0,0 à 0,006 arbres/m²). Les densités ont été calculées en utilisant le logiciel SIG Arcmap (ArcMap 9.2, ESRI, Redlands, CA) et on a pris soin de s'assurer que chaque catégorie comprend au moins 5 parcelles. Sur les huit catégories possibles, les sites choisis comprenaient les cinq suivantes: «d-d-d», «d-s-s», «s-d-d», «s-s-d» et «s-s-s», les trois possibilités restantes d-d-s, s-d-s et d-s-d ne figurant pas dans suffisamment de mailles de la grille pour être incluses. Cela ne limite pas l'étude puisque les cinq catégories considérées peuvent être redimensionnées de «clairsemé» à «dense» dans les trois catégories de rayons.

Les sites ont été choisis de manière à ce que chacun des 54 pièges à graines sur le site ait une parcelle expérimentale à proximité. Cela permettra d'intégrer des données de flux de graines avec les données recueillies dans cette étude. Le nombre total de parcelles classées était de 89 (Cf. Tab. I).

Chaque parcelle présentait seulement 4 graines, une seule pour chaque traitement, afin de ne pas augmenter artificiellement la densité de semis naturels (BLATE *et al.* 1998). Le taux de prédation a été calculé à partir du moment où chaque graine a survécu. Les traitements ont été conçus pour exclure et donc distinguer, les différents prédateurs potentiels.

Tab. I :

Nombre de parcelles dans chaque catégorie

Les graines qui ont été utilisées dans l'expérience ont été extraites des cônes en chauffant pendant cinq minutes à 100°C, ce qui provoque l'ouverture des cônes en inhibant la germination. Elles ont été dépourvues de leurs ailes et peintes en rouge avec un aérosol pour faciliter leur détection.

Afin d'exclure les rongeurs, une graine a été placée dans une cage en plastique de 20x20 cm. Ce traitement sera désigné "prédation par les fourmis". Afin d'exclure les fourmis, une graine a été collée à une ficelle de 15 cm qui était attachée à la cage et placée à l'extérieur de celle-ci. Ce traitement sera désigné "prédation par les rongeurs". Une autre graine a été tout simplement placée à l'extérieur de la cage pour mesurer la perte totale de graines (aucun traitement) et une quatrième, graine "témoin", a été placée à l'intérieur de la cage et collée à une ficelle.

Des expériences préliminaires ont été menées avec les fourmis, les souris en cage et les souris à larges dents sur le site, et ont confirmé que chaque exclusion fonctionnait pour un seul type de prédateur et pas l'autre et que la peinture en spray et le chauffage n'ont pas d'incidence sur la préférence des prédateurs.

Dans 18 des 89 parcelles, cinq graines ont été placées pour chaque traitement, pour atteindre un total de 20 graines par parcelle, au lieu de quatre dans les parcelles régulières. Celles-ci seront appelées les parcelles "quintet".

Les parcelles ont été relevées au cours des deux premières semaines du mois d'août 2006, d'abord tous les jours et ensuite tous les deux ou trois jours (points sur la figure 3 représentant des relevés) jusqu'à ce que la courbe de prédation atteigne un plateau. Au total, les parcelles ont été examinées 11 fois pendant la période d'étude. 10 examens ont été effectués au cours des 15 premiers jours, et le dernier 60 jours après le démarrage. Les parcelles ont été ensuite relevées une fois de plus en octobre. Une graine disparue n'a jamais été remplacée. Ceci, couplé avec l'utilisation d'une seule graine par traitement et à la mesure de son temps de survie, nous permet d'éviter de créer un stock important de graines, qui altérerait alors le "recouvrement semencier" naturel (BLATE, 1998).

