



**HAL**  
open science

## **Le Rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle.**

Pierre Charles-Dominique

► **To cite this version:**

Pierre Charles-Dominique. Le Rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle.. Revue forestière française, 2003, 55 (sp), pp.195-205. <10.4267/2042/5773>. <hal-03449289>

**HAL Id: hal-03449289**

**<https://hal.science/hal-03449289v1>**

Submitted on 25 Nov 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

## LE RÔLE DE LA FAUNE SUR LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE NATURELLE

PIERRE CHARLES-DOMINIQUE

La dissémination des graines est un des mécanismes essentiels de la régénération forestière. Plusieurs moyens y concourent, comme le vent (anémochorie), l'eau (hydrochorie), la simple gravité (barochorie), l'autopropulsion au moment de l'ouverture du fruit (autochorie), ou bien le transport actif par un animal (zoochorie). C'est ce dernier mode de dissémination qui prédomine dans les forêts tropicales humides (Van der Pijl, 1969 ; Hladik et Hladik, 1969 ; McKey, 1975 ; Janson, 1983 ; Gautier-Hion *et al.*, 1985), ce qui est également le cas en Guyane. Par exemple, sur le site de la Station des Nouragues, 78 % des plantes phanérogames sont zoochores et 18 % anémochores (Charles-Dominique, 2001). Sur le même site, nous avons dénombré 121 espèces de vertébrés frugivores qui contribuaient, par leurs différents comportements, à la dissémination des graines (72 oiseaux, 23 chiroptères et 32 mammifères non volants).

### LA MORPHOLOGIE DES FRUITS

Le principe général du fonctionnement de la zoochorie est simple. La graine est associée, d'une part, à des annexes contenant des structures nutritives (pulpe, arille) recherchées par les animaux frugivores qui s'en nourrissent et, d'autre part, à des structures formant un signal attractif (couleurs, contrastes de brillance, mouvements, odeurs, etc.), sur lesquelles les animaux frugivores se repèrent pour trouver les fruits mûrs.

Le fruit zoochore peut donc être considéré comme un organe composite dont les parties suivantes répondent à des impératifs fonctionnels d'ordres différents :

- la **graine**, avec ses particularités physiologiques, son volume et le nombre d'unités par fruit ou par infrutescence ; elle peut être consommée par les espèces granivores ; ces caractères participent de la "stratégie" de reproduction de la plante ;

- les **annexes nutritives** (pulpe, arille), qui attirent les frugivores, et dont la structure, l'origine embryologique et la composition chimique sont très variables, résultant de nombreux phénomènes de convergences (Sabatier, 1983) ; la structure et la composition chimique de la pulpe sont corrélées aux particularités morphologiques, comportementales et digestives des animaux disséminateurs associés à ces plantes ;

- les **signaux** formés par diverses structures anatomiques et biochimiques (pigments, substances volatiles) permettant le repérage des fruits et la reconnaissance de leur état de maturité ; ces caractères sont corrélés aux particularités sensorielles des animaux disséminateurs associés à ces plantes ;

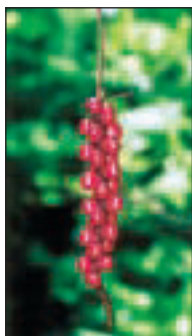
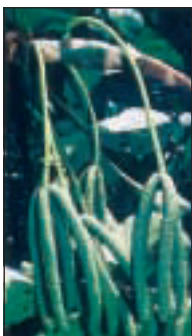
- la **protection** du fruit (présence ou non de composés secondaires dans la graine, structure et épaisseur du péricarpe, mécanismes d'ouverture pour les fruits déhiscent, position dans l'arbre, structure du pédoncule, etc.) ; ces caractères sont liés aux mécanismes de défense contre

PLANCHE 1

Haut-gauche : infrutescences de *Cecropia palmata* (*Cecropiaceae*). Ces “fruits”, qui restent verts à maturité, émettent une odeur attirant les chiroptères frugivores qui exploitent et disséminent près de 80 % des productions à eux seuls.

