

Aspects de l'ornithochorie et de la germination des semences des arbustes en fruticée calcicole de Calestienne

Éthel Dupont⁽¹⁾, Jean-François Dulière⁽¹⁾⁽²⁾, François Malaisse⁽¹⁾⁽²⁾

⁽¹⁾ Faculté des Sciences–Botanique. Université de Mons–Hainaut. Avenue Maistriau, 23 (Bât.5). B–7000 Mons (Belgique). E-mail : jean-francois.duliere@umh.ac.be.

⁽²⁾ Laboratoire d'Écologie. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Passage des Déportés, 2. B–5030 Gembloux (Belgique).

Reçu le 18 avril 1997, accepté le 14 mai 1997.

En Europe occidentale, la fruticée calcicole à épineux est la formation végétale qui succède traditionnellement à la pelouse calcaire mésophile non gérée. Les arbustes qui constituent ce fourré produisent un grand nombre de fruits dont la dispersion est essentiellement assurée par les oiseaux qui peuvent adopter différents comportements alimentaires. Le suivi de la phénologie des principales espèces arbustives du fourré montre que des fruits mûrs sont disponibles sur une période de près de huit mois. Des tests de germination précédés de divers prétraitements destinés à lever des dormances éventuelles ont été appliqués. Chez *Ligustrum vulgare* L., la semence peut germer sans subir de prétraitement. Chez *Prunus spinosa* L. et *Rhamnus cathartica* L., une dose de froid sera nécessaire pour lever la dormance dont sont affectées leurs graines. D'autres espèces enfin, comme *Rosa canina* L. ou *Crataegus monogyna* Jacq., demanderont des traitements appropriés à la levée de dormances complexes. Le rôle joué par l'oiseau disséminateur sur la germination de la semence semble plus consister en une accélération de celle-ci via le déulpage du fruit qu'en une levée de la dormance suite au passage dans le tractus digestif.

Mots-clés. Fourré calcicole, arbuste, sol calcaire, germination, dormance, phénologie, oiseaux frugivores, Belgique.

Dispersal by birds and germination of seeds from some scrubs in a calcareous shrubland. The thorny shrubland is the most common evolution stage of ungrazed calcareous grasslands in Western Europe. Shrubs of this thicket bear many fruits which are especially dispersed by birds, according to different feeding behaviours. Regarding the phenology of the main species, ripe fruits are available during nearly eight months. Some germination tests have been applied to seeds with intention to break possible dormancy phenomenon. The seed of *Ligustrum vulgare* L. can germinate without any pre-treatment. For *Prunus spinosa* L. and *Rhamnus cathartica* L., a cold period is required to break dormancy. Other species, like *Rosa canina* L., or *Crataegus monogyna* Jacq., demand special treatment to break complex dormancies. The role of frugivores seems more to pull down the pulp of the fruit than to break dormancy by passage into digestive system.

Keywords. Calcareous shrubland, shrubs, calcareous soil, germination, dormancy, phenology, frugivorous birds, Belgium.

INTRODUCTION

Les pelouses calcaires du *Mesobromion* constituent des milieux semi-naturels issus de pratiques agropastorales anciennes. Laissées à l'abandon, elles voient leur dynamique évolutive reprendre et seront ainsi peu à peu envahies par les espèces du fourré arbustif précurseur du retour de la forêt climacique ou paraclimacique. Une synthèse de l'abondante littérature relative à la description, l'historique et la gestion de ces milieux a récemment été réalisée par Dutoit et Alard (1996). Sur les pelouses mésophiles de Calestienne, cette fruticée (*Prunetalia* Tuxen 1952) est dominée par le prunellier (*Prunus spinosa* L.), l'aubépine à un style (*Crataegus monogyna* Jacq.), l'églantier (*Rosa canina* L.), accompagnés principalement du cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.), du nerprun purgatif

(*Rhamnus cathartica* L.), de la viorne manciennne (*Viburnum lantana* L.), du troène (*Ligustrum vulgare* L.) et du fusain d'Europe (*Evonymus europaeus* L.). Ces espèces présentent des fruits charnus dont la dissémination est principalement assurée par les oiseaux, on parle d'ornithochorie (Duffey *et al.*, 1974). Bien qu'ils aient souvent développé des modes de propagation végétative efficaces (Dulière, Malaisse, 1994), ces arbustes produisent des diaspores souvent en grand nombre (Sorensen, 1981 ; Gyan, Woodell, 1987). Il est dès lors intéressant d'étudier plus en détail les problèmes de germination de leur semence (levée de l'état de dormance) ainsi que le rôle éventuel joué à ce niveau par l'oiseau disséminateur. On sait en effet que les semences de certaines de ces espèces sont affectées d'un phénomène de dormance qui, rappelons-le, est définie comme l'incapacité pour une graine viable de

germer dans les délais normaux pour l'espèce lorsqu'elle est mise en conditions favorables. Cette notion est à différencier de celle de latence écoclimatique qui consiste en un retardement de la germination en cas de conditions externes défavorables. On distingue classiquement des dormances exogènes ou tégumentaires (résistance mécanique, imperméabilité des téguments entourant la graine à l'eau et/ou l'oxygène, inhibition par des composés chimiques internes, etc.), des dormances embryonnaires (embryon insuffisamment développé morphologiquement ou physiologiquement) et des dormances combinées (Devillez, 1979a).