Les données recueillies dans cette expérience ont été traitées de différentes manières. Deux approches ont été appliquées afin de comparer les taux de prédation dans différentes catégories. L'une est la comparaison des pourcentages totaux des graines survivantes à différents moments avec une attention particulière

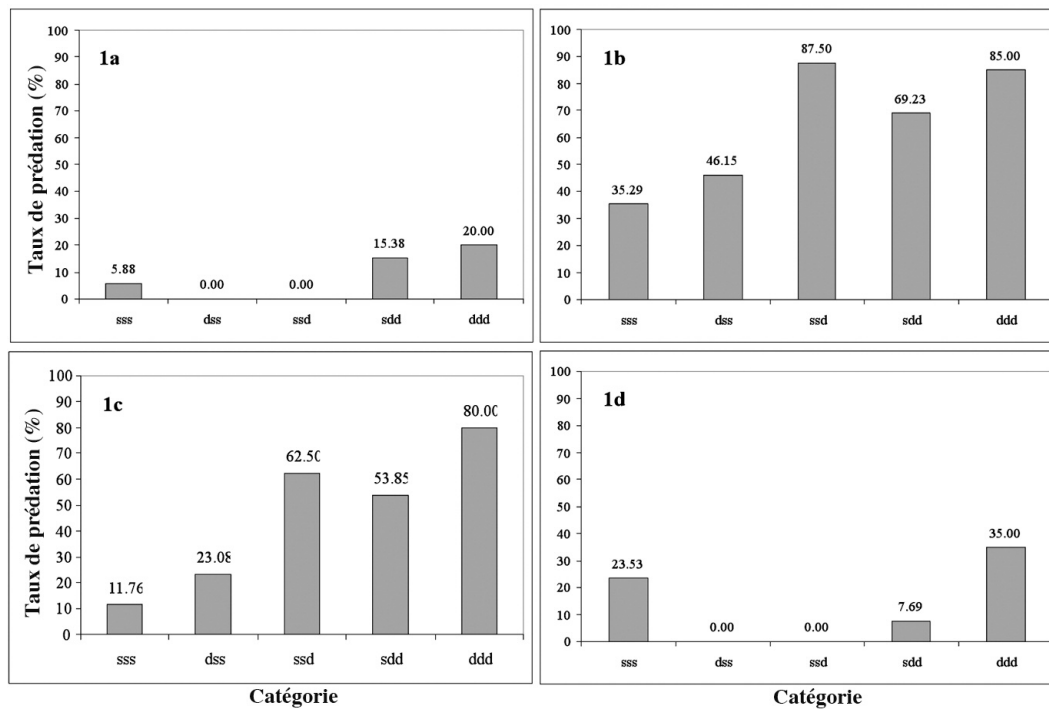
donnée aux jours 15 et 60. Cela a été fait en comptant simplement le nombre de graines ayant survécu pour chaque catégorie et chaque traitement et en divisant par le nombre initial pour chaque catégorie et traitement. Pour trouver si la différence entre les catégories est importante, un test de χ^2 a été effectué, duquel le modèle nul serait le nombre de survivants qui aurait, dans chaque catégorie, un taux de prédation uniforme. La seconde approche est de comparer la durée moyenne de survie (le temps écoulé depuis le début de l'étude jusqu'à la disparition de la graine) pour chaque catégorie. Ces moyennes ont ensuite été comparées pour trouver une différence significative en utilisant une ANOVA. Ces deux approches sont basées sur l'hypothèse que, plus tôt la graine disparaît, plus le taux de prédation sera élevé. Les analyses ci-dessus ont été réalisées séparément pour les parcelles à une seule graine et les parcelles "quintet". Ces deux types de parcelles ont ensuite été comparés en utilisant un T-test unilatéral pairé pour le temps écoulé jusqu'à ce qu'une graine soit prédatée alors que chaque parcelle "quintet" a été pairée avec son plus proche voisin de la même catégorie, ainsi que par le calcul du pourcentage de prédation des graines pour chaque type de parcelle.