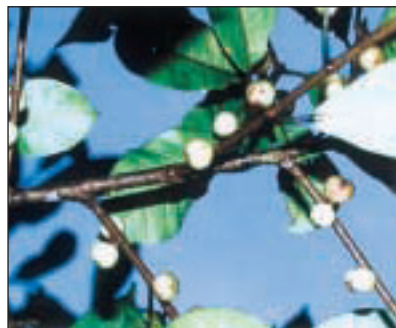
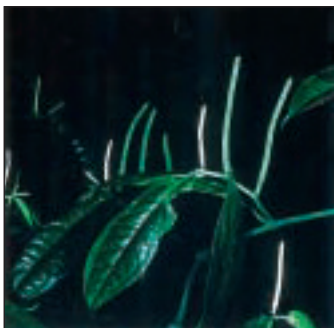
Haut-milieu : infrutescence d'*Anthurium gracile* (*Araceae*). Les fruits rouges de ce petit épiphyte sont essentiellement exploités par des oiseaux de petite taille.

Haut-droite : les fruits de ce *Ficus af. guianensis* (*Moraceae*) sont, contrairement à ceux des autres espèces américaines du même genre, colorés en rouge à maturité. Ils sont essentiellement consommés par les oiseaux.



Centre-gauche : les infrutescences de ce *Piper* sp. (*Piperaceae*) restent vertes à maturité. L'odeur émise attire certains chiroptères frugivores et leur port dressé facilite leur cueillette en vol.

Centre-droite : les fruits de ce *Ficus* sp., comme ceux de la plupart des espèces américaines du genre, restent verts à maturité. Ils sont essentiellement consommés par certaines espèces de chiroptères frugivores.



Bas-gauche : les fruits de ce *Psychotria* sp. (*Rubiaceae*) sont majoritairement exploités par les oiseaux Pipridés. La coloration bleue que ces fruits arborent à maturité les rend particulièrement visibles dans les taches de lumière.

Bas-droite : les fruits de cet *Oureatea* sp. (*Ochnaceae*) sont colorés en noir à maturité. Les rameaux fructifères colorés en rouge jouent le rôle de signaux attractifs visibles à plus grande distance. Ces fruits sont essentiellement ornithochores.



Photos T. LOBOVA pour Clusia et Iritanthera ; P. CHARLES-DOMINIQUE pour les autres

## PLANCHE 2

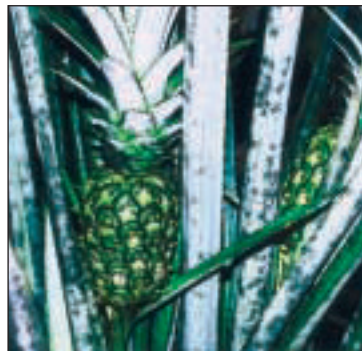
Haut-gauche : les fruits de ce *Clusia nemorosa* (*Clusiaceae*) ne s'ouvrent qu'à maturité. C'est seulement à ce stade que les arilles rouges entourant les graines sont visibles. Les oiseaux de petite taille en sont les principaux consommateurs.

Haut-droite : les fruits de cet *Irianthera* sp. (*Myristicaceae*) ne s'ouvrent qu'à maturité, laissant apparaître la couleur rouge de l'arille entourant une grosse graine. Ce sont les oiseaux de taille moyenne à grande, ainsi que les Primates, qui exploitent cette espèce.



Centre-gauche : à maturité, le fruit de ce *Swartzia* sp. (*Caesalpinaceae*) s'ouvre et laisse apparaître la graine noire, surmontée de son arille blanche, retenue aux valves par le long funicule. Les contrastes de couleur qui en résultent, associés aux mouvements de la graine qui balance et tourne autour de son funicule, forment un signal attractif basé à la fois sur la couleur et sur le mouvement. Les oiseaux de taille moyenne exploitent ces fruits.

Centre-droite : le fruit de cet ananas sauvage *Ananas ananassoides* (*Bromeliaceae*) émet une odeur caractéristique attirant les singes *Cebus* qui descendent au sol pour les cueillir et rejettent les restes dans les environs. La régénération de l'espèce est essentiellement assurée par le bouturage naturel de la petite "plantule" qui surmonte l'infrutescence.



Bas-gauche : le fruit de cette *Sapotaceae* est protégé par une enveloppe coriace que seuls les Primates de grande taille peuvent ouvrir afin d'accéder aux grosses graines enveloppées d'une substance très sucrée. Dans ce cas, la majeure partie des petits vertébrés frugivores, incapables d'avaler de telles graines, sont exclus du cortège des consommateurs.

Bas-droite : les fruits du palmier *Astrocaryum sciophilum* (*Arecaceae*) sont entourés d'une arille sèche non comestible dont l'odeur attire les rongeurs. À maturité, les fruits tombent au sol où ils sont principalement exploités par les agoutis et les acouchis qui, durant les périodes d'abondance, les enterront pour en faire des provisions. Lors des périodes de raréfaction des fruits, ces rongeurs puisent dans leurs réserves mais oublient une partie des graines qui germeront.