L'étude plus en détail des constituants de ce stade de la série évolutive qu'est la fruticée assure une meilleure compréhension du fonctionnement de cet écosystème qui contribue, comme les formations herbacées et forestières, à la grande biodiversité des milieux calcaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations qui suivent ont été réalisées sur un site constitué d'une mosaïque de formations végétales depuis la pelouse mésophile jusqu'à la forêt, en passant par le stade fourré diversement développé. Ce site est situé en Calestienne, au sein de la Réserve naturelle du Viroin, sur le territoire du village de Nismes (**Figure 1**). Il fait l'objet de mesures de gestion et d'études diverses depuis plusieurs années (Delescaille *et al.*, 1991a ; 1991b ; Dulière, 1993).

Afin de préciser la période de fructification, dix rameaux ont été marqués pour chacune des sept espèces, en fin d'été 1995, avant fructification ; ils ont ensuite été suivis tout au long de la saison, le nombre de fruits mûrs étant régulièrement noté (Courtney, Manzur, 1985 ; Gyan, Woodell, 1987). La maturité des fruits était appréciée en fonction de leur couleur.

Des observations ponctuelles ont également été effectuées afin de dégager les grandes lignes du comportement alimentaire de l'avifaune s'intéressant aux fruits concernés.

Des fruits mûrs de chaque espèce ont été récoltés en vue des tests de germination dont le but est de déterminer dans quelle mesure les graines sont affectées de phénomènes de dormance et comment les lever. Les prétraitements suivants, inspirés de travaux antérieurs (Devillez, 1979b ; Muller, 1992 ; Muller, Laroppe, 1993) ont été appliqués aux fruits récoltés, avant mise en germination à 20°C :

- dépulpage mécanique suivi d'une stratification au froid dans un mélange sable-tourbe, à 5°C, durant des périodes d'un mois (traitement n°2), deux mois (traitement n°3), trois mois (traitement n°4) et cinq mois (traitement n°5) ;

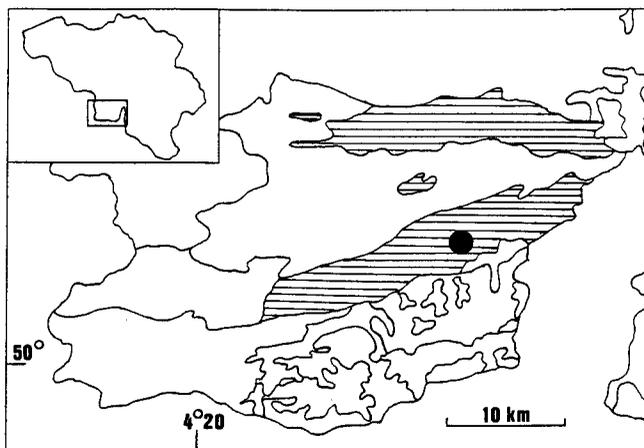


Figure 1. Localisation du site d'étude (point noir), dans le secteur écologique de la Calestienne (hachuré) (d'après Dulière, Malaisse, 1994) — *Localization of the research area (black spot), in the Calestienne ecological sector (hachured) (from Dulière, Malaisse, 1994).*

- dépulpage mécanique suivi d'une stratification soumise à des phases chaudes (20°C) et froides (5°C) alternant suivant la séquence : ch2-fr2-ch2-fr7-ch2-fr10 semaines (traitement n°9) ;
- maintien des fruits non dépulvés au froid durant un mois (traitement n°6), deux mois (traitement n°7) et trois mois (traitement n°8), puis dépulvés et replacés 14 semaines au froid ;
- récupération de graines dans les excréments de deux espèces d'oiseaux : le pigeon domestique en captivité, nourri avec les fruits à étudier, et la grive litorne (*Turdus pilaris* L.) *in situ*. Les graines récupérées ont été mises à germer directement pour un lot, stratifiées à 5°C durant un et deux mois avant incubation pour deux autres (traitements 10 à 15) ;
- témoin mis à germer dès la récolte, sans prétraitement (traitement 1).