Facteurs de confusion

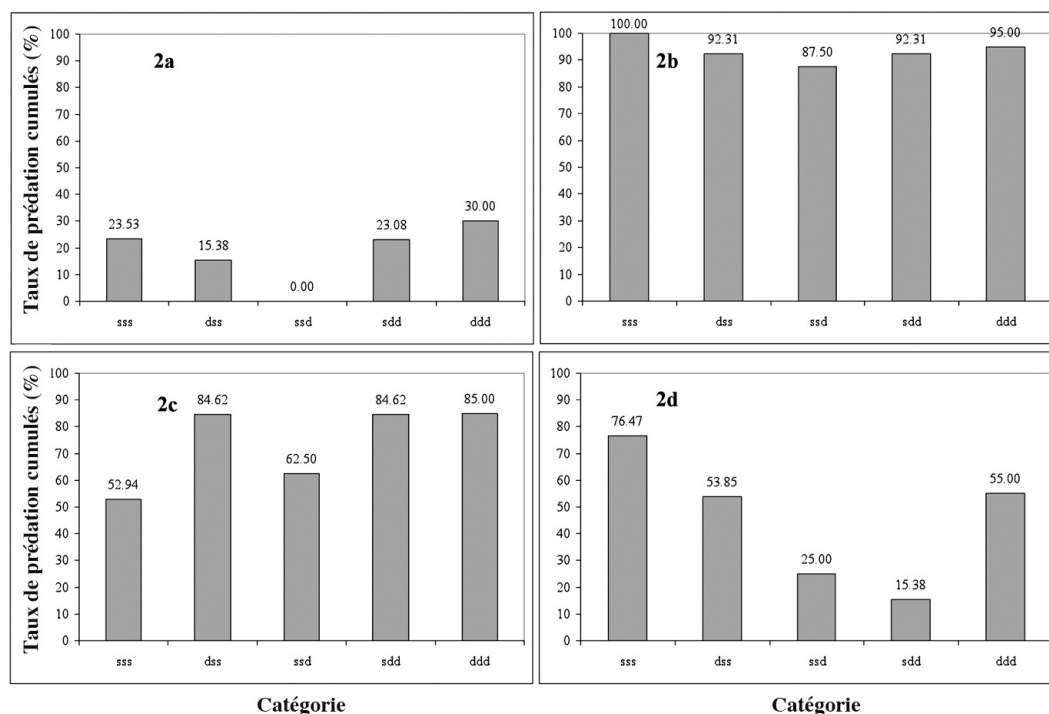
Afin d'isoler tout effet additionnel sur le taux de prédation, plusieurs autres parcelles ont été placées dans des densités identiques. Dix ont été placées sous la canopée des arbres, 10 sur un sol nu ou de roche et 10 sous un buisson. Cela a permis la comparaison des facteurs autres que la densité qui pourraient avoir influencé le taux de prédation. En outre, toutes les 89 parcelles expérimentales ont été caractérisées par un pourcentage de couverture végétale et les différentes espèces végétales présentes dans un carré de 2x2 m tout autour de la parcelle.

Résultats

En comparant les taux de survie dans des parcelles à graine unique au jour 15, la graine témoin (ficelle + cage) a disparu dans quelques cas (Cf. Fig. 1a). La prédation de graines disponibles uniquement pour les fourmis (Cf. Fig. 1d) n'était pas significativement différente entre les catégories ($\chi^2 = 4,69$, $df = 4$, $P = 0,32$). La prédation des graines disponibles uniquement pour les rongeurs (Cf. Fig. 1c) présentait toutefois un effet densité, principalement dans

**Fig. 1 :**

Taux de prédation après 15 jours pour les 4 traitements sur les 5 catégories de densité : graine de contrôle (Fig. 1a, en haut à gauche), graine sans traitement (fig. 1b). La figure 1c présente le taux de prédation pour les graines prédatées par les rongeurs et 1d celles prédatées par les fourmis. Ils sont représentés selon un axe de densité croissante (axe X) pour des classes intermédiaires et longues

**Fig. 2 :**

Le taux de prédation cumulé après 60 jours pour les 4 traitements sur les 5 catégories de densité : graine de contrôle (Fig. 2a, en haut à gauche), graine sans traitement (fig. 2b). La figure 2c présente le taux de prédation pour les graines prédatées par les rongeurs et 2d celles prédatées par les fourmis. Ils sont représentés selon un axe de densité croissante (axe X) pour des classes intermédiaires et longues.

la catégorie à longue portée radiale de 30-50 mètres ($\chi^2 = 14,06$, $df = 4$, $P = 0,007$). Le taux de prédation globale, démontré dans la figure 1b, montre une tendance similaire ($\chi^2 = 12,13$, $df = 4$, $p = 0,016$), en raison du fait que la prédation des rongeurs est beaucoup plus vaste que la prédation des fourmis.