Photos T. LOBOVA pour *Clusia* et *Irianthera* ; P. CHARLES-DOMINIQUE pour les autres

les prédateurs de graines ou contre les espèces frugivores “inefficaces” dont l’action aboutirait à une dissémination impropre au développement de la plantule.

La variabilité observée dans l’anatomie des fruits est illustrée par les planches 1 et 2 (pp.196-197).

## **LES SYNDROMES ZOOCHORIQUES**

Les différences d’accessibilité des fruits zoochores reposent sur la combinaison de caractéristiques telles que la taille du fruit et des graines, leur forme, la structure d’attache de la pulpe et des graines, la composition chimique de la pulpe, la présence d’organes protecteurs (téguments coriaces) déhiscents ou non, le mode de déhiscence, la position des fruits dans les branches, la nature des signaux de maturité, etc.

Il existe donc, pour chaque type de fruit zoochore, un groupe plus ou moins diversifié d’animaux frugivores dont la taille, l’anatomie, la physiologie sensorielle et les modes de vie sont compatibles avec ces caractéristiques. Les grandes différences d’histoire de vie de toutes les espèces animales frugivores qui coexistent aboutissent à des spécialisations nombreuses qui les orientent vers des types de fruits particuliers, identifiables en sous-ensembles assez distincts les uns des autres.

Les plantes impliquées dans chacun de ces sous-ensembles, même lorsqu’elles ont des origines phylétiques différentes, produisent, par convergence, des fruits de même type. Ces catégories de fruits correspondent à des “syndromes” qui sont caractéristiques des catégories d’animaux frugivores qui leur sont associées (Van der Pijl, 1957, 1972 ; Gautier-Hion *et al.*, 1985).

On reconnaît, par exemple, les syndromes “fruits chiroptérochores à petites graines”, “fruits chiroptérochores à grosses graines”, “fruits consommés par les petits oiseaux”, “fruits consommés par les gros oiseaux”, “fruits consommés par les primates”, “fruits consommés par les gros mammifères terrestres”, “fruits consommés par les fourmis”, “fruits disséminés par les rongeurs”, etc. Sont considérés comme “vrais” frugivores, les espèces se nourrissant de la pulpe et rejetant la majeure partie des graines intactes, après transit digestif (endozoochorie) ou non (synzoochorie).

Les espèces qui recherchent les fruits pour se nourrir de leurs graines, comme par exemple les perroquets ou certains rongeurs arboricoles, ne sont pas considérées comme de vrais frugivores, mais comme des prédateurs de graines (= frugivores-granivores, Charles-Dominique *et al.*, 1981). Mais ces distinctions ne sont pas toujours aussi tranchées car la définition des régimes alimentaires repose sur les comportements les plus courants des espèces animales, sans tenir compte des cas particuliers. Ainsi, des prédateurs typiques de graines peuvent, dans quelques cas, se comporter vis-à-vis de certaines plantes en véritables frugivores disséminateurs et, inversement, des frugivores typiques peuvent devenir granivores.

Il faut également tenir compte du rôle important joué par certains rongeurs prédateurs de graines, comme les agoutis et les acouchis, qui enterrent les graines dans des caches dispersées pour les mettre en réserve. Une partie de ces graines est “oubliée”, ce qui peut contribuer à une forme de dissémination efficace pour les plantes impliquées (Moris, 1962 ; Feer *et al.*, 2001 ; Jansen et Forget, 2001).

## **LES MODALITÉS DE DISSÉMINATION DES GRAINES**

L’action conjuguée de chacune des espèces de vertébrés frugivores induit un transport des graines extrêmement hétérogène, que l’on pourrait comparer à un ensemble de flux dirigeant les semences dans l’écosystème en général ou vers des sites particuliers. Pour chacune des espèces

végétales concernées, la redistribution des graines vers de nouveaux sites d'implantation dépend des habitudes alimentaires des animaux "vecteurs", de leurs parcours les plus fréquents, des zones de repos, des modes de défécation ou de régurgitation, et des comportements sociaux qui régulent une grande partie de leurs déplacements.

Les caractéristiques biologiques des animaux frugivores, changeant notablement d'une espèce à une autre, ont des conséquences radicalement différentes sur les modes de dissémination comme on peut le voir dans les quelques exemples suivants.