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Morphologie des fruits

Nous présentons au **tableau 1** différentes données morphologiques relatives aux fruits des espèces étudiées. Nos résultats sont en accord avec les données déjà publiées pour certaines de ces espèces (Sorensen, 1981 ; Herrera, 1982b ; Debussche, 1988). On constate que toutes les espèces observées présentent des fruits mûrs rouges ou noirs, couleurs attractives pour les oiseaux (Willson, Thompson, 1982 ; Piper, 1986). Les dimensions et poids frais de ces fruits sont variables suivant les espèces, tout en restant compatibles avec les dimensions requises par les *Turdidae*, principaux frugivores présents sur le site

(**Tableau 2**) (Debussche, Isenmann, 1989). L'adaptation de la morphologie du fruit à ses disséminateurs a été soulignée à de nombreuses reprises (Beven, 1964 ; Janzen, 1968 ; Herrera, Jordano, 1981 ; Herrera, 1982b ; Whellwright, 1985 ; Debussche, 1988 ; Dowsett-Lemaire, 1988).

Le fourré présente des fruits mûrs dès le mois d'août, et jusque début avril, comme le montre la **figure 2**, avec un pic situé de mi-septembre à début décembre, période durant laquelle l'avifaune prépare ses réserves nutritives pour l'hiver (Snow, 1971 ; Stiles, 1980 ; Johnson, Willson, 1985 ; Debussche, Isenmann, 1989). Il faut, avant d'interpréter plus en détail la **figure 2**, préciser que le critère utilisé pour l'estimation de la maturité du fruit – sa couleur en l'occurrence – risque de conduire à des interprétations inexactes. En effet, il est connu (Sorensen, 1981) que les fruits du prunellier, de l'aubépine et de l'églantier ayant atteint leur coloration "fruit mûr" ne sont pas pour autant mûrs physiologiquement. On observe ainsi que, si chez chaque espèce, tous les fruits atteignent leur couleur "fruit mûr" en un laps de temps court

(moins d'un mois), la dissémination de ceux-ci se fera par contre plus ou moins rapidement. On pourra ainsi reconnaître un premier groupe d'espèces qui perdent rapidement leurs fruits dès qu'ils ont atteint leur coloration définitive, comme *C. sanguinea*, *L. vulgare* et *R. cathartica*. Un deuxième groupe sera formé de *P. spinosa* (dont on sait que le fruit perd de son aigreur et devient plus tendre après avoir subi les premières gelées), *C. monogyna*, *R. canina* et *V. lantana*. Ces espèces maintiennent une proportion parfois importante de leurs fruits sur l'arbuste tard dans la saison, une bonne partie de l'hiver pour certains, assurant ainsi un apport nutritif substantiel aux espèces sédentaires et hivernantes (Thompson, Willson, 1979 ; Sorensen, 1981 ; Stapanian, 1982 ; Courtney, Manzur, 1985 ; Debussche, Isenmann, 1989). Il est en tout cas intéressant de noter que le critère de la consistance du fruit est plus approprié pour juger de son état de maturation. Il joue un rôle essentiel dans le choix des oiseaux puisque des espèces atteignant leur couleur finale avant maturation complète ne seront pas, ou peu, disséminées à ce stade.

Tableau 1. Morphologie et composition des fruits des espèces arbustives de la fruticée — *Morphology and composition of fruits from shrubby species of the calcareous shrubland.*

	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>	<i>Rosa canina</i>	<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Viburnum lantana</i>	<i>Evonymus europaeus</i>
Type de fruit	drupe	faux-fruit drupiforme	drupe	drupe	faux-fruit charnu	baie	drupe	capsule
Couleur du fruit mûr	noir	rouge	noir	noir	rouge	noir	noir	rose
Nombre de graines/fruit	1	1	1	2 à 4	±20	2 à 4	1	2 à 4
Volume du fruit (cm ³) (1)	0,70 ± 0,07	0,40 ± 0,05	0,15 ± 0,02	0,25 ± 0,03	0,75 ± 0,06	0,25 ± 0,03	0,10 ± 0,02	0,20 ± 0,03
Poids frais du fruit (g) (2)	1,20 ± 0,17	0,36 ± 0,02	0,20 ± 0,03	0,30 ± 0,03	1,25 ± 0,08	0,15 ± 0,03		0,45 ± 0,03
Poids sec du fruit (g) (2)	0,45 ± 0,05	0,12 ± 0,03	0,06 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,64 ± 0,02	0,035 ± 0,003		0,15 ± 0,01
Teneur en eau du fruit (%) (3)	62	67	70	70	49	77		67
Teneur en eau de la pulpe (%) (3)	73	75	75	58	42	85		61
P.F. pulpe P.F. fruit	0,75 ± 0,07	0,70 ± 0,07	0,60 ± 0,07	0,60 ± 0,06	0,55 ± 0,07	0,60 ± 0,07		0,35 ± 0,04
Profitabilité (3) (4)	20	17	15	25	32	9		14

(1) déterminé sur 10 fruits ; (2) déterminé sur 25 fruits ; (3) valeurs approchées ; (4) la profitabilité est définie par le rapport du poids sec de la pulpe au poids frais du fruit entier.