En analysant de la même façon après 60 jours, deux observations se démarquent. L'une est le fait que toutes sauf quatre des graines non traitées ont disparu (Cf. Fig. 3b) et l'autre

est le fait que la tendance qui était visible le jour 15, n'existe plus et la prédation, ni par les fourmis, ni par les rongeurs, n'est dépendante de la densité (Cf. Fig. 3c, d). Un test de χ^2 n'a donné aucun effet de densité significatif dans aucun des traitements.

La figure 3 montre l'évolution de la prédation avec le temps. Entre les jours 10 à 15, la distribution de prédation des graines semble avoir atteint un état stable dans la plupart des cas. Au jour 60, il est évident que le plateau n'a

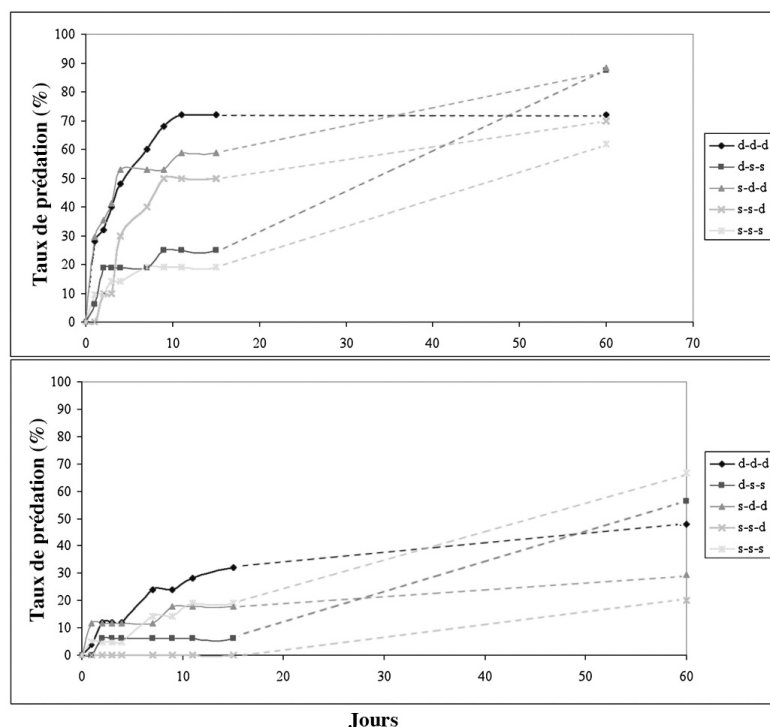


Fig. 3 :
Taux de prédation en fonction du temps avec exclusion des fourmis (en haut) et exclusion des rongeurs (en bas) dans différentes catégories. Remarquez le changement entre le jour 15 et le jour 60, en particulier pour la catégorie d-s-s. La ligne en pointillés représente la longue période entre les échantillonnages (non relevé entre jour 15 et jour 60). Cette expérimentation inclut à la fois les parcelles à graine unique et les parcelles quintet.

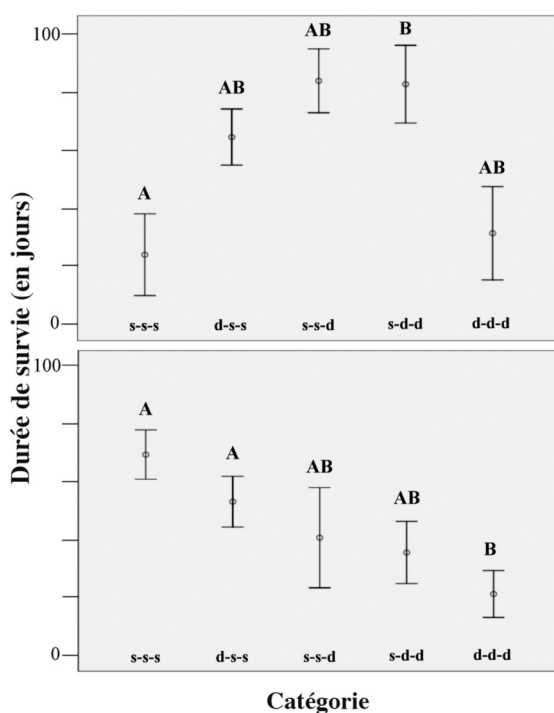


Fig. 4 :
Comparaison de la durée de survie moyenne dans différentes catégories de densité pour les graines en prédation par les fourmis (en haut) et par les rongeurs (en bas). Ces graphiques illustrent l'ensemble des données récoltées avec une durée de survie maximale fixée à 100 jours.

pas été atteint malgré tout, et que la distribution des taux de prédation a également changé.