### **La taille de l'animal frugivore**

D'une façon générale, diverses particularités anatomiques et phénologiques des plantes productrices de fruits à petites graines favorisent les vertébrés frugivores de petite taille. Ces animaux étant prédominants en forêt tropicale humide, aussi bien en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus, la dissémination des graines qui en résulte est répartie de façon beaucoup plus homogène que celle générée par les plus gros vertébrés.

### **Modes de locomotion**

Les animaux terrestres, arboricoles grimpeurs, volants, empruntent des itinéraires ou des supports très divers, ce qui les amène à rejeter les graines dans des sites différents.

On peut souligner par exemple le cas des oiseaux frugivores qui défèquent le plus souvent à partir d'un support, contrairement aux chiroptères frugivores qui le font principalement en vol (Charles-Dominique, 1986). La pluie de graines générée par les petites espèces d'oiseaux atteint donc plus fréquemment les supports, ou bien le sol situé sous ces supports, alors que celle qui provient des chiroptères est plus homogène.

Par exemple, la défécation en vol par les chauves-souris du genre *Artibeus*, qui circulent souvent au-dessus et dans la canopée, alimente la banque de graines du sol en *Cecropia obtusa* qui s'y trouve omniprésent, dans des proportions allant de 32 à 400 unités par m<sup>2</sup> (Prévost, 1981). Par contre, les minuscules graines des épiphytes *Cyclanthaceae* et *Araceae*, disséminées en vol par les chauves-souris *Carollinae* du sous-bois, atteignent la base des troncs et autres supports verticaux, sites les plus favorables à leur installation (Cockle, 1997, 2001).

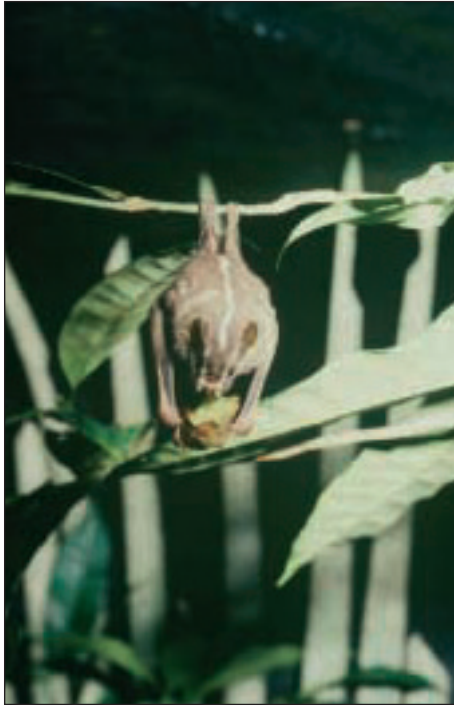
### **Flux de graines en fonction des diverses structures sociales**

La vie solitaire ou la vie grégaire a des conséquences sur les degrés d'hétérogénéité spatiale de la dissémination. En outre, les caractéristiques sociales amènent certaines espèces à fréquenter plus particulièrement certains sites, et donc à y concentrer les graines des espèces dont elles se nourrissent (notion de gardening de Lieberman *et al.*, 1979).

On peut citer les oiseaux formant des leks — zones de parades sexuelles — comme les manakins ou les coqs de roches (Théry, 1990a, 1990b ; Théry et Larpin, 1993), ou bien encore les singes hurleurs qui défèquent principalement au niveau de leurs dortoirs, accumulant durant des années, sur des sites relativement restreints, de grandes quantités de graines de *Sapotaceae* et autres espèces faisant partie de leur régime alimentaire. La concentration des plantules et jeunes arbres de ces espèces y dépasse très nettement celle observée ailleurs (Julliot, 1997).

### **Flux de graines en fonction des diverses stratégies de défense contre les prédateurs**

La concentration d'animaux frugivores sur les arbres en fruits attire leurs prédateurs, d'autant plus que la cueillette amène souvent les premiers à s'exposer dans des zones dégagées. De



nombreuses stratégies alimentaires se sont donc développées, minimisant le temps passé dans les sites exposés.

Le plus souvent, les animaux frugivores se ravitaillent rapidement dans les arbres producteurs et vont consommer (*cf.* photo ci-contre d'une chauve-souris *Uroderma bilobatum* en train de consommer un fruit) ou digérer, selon les cas, dans un lieu retiré, à l'abri des prédateurs. C'est le cas de nombreux oiseaux qui accumulent les fruits dans leur jabot et vont digérer à distance, régurgitant ou déféquant les graines au pied de leur abri.