Comportement alimentaire des oiseaux

Lors de l'automne-hiver 1995–1996, une liste des oiseaux ayant été observés sur les arbustes étudiés et s'intéressant à leurs fruits a été dressée (Tableau 2). Nos observations fournissent les informations qui suivent :

– sur les huit espèces d'arbustes observées, cinq sont visitées par les oiseaux frugivores (ou du moins s'intéressant aux fruits), en ordre décroissant d'intérêt

suscité : *C. monogyna*, *P. spinosa*, *R. canina*, *E. europaeus*, *C. sanguinea* ;

– trois types de comportement des oiseaux ont été notés : l'ingestion du fruit, suivi de la défécation des graines ou du noyau (ex. : *Turdus pilaris* L., la grive litorne), la trituration du fruit avec ingestion uniquement de la pulpe et rejet du refus avant passage dans le système digestif (ex. : *Turdus merula* L., le merle noir), le "picotage" du fruit à la recherche d'insectes parasites (ex. : *Parus* spp., les mésanges).

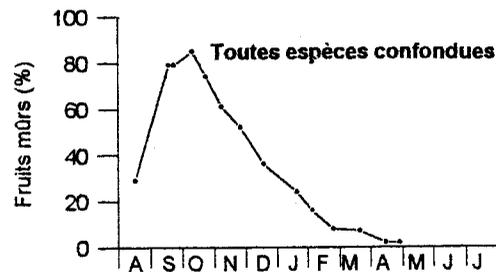
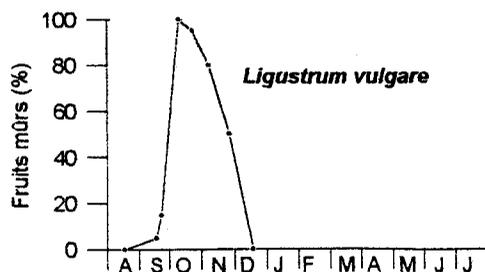
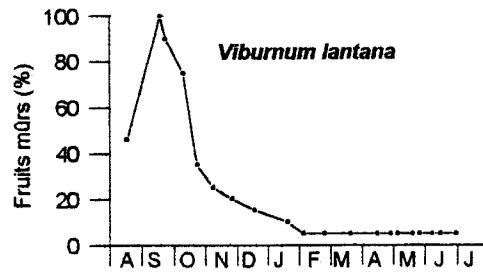
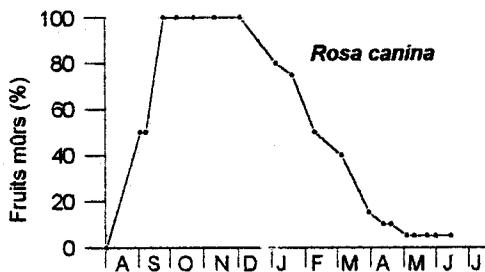
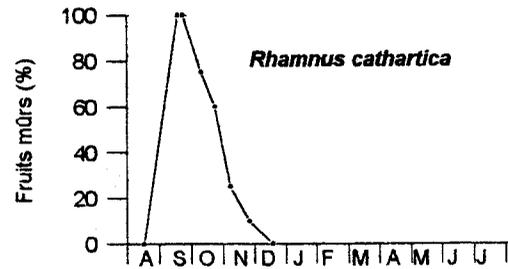
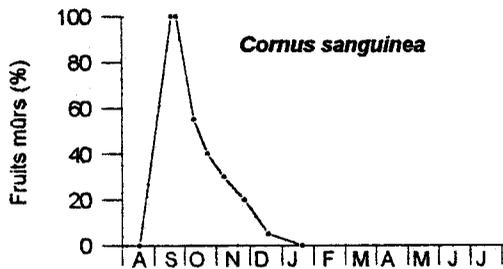
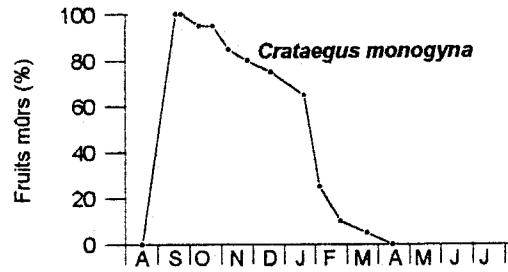
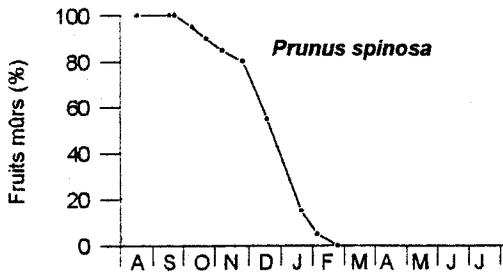


Figure 2. Périodes de fructification des espèces arbustives de la fruticée calcicole observées sur la période 1995–1996 — *Fruiting periods of shrubby species in calcareous shrubland observed during the year 1995–1996.*