Une deuxième analyse affiche le temps de survie moyen des graines dans chacune des catégories de densité. Cette analyse inclut tous les moments relevés. Un biais évident est que, pour certaines graines qui ont survécu plus de 60 jours, le temps de survie réel n'est pas connu. Pour résoudre ce problème, deux extrêmes ont été pris en compte. Le premier est que toutes les graines ont disparu le jour 61, juste après le dernier échantillonnage, et l'autre est que toutes avaient survécu pendant toute la saison, pour ce cas, on leur a accordé une durée de survie arbitraire des 100 jours.

Les résultats de cette analyse pour les parcelles d'une seule graine montrent une différence significative de la prédation des rongeurs entre les catégories de densité (tableaux 1,2). Une analyse *post-hoc* montre une différence significative entre les catégories "s-s-s" et "d-s-s" et "d-d-d" ($P_{ddd-sss} < 0,001$, $P_{ddd-dss} = 0,006$). La même analyse pour la prédation des fourmis montre une différence significative entre les catégories (Cf. Fig. 4 en haut, Tab. II), mais aucune corrélation significative avec la densité. En utilisant cette méthode, le taux de prédation globale était significativement différent entre les catégories, seulement avec la durée maximale de survie de 61 jours (Cf. Tab. II).

Dans les 18 parcelles à cinq graines par traitement, aucune dépendance à la densité n'émerge (Cf. Fig. 5). Un T-test païré n'a montré aucune différence significative entre les parcelles à graine unique et celles "quintet" ($t = 0,8$, $P = 0,217$).

D'autres facteurs inventoriés tels que le couvert forestier n'ont pas montré d'influence significative sur les taux de prédation.

L'effet des paramètres autres que la densité de semis a été analysé en comparant les taux de prédation dans différents environnements à des densités de graines identiques. Un test de χ^2 n'a montré aucune différence significative entre ces milieux (Cf. Tab. III).

Discussion

Les résultats montrent une corrélation significative entre la densité de pins et la prédation des graines par les rongeurs (Cf. Fig. 2d, 4). Aucune autre corrélation significative n'a été démontrée. D'autres facteurs environnementaux n'ont pas montré de corrélation avec les taux de prédation.

La corrélation trouvée n'implique pas la causalité. Il n'est pas évident de déterminer si ces rongeurs réagissent à la densité de la proie ou à un autre facteur, comme une meilleure protection contre les prédateurs ou d'un climat légèrement plus frais sous le couvert végétal d'un peuplement dense de pins. Toutefois, il convient de remarquer que les espaces clairsemés ne sont pas stériles, mais couverts de plantes de batha à des diverses densités.

L'expérimentation intitulée "facteurs de confusion" décrite ci-dessus est une tentative d'isoler plusieurs facteurs environnementaux autres que la densité qui pourraient affecter la prédation. Cependant, elle a examiné seulement la variance sur une petite échelle spatiale et seulement de trois paramètres.

D'autres facteurs qui n'ont pas été examinés peuvent avoir une influence. Par exemple, il est possible que les rongeurs passent plus de temps dans un peuplement dense pour se protéger des rapaces, ou tout simplement pour éviter la chaleur du soleil, puisque ce secteur n'est pas relié à des sources d'eau.

Une étude de la démographie des fourmis et des rongeurs sur la zone d'étude est une perspective possible pour répondre à certaines de ces questions.