Le cas des chiroptères *Phyllostomatidae* est encore plus évident, puisqu'ils cueillent les fruits en vol, sans se poser, rejoignant un point d'alimentation situé dans les alentours pour y consommer le fruit, à l'abri des prédateurs (Morton, 1973 ; Charles-Dominique, 1986 ; Charles-Dominique *et al.*, 2001). Ce site doit offrir un couvert dans sa partie supérieure et une zone largement dégagée vers le bas, de façon à favoriser une fuite rapide par un plongeon suivi d'un vol zigzaguant en sous-bois. Certaines grosses graines de fruits chiroptérochores (*Symphonia*, *Andira* spp., *Dipteryx odorata*, *Parinari*

spp., etc.) se trouvent souvent accumulées sous de tels gîtes où ils peuvent être repris par des disperseurs secondaires.

### Dissémination secondaire

Les rongeurs exploitent certaines espèces qui leur sont inféodées, comme par exemple *Vouacoupa americana* (Forget, 1994), mais également de nombreuses autres graines ayant pu être disséminées dans un premier temps par des animaux frugivores ou par le vent. Cette dissémination secondaire peut avoir un effet bénéfique lorsque les graines sont enterrées, et donc mises à l'abri des insectes séminivores (Janzen, 1986 ; Forget, 1994, 1996). Les fourmis, qui transportent certaines graines myrmécochores (Horvitz et Le Corff, 1993), ou qui exploitent les petites graines qu'elles trouvent dans les fientes d'oiseaux ou de chiroptères (Cockle, 1997), participent également à la dissémination. Les bousiers, qui enterrent des "pilules" d'excréments de vertébrés frugivores (Estrada et Coates-Estrada, 1986), contribuent également à la dissémination secondaire de nombreuses graines de petite taille qui sont ainsi soustraites à l'action des séminivores et se trouvent redistribuées localement de façon plus homogène.

### Flux de graines en fonction des diverses stratégies de recherche alimentaire

Les espèces frugivores de type "trapliner" — c'est-à-dire qui exploitent des ressources mémorisées le long de grands itinéraires — disséminent les graines à plus grande distance que celles qui se concentrent sur des ressources localisées. Les toucans (Thiollay, 1987) ou les chiroptères *Artibeus lituratus* et *Artibeus jamaicensis* (Morton, 1973 ; Charles-Dominique, 1986), qui peuvent exploiter dans la même journée ou la même nuit des arbres distants de plus de 10 km, exportent une partie des semences à grande distance, permettant ainsi de coloniser de nouvelles zones ("colonization hypothesis", Janzen, 1970 ; Connell, 1971).

Par contre, les espèces territoriales disséminent la majeure partie des productions de graines à moins de 100 m des pieds producteurs. Il semblerait que ce rayon d'action suffise au maintien des espèces dans l'environnement, là où les conditions microclimatiques permettent leur établissement ("escape hypothesis", Janzen, 1970 ; Connell, 1971).

### Effet du transit digestif sur les graines

Dans le cas de l'endozoochorie (dissémination des graines après transit digestif), le problème s'est posé de savoir si les graines subissaient un traitement particulier qui pourrait avoir un rôle favorable à leur germination.

Des expérimentations ont été réalisées à partir de graines ayant transité par le tube digestif de Primates, de chiroptères et de tortues, en les comparant à des graines prélevées directement dans des fruits mûrs. Dans certains cas, on a pu observer une légère avance dans les germinations, due à l'effet du transit digestif, alors que dans d'autres cas c'est l'inverse qui a été observé. Mais l'avance ou le retard de la germination ne sont pas forcément avantageux ou désavantageux et doivent être considérés en fonction des contraintes climatiques saisonnières s'exerçant sur le développement des plantules.

D'une manière générale, aucun effet positif ou négatif n'a pu être démontré. Par contre, le transit digestif a pour effet de débarrasser la graine de sa pulpe. Lorsqu'un fruit zoochore est laissé tel quel sur le sol, le plus souvent la pulpe pourrit et contamine les graines. Mais une grande variabilité existe en fonction des types de fruits. On peut conclure que l'effet principal de la zoochorie est la dispersion des graines.