Tableau 2. Liste de l'avifaune frugivore observée et des espèces consommées (types de comportement alimentaire : A= graine déféquée ; B=graine régurgitée ; C=fruit becqueté) — *List of frugivorous birds and eaten species (feeding behaviours: A=defecated seeds; B=regurgited seeds; C= pecked fruit).*

Espèces d'oiseaux	Espèces arbustives dont les fruits sont consommés	Type de comportement alimentaire	Période durant laquelle les fruits sont consommés
<i>Turdus merula</i> L. (merle noir)	<i>P. spinosa</i> , <i>C. monogyna</i> <i>C. sanguinea</i> , <i>E. europaeus</i>	B	septembre – mars
<i>Turdus pilaris</i> L. (grive litorne)	<i>R. canina</i> , <i>C. monogyna</i>	A	janvier – mars
<i>Turdus philomelos</i> L. (grive muscienne)	<i>C. monogyna</i> , <i>P. spinosa</i> , <i>R. canina</i>	A	septembre – décembre
<i>Troglodytes troglodytes</i> L. (troglodyte)	<i>P. spinosa</i> , <i>C. monogyna</i>	C	octobre – novembre
<i>Parus major</i> L. (mésange charbonnière)	<i>C. monogyna</i> , <i>E. europaeus</i>	C	octobre – novembre
<i>Parus caeruleus</i> L. (mésange bleue)	<i>C. monogyna</i>	C	octobre – novembre
<i>Erithacus rubecula</i> L. (rouge-gorge)	<i>C. monogyna</i> , <i>P. spinosa</i> , <i>E. europaeus</i>	C	octobre – novembre
<i>Pica pica</i> L. (pie bavarde)	<i>P. spinosa</i>	B	septembre – mars
<i>Chloris chloris</i> L. (verdier)	<i>R. canina</i>	C	janvier – février

Ces différents comportements ont été observés à de nombreuses reprises dans des milieux divers (Debussche, 1985 ; Martinez del Rio, 1993 ; Schupp, 1993).

On notera que les trois espèces ayant les faveurs des oiseaux frugivores sont celles ayant les fruits les plus volumineux, présentant les poids frais de pulpe les plus élevés. *P. spinosa* et *C. monogyna* ont en outre les rapports pulpe/fruit les plus élevés (Tableau 1).

Aucun oiseau n'a été observé se nourrissant des fruits de *L. vulgare*, *R. cathartica* et *V. lantana*. Il faut noter que les fruits mûrs de ces espèces entrent en compétition avec d'autres fruits plus gros et plus charnus, mais aussi avec les insectes encore abondants à cette saison. Il faut en outre ajouter que le fruit de *V. lantana* se dessèche très rapidement une fois mûr, ce qui le rend moins attractif, et que celui de *L. vulgare* présente une certaine toxicité et est évité par les oiseaux (Herrera, 1982a). *R. cathartica* n'a pu faire l'objet que d'observations réduites vu le nombre très limité d'individus présents sur le site. Nous avons également pu noter, comme Courtney et Manzur (1985), le rejet des fruits abîmés.

Pouvoir germinatif des graines

En ce qui concerne les tests de germination appliqués aux fruits récoltés, quatre espèces ont germé sur les

sept envisagées. Un certain nombre d'observations n'ont pu être réalisées suite aux perturbations causées par des rongeurs à une partie des graines mises en incubation. Les résultats sont illustrés par la figure 3. Les tests statistiques (tests χ^2 ; $P=0,05$) appliqués à ces résultats nous permettent de dégager les points suivants en fonction des espèces.

Chez *Prunus spinosa*. La stratification au froid joue un rôle essentiel dans la levée de dormance des graines de cette espèce. Le pouvoir germinatif augmente avec le temps de stratification, et sera maximum (80 %) pour une période de 5 mois. L'alternance de phases chaudes et froides telle qu'elle a été pratiquée ici ne permet pas de lever la dormance de façon efficace. Le maintien de la pulpe du fruit lors de sa stratification semble avoir un effet néfaste sur la levée de la dormance, et ce d'autant plus qu'elle y est maintenue longtemps. Cette réduction de la faculté germinative due au maintien de la pulpe lors du prétraitement avait été signalée pour *Sorbus torminalis* (Muller, Laroppe, 1993).

Chez *Ligustrum vulgare*. Cette espèce peut atteindre des pourcentages de germination élevés sans aucun prétraitement ; elle supporte des doses de froid de 2 à 3 mois sans voir son pouvoir germinatif affecté. L'impact du froid consisterait plutôt dans ce cas en une