Echelle de temps

Fait intéressant, la distribution des taux de prédation entre les catégories au jour 60 diffère grandement de celle du jour 15 (Cf. Fig. 3). Cette observation souligne l'importance d'utiliser l'échelle de temps appropriée lors de la conduite d'une telle expérience. Alors que les données du jour 60 fournissent des données précieuses sur l'étendue de la prédation toute au long de la saison (fig. 2b), elles ne fournissent pas quand même une résolution suffisante. Lorsque toutes les parcelles ont été visitées par un prédateur, il n'est pas possible de déterminer quelle parcelle a été visitée en premier. Au jour 15, d'autre part, la prédation était encore partielle, ce qui permet la différenciation des taux de prédation entre les catégories. Cette rationalisation n'explique pas pourquoi, après avoir atteint un équilibre entre les jours 10 et 15, quelque chose a changé au cours des 45 prochains jours, la prédation augmentant une fois de plus. Cela signifie que l'effort de recherche de nourriture n'est pas uniforme sur toute la saison. Peut-être l'effort augmente au fur et à mesure qu'approche la saison froide. Ces questions, laissées sans réponse, constituent un sujet potentiel d'étude plus approfondie sur la façon dont le cycle de vie annuel des prédateurs affecte ses efforts de recherche de nourriture.

Traitement	df	61		100	
		F	P	F	P
Prédation par fourmis	70	3	0.024	3.6	0.01
Prédation par rongeurs	70	5.95	<0.001	4.23	0.004
Pas de traitement	70	3.3	0.016	1.99	0.106
Quintet	17	0.77	0.564	0.79	0.553

Echelle spatiale

La corrélation entre la prédation des rongeurs et la densité de pins ne se vérifie pas dans tous les rayons. En fait, comme on le voit dans la figure 4, la catégorie "d-d-d" est sensiblement différente des catégories "s-s-s" et "s-d-d". Ces derniers ne sont pas significativement différents les uns des autres. Cela démontre un effet moindre sur un rayon rapproché (10 m). La catégorie "d-s-s" inclut les cas de groupes isolés de pins éloignés du peuplement principal. Un tel secteur n'est apparemment pas plus attractif pour les rongeurs que son environnement proche. Par conséquent, mener une telle expérience dans une tranche spatiale unique pourrait être trompeur, à cause de l'utilisation d'une mauvaise résolution spatiale. Un des facteurs qui pourrait permettre de déterminer à quelle échelle l'effet densité est apparent est l'aire de distribution du prédateur. Ces données font défaut dans la présente étude.

En comparant le temps moyen de survie entre les catégories, des valeurs arbitraires ont été assignées de 61 et 100 jours (voir méthodes). Les résultats sont significatifs pour

Tab. II : Valeurs de statistiques par ANOVA à propos des différences entre les cinq groupes de densité (s-s-s, d-s-s, s-s-d, s-d-d, d-d-d) avec différents traitements et avec une durée maximale de survie de 61 jour ou 100 jours.

Tab. III : Résultats d'un test χ^2 à propos de la différence entre les trois environnements différents : ouvert, sous un buisson et sous la canopée d'un arbre.

Jours	Pas de traitement		Prédation par rongeurs		Prédation par fourmis		Témoin	
	15	60	15	60	15	60	15	60
χ^2	4.04	4.80	1.38	0.93	0.58	0.30	2.99	5.50
df	2	2	2	2	2	2	2	2
P	0.13	0.09	0.50	0.63	0.75	0.86	0.22	0.06

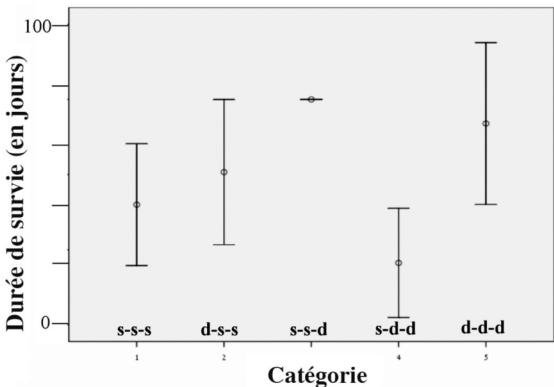


Fig 5: Comparaison de la durée moyenne de survie pour les parcelles quintet pour différentes catégories de densité.

Omri FINKEL
Under the guidance
of Ofer STEINITZ
and Prof. Ran
NATHAN
Movement ecology
research group
ISRAEL
omri.finkel
@mail.huji.ac.il
ofer.steinitz
@mail.huji.ac.il
rnathan@cc.huji.ac.il

les deux. Étonnamment, en utilisant cette analyse et contrairement aux résultats de l'analyse isolée effectuée les jours 15 et 60, la survie des graines prises par les fourmis est significativement différente selon les catégories, bien que manifestement indépendantes des niveaux de densité.