\*  
\*\*

Contrairement à l'anémochorie, la zoochorie n'opère pas au hasard (ou selon la direction des vents dominants), mais d'une façon orientée, permettant une plus grande efficacité de la dissémination vers des sites particuliers. Les différences comportementales observées entre toutes les espèces d'animaux frugivores joueraient un rôle important dans la structuration de la végétation, certains traits comportementaux renforçant son hétérogénéité (McKey, 1975 ; Howe et Van de Kerckhove, 1979), alors que d'autres, à l'inverse, contribueraient à homogénéiser la dissémination de taxons particuliers (Garber, 1986).

La dissémination qui en résulte, conjuguée aux accidents naturels de la forêt, aux caractéristiques écophysologiques des plantules et à la prédation des phytophages, maintient la biodiversité en créant de nouveaux assemblages de plantes dans une structure en mosaïque dont chaque unité correspond à une phase de maturation. L'ensemble de ces actions aboutit à une redistribution spatiale des futurs végétaux, toujours différente de la situation antérieure.

Il faut garder à l'esprit que les plantes forestières ont, au cours de leur histoire, subi périodiquement de grandes variations dans l'occupation de l'espace, passant pendant les périodes sèches par des phases de "repli" dans des zones refuges, suivies d'extensions rapides pendant les périodes humides. Les zones nouvellement reconquises le sont tout d'abord par des espèces zoochores, comme l'a montré Prévost (1983) dans son étude d'un recru en Guyane, où 98 % des espèces nouvellement établies étaient d'origine zoochore. Les espèces autochores, barochores, rodontochores<sup>(1)</sup>, dont le transport se fait à courte distance des pieds producteurs, atteignent les espaces nouvellement colonisés bien après les espèces zoochores (et anémochores), et leur abondance relative sur un site serait corrélée à l'ancienneté des massifs (Blanc, 2002). Par exemple, la progression du front de colonisation d'*Astrocaryum sciophilum*, palmier du sous-bois

(1) Espèces disséminées par les rongeurs.

dont la croissance est très lente et dont les graines sont disséminées dans un faible rayon, est de l'ordre de 1 à 2 km par 1000 ans (Charles-Dominique et *al.*, 2003).

### **PLUIE DE GRAINES, BANQUE DE GRAINES DU SOL ET PLANTULES EN ATTENTE**

L'action combinée de tous les mécanismes de dissémination induit une pluie de graines dont l'intensité et la composition varient fortement d'un endroit à un autre. Pour évaluer ces flux, diverses méthodes ont été développées, le plus souvent basées sur l'interception des graines par des collecteurs. En Guyane, les valeurs moyennes oscillent entre 700 graines/m<sup>2</sup>/an dans les zones secondarisées et 400 graines/m<sup>2</sup>/an en forêt primaire des Nouragues. Cependant, ces résultats font abstraction des graines trop petites pour être retenues par les mailles des filtres utilisés (Orchidées, Cychlantacées, Aracées). Parmi cette pluie de graines, l'espèce *Cecropia obtusa* représente à elle seule 25 à 38 % des récoltes, soit environ 155 graines/m<sup>2</sup>/an en forêt primaire.

Les graines d'espèces pionnières s'accumulent dans les premiers centimètres du sol où elles entrent en dormance. Pour lever cette dormance, il faut une large ouverture de la canopée qui permet d'augmenter la température, la quantité de lumière arrivant au sol, et d'en modifier la composition spectrale. C'est ce qui se passe lors des grandes ouvertures naturelles ou artificielles qui sont suivies d'une prolifération d'espèces pionnières issues de la banque de graines du sol. En exposant expérimentalement du sol de forêt primaire à une forte lumière (le long de la piste de St-Elie), on obtient les germinations de 200 à 300 espèces pionnières dont près de 50 % de *Cecropia obtusa* (Prévost, 1981). En forêt primaire, à la station des Nouragues qui est éloignée de toute zone secondarisée, on a pu obtenir 329 germinations/m<sup>2</sup>, dont 79 *Cecropia obtusa* (données non publiées).

La majorité des espèces d'arbres de la forêt primaire produisent des graines de taille moyenne à grande, qui doivent germer rapidement, sans quoi elles pourrissent. Ces graines sont appelées graines "récalcitrantes", en opposition aux graines "orthodoxes" qui peuvent être conservées. Elles produisent des plantules plus ou moins grandes mais, manquant souvent de lumière — seulement 1 % de la lumière incidente parvient au sol —, elles se développent difficilement et leur croissance est arrêtée ou fortement ralentie. Leur développement ne pourra se faire qu'à la faveur d'un regain de lumière à proximité d'un chablis ou d'un volis.