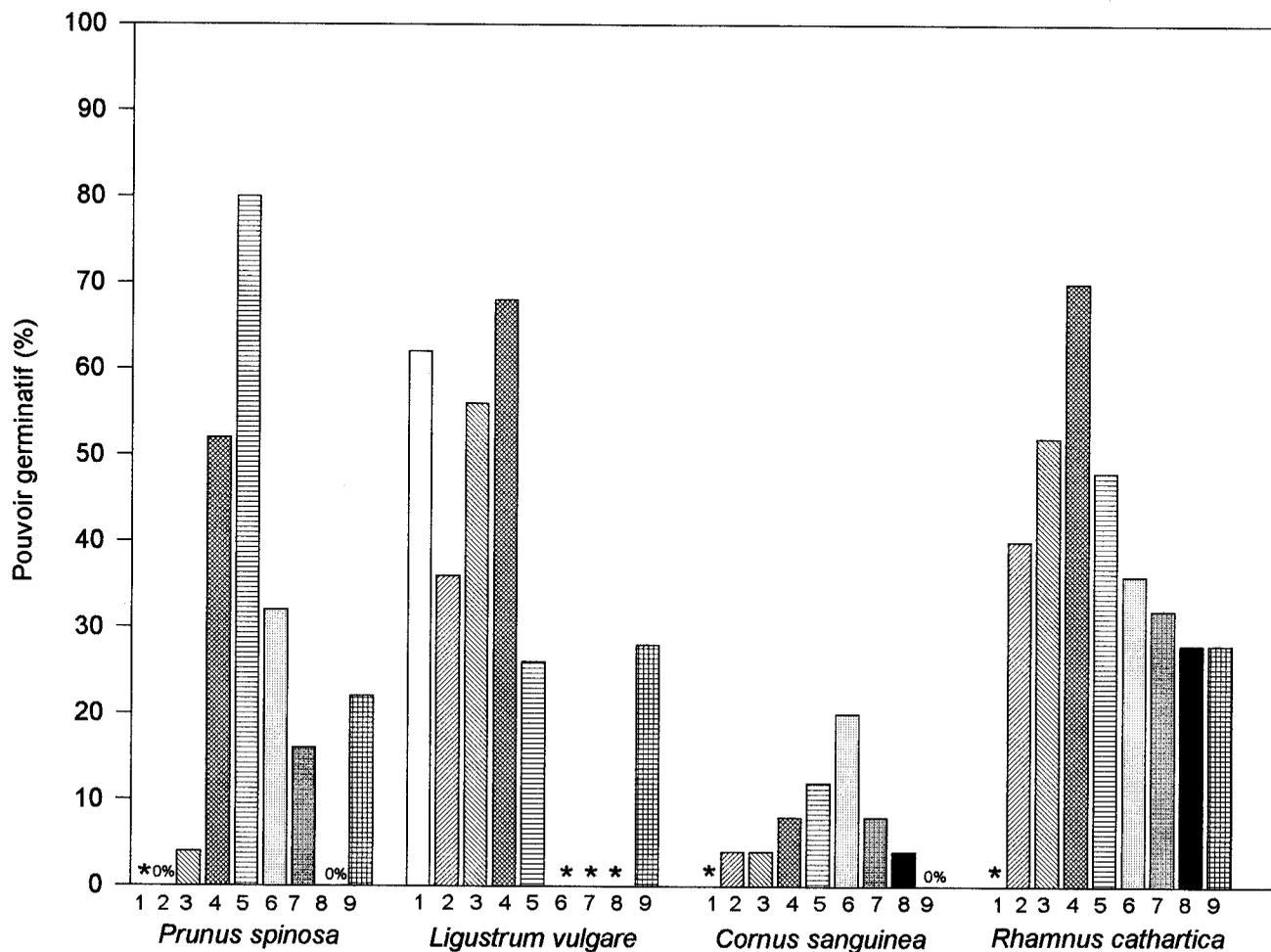


Figure 3. Impact du prétraitement sur le pouvoir germinatif des graines de quatre espèces de la fruticée calcicole (1. sans prétraitement, 2. stratification à 5°C (1 mois), 3. stratification à 5°C (2 mois), 4. stratification à 5°C (3 mois), 5. stratification à 5°C (5 mois), 6. maintien de la pulpe 1 mois, 7. maintien de la pulpe 2 mois, 8. maintien de la pulpe 3 mois, 9. alternance 5–20°C, * pas de données) — *Impact of pretreatment on the germination rate of four species of the calcareous shrubland.*

augmentation de la vitesse de germination. Le maximum de germination est en effet atteint d'autant plus rapidement que le temps passé au froid est long (Figure 4).

Chez *Rhamnus cathartica*. Les tests de comparaisons multiples ne permettent pas d'individualiser l'un ou l'autre traitement. On observe cependant que le meilleur pouvoir germinatif (72 %) est obtenu après stratification durant 3 mois, bien que plus de 40 % des graines aient également germé lors des essais de stratification à 1, 2 et 5 mois. Le maintien de la pulpe diminue le pouvoir germinatif, et ce d'autant plus que la pulpe est maintenue plus longtemps. L'alternance chaud-froid donne également des résultats inférieurs au prétraitement à froid uniquement.