Cela suggère que les nids de fourmis ne sont pas distribués au hasard dans toute la région et qu'un autre facteur environnemental doit influencer cette distribution.

Mener une enquête démographique sur l'aire de distribution des fourmis et des rongeurs de la zone d'étude, et sur la relation entre l'aire de distribution et les schémas de prédation constituent une piste d'actions possibles pour des recherches plus approfondies afin de tenter de répondre à ces questions.

Nombre de graines dans une parcelle

Une façon plus intuitive de mener cette étude aurait été de placer plusieurs graines sur chaque site, en mesurant le taux de prédation par le comptage du nombre de graines restantes sur chaque site à différents moments. Cette méthode n'a pas été utilisée pour ne pas créer artificiellement un endroit dense. Le comportement des rongeurs dans les champs était tel que, si un groupe de graines était trouvé, elles étaient toutes prises immédiatement.

Lors de l'analyse séparée des parcelles "quintet", aucune tendance n'émerge. En outre, il a été observé que lorsque des graines sont exposées à des rongeurs, les cinq disparaissent en même temps. Le fait que le T-test n'ait montré aucune différence significative entre les parcelles à graine unique et les parcelles "quintet" suggère que malgré un nombre supérieur de parcelles "quintet", les parcelles à graine unique ont donné des résultats similaires. Une comparaison supplémentaire, avec un plus grand nombre de répétitions, serait nécessaire afin de bien répondre à cette question.

En conclusion, cette étude soutient l'hypothèse que la prédation par certains prédateurs (rongeurs) est corrélée avec la densité de semis, ce qui peut correspondre aux dyna-

miques de J-C. Elle démontre également l'importance de l'utilisation d'outils tels que l'exclusion des prédateurs (puisque que les fourmis et les rongeurs réagissent de façon différente à la densité) et l'investigation à plusieurs échelles spatiales et temporelles, étant donné que différents schémas émergent à différentes échelles.

O.F.

Bibliographie

- Blate, G. M. Peart, D. R. Leighton, M. 1998, Post-Dispersal Predation on Isolated Seeds: A Comparative Study of 40 Tree Species in a Southeast Asian Rainforest, *Oikos* 82:522-538
- Clark, D. A., Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124: 769-788.
- Connell, J. H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P. J. , Gradwell, G.(eds), Dynamics of populations. PUDOC, pp. 298-312.
- Hammond, D. S., Brown, V. K. 1998, Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings, In: Newbery, D. M., Prins, H. H., T.Brown, N. D. (eds), Dynamics of tropical communities, Blackwell, pp, 51-78.
- Howe, H. F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- Hyatt, L. A., M. S. Rosenberg, T. G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J. P. Kurdziel, J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103:590-602.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501-528.
- McCanny, S. J. 1985, Alternatives in parent-offspring relationships in plants, *Oikos* 45: 148-149.
- Nathan, R. 2004. Integrating multiple components of long-term tree population dynamics: pine expansion on Mt Pithulim. MEDECOS Conference, Rhodes, Greece.
- Nathan, R., and R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *J. Ecol.* 92:733-746

Résumé

La prédation des graines est un facteur important influençant largement le recrutement des plantes. Plusieurs hypothèses ont été suggérées quant à l'existence et aux modalités d'une relation entre la densité de graines et la prédation des graines. Cette étude, sur Pin d'Alep, est un test sur la prédiction faite par Janzen (1970) et Connell (1971), selon laquelle le taux de prédation diminue à mesure que la distance par rapport à des plantes conspécifiques augmente. La méthode utilisée est la mise en place de parcelles expérimentales de graines, avec et sans rongeurs et fourmis, dans et autour d'un peuplement de Pins d'Alep, à des densités d'arbres différentes. La corrélation densité/distance est démontrée pour les rongeurs, alors que ce n'est pas le cas pour les fourmis. Aucune différence significative n'a été prouvée entre les parcelles à 20 graines et celles de 4 graines.