Pour certaines plantes herbacées de sous-bois à toutes petites graines, ce n'est pas la lumière, mais la nature du support, qui constitue le principal facteur limitant. En effet, ces graines minuscules ne peuvent se développer que sur des supports inclinés comme la base de troncs, les pentes, les talus, etc., emplacements où les feuilles mortes ne risquent pas de s'accumuler et de recouvrir leurs toutes petites plantules. Cette catégorie de plantes, plus que les grands arbres, présente une importante capacité de régénération par multiplication végétative (stolons ou bouturage des feuilles) permettant de coloniser d'importantes surfaces du sous-bois à partir d'une toute petite zone où elles avaient réussi à s'implanter par germination (Blanc, 2002).

### **CONCLUSIONS**

La zoochorie occupe une place prépondérante dans les forêts tropicales où la cohabitation d'un grand nombre d'espèces de mammifères et d'oiseaux frugivores est rendue possible par des spécialisations étroites entre plantes et animaux.

Ces spécialisations se sont progressivement renforcées, au cours de longs processus de coévolution, aboutissant d'une part à la sélection de types de fruits très variés chez les plantes parte-

naires et, d'autre part, à des adaptations morphologiques, sensorielles et comportementales chez les vertébrés associés. Les animaux impliqués dans ces échanges ne sont pas pour autant tous des "spécialistes".

En effet, diverses stratégies adaptatives se sont développées et, parmi les communautés, co-existent des spécialistes, à des degrés divers, et des généralistes. Chaque espèce de plante, lors de sa fructification, est visitée par un nombre plus ou moins important de frugivores, chacun dispersant les graines selon des modalités particulières et avec un succès variable. Certains arbres comme les "bois canon" *Cecropia* spp., ou le Goupî *Goupia glabra*, sont exploités par une vaste communauté — de l'ordre d'une trentaine d'espèces —, alors que les *Sapotaceae* le sont essentiellement par les Primates, et le "bitawoudou" *Geisosperrum laevis* par le seul Tapir.

De telles différences ne sont pas sans conséquences sur le devenir des forêts tropicales lorsque la faune est affectée par la chasse, les Primates et les grands oiseaux frugivores (Toucans, Marails, Agamis) étant les premières espèces à se raréfier ou à disparaître des zones exploitées. Alors que, dans les forêts peu touchées par la chasse, la majorité des productions fruitières sont "exportées" loin des pieds producteurs, dans les forêts chassées, on peut voir des accumulations de fruits qui pourrissent sous les arbres tributaires de ces grands vertébrés.

Les conséquences de tels déséquilibres ne peuvent être visibles avant une centaine d'années, mais elles doivent conduire forcément à la raréfaction ou disparition de certaines espèces végétales, puis à celle des animaux associés. Par contre, ces déséquilibres profitent aux espèces granivores dont les effectifs augmentent, avec les conséquences que cela peut entraîner sur l'ensemble des productions fruitières.

Pierre CHARLES-DOMINIQUE  
Station des Nouragues  
CNRS UPS 656  
Résidence Le Relais  
16, avenue Aron  
F-97300 CAYENNE  
(charlesd@cayenne.ird.fr)

## BIBLIOGRAPHIE

- BLANC (P.). — Être plante à l'ombre des forêts tropicales. — Paris : Nathan, 2002. — 411 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.). — Inter-relationships between frugivorous vertebrates and pioneer plants : *Cecropia*, birds, and bats in French Guiana. *In* : *Frugivorous and Seed Dispersal* / A. Estrada and T.H. Fleming Eds. — Dordrecht : Dr W. Junk Publish., 1986. — pp. 119-135.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.). — Relationships between seed dispersal and behavioural ecology. *In* : *Nouragues, Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest* / F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.M. Forget, M. Théry Eds. — Dordrecht : Kluwer, 2001. — pp. 191-196.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C.M.), PRÉVOST (M.F.). — Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relationships plantes-animaux. — *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, vol. 35, 1981, pp. 341-435.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), BROSSET (A.), JOUARD (S.). — Atlas des chauves-souris de Guyane. — Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 2001. — 172 p. (Patrimoines naturels ; 49).