Chez *Cornus sanguinea*. Les pourcentages de germination obtenus suite aux différents prétraitements sont tous très faibles. La dormance n'a donc pu être totalement levée par aucun de ceux-ci. Ce résultat confirme les observations de Krefting et Roe (1949) qui considéraient que les graines de *Cornus* spp., présentant une double dormance, nécessitaient pour germer une stratification au chaud d'environ 2 mois, suivie d'une période de froid plus longue.

Chez *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* et *Evonymus europaeus*. Les graines de ces espèces n'ont germé dans aucun des essais. Des études antérieures (Krefting, Roe, 1949) avaient déjà souligné le phénomène de double dormance (tégumentaire et embryonnaire) chez *R. canina* et *C. monogyna*. Ces

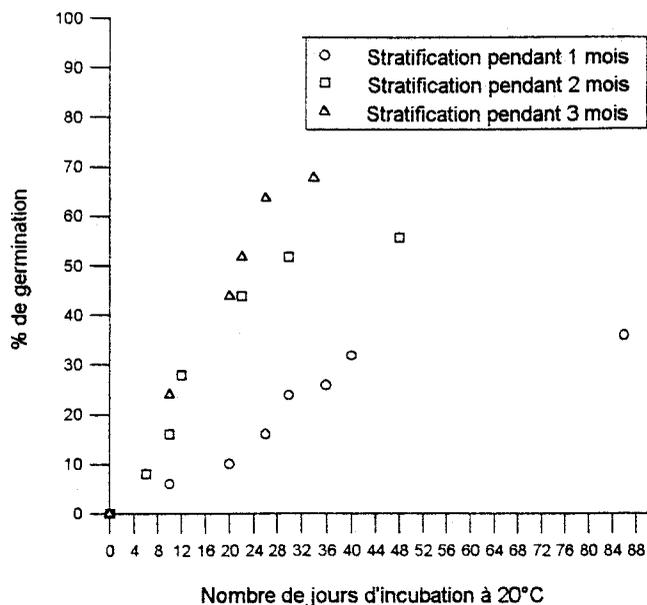


Figure 4. Évolution du taux de germination au cours du temps chez les semences de *L. vulgare* soumises à différents prétraitements — *Evolution of the germination rate in *L. vulgare* seeds under different pretreatments.*

espèces ne peuvent germer que le deuxième printemps qui suit la dissémination des fruits. En effet, durant l'été la résistance mécanique sera surmontée par l'action de la température et des bactéries, l'hiver suivant servant à permettre la maturation de l'embryon. Ce phénomène explique l'absence généralisée de germination pour ces deux espèces lors de nos expériences bien que de nombreuses plantules aient été observées *in situ* sous de vieilles fruticées. On pourrait donc imaginer, pour lever artificiellement la dormance de ces deux espèces, un prétraitement constitué d'une phase chaude (levée de la dormance tégumentaire) suivie d'une phase de froid qui lèverait la dormance interne.

En ce qui concerne les graines des espèces ayant été absorbées par l'oiseau (*R. canina* et *C. monogyna* essentiellement) aucune n'a germé par la suite, ce qui tend à démontrer que, dans ce cas, l'oiseau n'a pas de rôle direct dans l'amélioration du pouvoir germinatif des graines qu'il a ingérées, comme cela est parfois supposé. Le rôle de l'oiseau serait donc avant tout celui de disséminateur, son intervention sur la germination devrait être considérée comme indirecte, via le dépulpage du fruit bénéfique à la levée de dormance ultérieure, et la dispersion des fruits diminuant la compétition (Debussche, 1985).

CONCLUSIONS

Les arbustes constituant la fruticée calcicole fournissent à l'avifaune et aux rongeurs une grande

quantité de fruits charnus divers. Plusieurs de ces espèces maintiennent une partie importante de leurs fruits sur l'arbuste durant plusieurs mois, étalant ainsi la période de disponibilité de nourriture sur près de 8 mois. La reproduction générative de ces arbustes implique la levée de la dormance qui affecte leurs semences. Les différents prétraitements appliqués au cours de cette étude n'ont permis de cerner l'écologie de la germination que de trois des espèces étudiées. Le froid permettra de lever la dormance de *Prunus spinosa* et *Rhamnus cathartica*, pour autant que le fruit soit rapidement débarrassé de sa pulpe. Les durées de stratification les plus efficaces seront respectivement de cinq et trois mois pour ces deux espèces. D'autres semblent moins exigeantes, comme *Ligustrum vulgare* qui ne réclame pas obligatoirement une dose de froid pour germer, mais la supporte pour autant qu'elle n'y soit pas exposée trop longtemps. Chez d'autres enfin (*Rosa canina*, *Crataegus monogyna* et vraisemblablement *Evonymus europaeus*), le déclenchement de la germination nécessite deux saisons afin de surmonter des dormances complexes. En cette matière, l'oiseau favorise plus la levée de dormance par un dépulpage rapide du fruit que par une action directe des sucs du tractus digestif. Son rôle essentiel reste celui de disséminateur, permettant ainsi l'installation des espèces sur des sites favorables. L'essentiel de l'expansion sera ensuite assuré par des modes de propagation végétative très performants.

Bibliographie

- Beven G (1964). The feeding sites of birds in grassland with thick scrub. *London Nat.* 43, 86-109.
- Courtney SP, Manzur MI (1985). Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: the effects of frugivores and seed predators. *Oikos* 44, 398-406.
- Debussche M (1985). Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines des plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecol.-Oecol. Plant.* 6 (20) n°4, 365-374.
- Debussche M (1988). La diversité morphologique des fruits charnus en Languedoc méditerranéen : relations avec les caractéristiques biologiques et la distribution des plantes, et avec les disséminateurs. *Acta Oecol.-Oecol. Gener.* 9 (1), 37-52.
- Debussche M, Isenmann P (1989). Fleshy fruit characters and the choices of birds and mammals seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56, 327-338.
- Delescaille LM, Hofmans K, Woué L (1991a). Les Réserves naturelles du Viroin. Trente années d'action d'Ardenne et Gaume dans la vallée du Viroin. *Ardenne Gaume*, monographie n°15.
- Delescaille LM, Duvigneaud J, Woué L (1991b). La gestion intégrée des pelouses sèches de la région du Viroin. In "Actes du colloque Gérer la nature ? Anseremme 1989", pp. 503-520. Namur (Belgique) :

- Région Wallonne, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement.
- Devillez F (1979a). Écologie de la germination des semences. *Rev. Quest. Sci.* **150** (2), 165-186.
- Devillez F (1979b). Influence de la stratification sur les graines et les fruits de *Sorbus aria* (L.) Crantz, *S. aucuparia* L. et *S. torminalis* (L.) Crantz. *Bull. Cl. Sci.* **65**, 312-329.
- Dowsett-Lemaire F (1988). Fruit choice and seed dissemination by birds and mammals in the evergreen forests of Upland Malawi. *Terres Vie* **43**, 251-281.
- Duffey E, Morris MG, Shearl J, Ward LK, Wells DA, Wells TCE (1974). Grassland ecology and wildlife management. Chapman & Hall, London.
- Dulière JF (1993). Dynamique de la xérosère calcicole : écologie de la fruticée et application à la gestion de la réserve naturelle des Abannets (Nismes). *Cah. Réserves Nat.* **5**, 23-35.
- Dulière JF, Malaisse F (1994). Approche écologique de la fruticée calcicole à *P. spinosa* en Calestienne (Belgique). *Belg. J. Bot.* **127** (1), 26-36.
- Dutoit T, Alard D (1996). Les pelouses calcicoles du Nord-Ouest de l'Europe (*Brometalia erecti* Br.B1 1936) : analyse bibliographique. *Écologie* **27** (1), 5-34.
- Gyan KY, Woodell SRJ (1987). Flowering phenology, flower colour and mode of reproduction of *Prunus spinosa* L. (Blackthorn), *Crataegus monogyna* Jacq. (Hawthorn), *Rosa canina* L. (Dog Rose) and *Rubus fruticosus* L. (Bramble) in Oxfordshire, England. *Funct. Ecol.* **1**, 261-268.
- Herrera C (1982a). Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-dispersers interactions. *Am. Nat.* **120** (2), 218-241.
- Herrera C (1982b). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* **63** (3), 773-785.
- Herrera C, Jordano P (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* **51** (2), 203-218.
- Janzen DH (1968). Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* **23**, 1-27.
- Johnson R, Willson M (1985). Nutritional values of wild fruits and consumption by migrants frugivorous birds. *Ecology* **66** (3), 819-827.
- Krefting LW, Roe EI (1949). The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecol. Monogr.* **19** (3), 271-278.
- Martinez del Rio C (1993). Ecological and behavioural consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* **107/108**, 205-216.
- Muller C (1992). Conservation des graines et les problèmes de levée de dormance chez les feuillus précieux. *Rev. For. Fr.* **44** (N° spécial), 39-43.
- Muller C, Laroppe E (1993). Conservation et germination des semences. *Rev. For. Fr.* **45** (3), 253-260.
- Piper JK (1986). Seasonality of fruit characters and seed removal by birds. *Oikos* **46**, 303-310.
- Schupp W (1993). Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* **107/108**, 15-29.
- Snow DW (1971). Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis* **113**, 194-202.
- Sorensen AE (1981). Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. *Oecologia* **50**, 242-249.
- Stapanian MA (1982). Evolution of fruiting strategies among fleshy-fruited plant species of Eastern Kansas. *Ecology* **63** (5), 1422-1431.
- Stiles EW (1980). Pattern of fruits presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the deciduous forest. *Am. Nat.* **116**, 670-688.
- Thompson JN, Willson MF (1979). Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* **33** (3), 973-982.
- Whellwright N (1985). Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* **66**, 808-818.
- Willson MF, Thompson JN (1982). Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green". *Can. J. Bot.* **60**, 701-713.

(33 réf.)