- CHARLES-DOMINIQUE (P.), CHAVE (J.), DUBOIS (M.), DE GRANVILLE (J.-J.), RIÉRA (B.), VEZZOLI (C.). — Colonization front of the understorey palm *Astrocaryum sciophilum* in a pristine rain forest of French Guiana. — *Global Ecology and Biogeography*, 2003.
- COCKLE (A.). — Diversité des modalités d'installation des plantes le long de gradients de perturbation en forêt tropicale de Guyane. Dissémination des graines, caractérisation des supports de germination, installation des plantules. — Université de Paris VI, 1997 (Thèse).
- COCKLE (A.). — The dispersal and recruitment of *Cyclanthaceae* and *Philodendron (Araceae)* understorey root-climbing vines. *In* : Nouragues, Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest / F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry Eds. — Dordrecht : Kluwer, 2001. — pp. 251-263.
- CONNELL (J.H.). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* : Dynamics of populations / P.J. den Boer, P.R. Gradwell Eds. — Wageningen : PUDOC, 1971. — pp. 298-312.
- ESTRADA (A.), COATES-ESTRADA (R.). — Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Lost Tuxtlas, Mexico : dispersal and fate of seed. *In* : Frugivores and seed dispersal / A. Estrada, T.H. Fleming Eds. — Dordrecht (The Netherlands) : Dr W. Junk, 1986. — pp. 93-104.
- FEER (F.), HENRY (O.), FORGET (P.-M.), GAYOT (M.). — Frugivory and seed dispersal by terrestrial animals. *In* : Nouragues, Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest / F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry Eds. — Dordrecht : Kluwer, 2001. — pp. 227-232.
- FORGET (P.-M.). — Regeneration pattern of *Vouacapoua americana (Caesalpinaceae)*, a rodent-dispersed tree species in French Guiana. — *Biotropica*, vol. 26, 1994, pp. 420-426.
- FORGET (P.-M.). — Removal of seeds of *Carapa procera (Meliaceae)* by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. — *J. Tropical Ecology*, vol. 12, 1996, pp. 751-761.
- GARBER (P.A.). — The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). — *Am. J. Primatol.*, vol. 10, 1986, pp. 155-170.
- GAUTIER-HION (A.), DUPLANTIER (J.M.), QURIS (R.), FEER (F.), SOURD (C.), DECOUX (J.P.), DUBOST (G.), EMMONS (L.), ERARD (C.), HECKESTWEILLER (P.), MOUNGAZI (A.), ROUSSILHON (C.), THIOLLAY (J.M.). — Fruits characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. — *Oecologia*, vol. 65, 1985, pp. 324-337.
- HLADIK (C.M.), HLADIK (A.). — Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). — *Revue Écologie (La Terre et La Vie)*, vol. 1, 1969, pp. 25-117.
- HOWE (H.F.), VAN DE KERCKHOVE (G.A.). — Fecundity and seed dispersal by birds of a tropical tree. — *Ecology*, vol. 60, 1979, pp. 180-189.
- HORVITZ (C.C.), LE CORFF (J.). — Spatial scale and dispersion pattern of ant-and-bird dispersed herbs in two tropical lowland rainforest. — *Vegetatio*, 107/108, 1993, pp. 351-362.
- JANSON (C.H.). — Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. — *Sciences*, vol. 219, 1983, pp. 187-189.
- JANSEN (P.), FORGET (P.-M.). — Scatterhoarding and tree regeneration. *In* : Nouragues, Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest / F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, M. Théry Eds. — Dordrecht : Kluwer, 2001. — pp. 275-288.
- JANZEN (D.J.). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. — *Amer. Nat.*, vol. 104, 1970, pp. 501-528.
- JANZEN (D.J.). — Mice, big mammals, and seeds : it matters who defecates what where. *In* : Frugivores and seed dispersal / A. Estrada, T.H. Fleming Eds. — Dordrecht (The Netherlands) : Dr W. Junk, 1986. — pp. 251-271.
- JULLIOT (C.). — Impact of seed dispersal by red howler monkeys on the seedling population in the understorey of tropical rainforest. — *Journal of Ecology*, vol. 85, 1997, pp. 431-440.
- LIEBERMAN (D.), HALL (T.B.), SWAINE (M.D.), LIBERMAN (M.). — Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. — *Ecology*, vol. 60, 1979, pp. 65-75.
- McKEY (D.). — The ecology of coevolved seed dispersal systems. *In* : Coevolution of animals and plants / L.E. Gilbert, P.D. Raven Eds. — Austin : University of Texas Press, 1975. — pp. 15-191.
- MORRIS (D.O.). — The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. — *Proceed. Zool. Soc. London*, vol. 139, 1962, pp. 701-732.
- MORTON (E.S.). — On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. — *Amer. Nat.*, vol. 107, 1973, pp. 8-22.

- PRÉVOST (M.F.). — Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. — *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, vol. 38, 1983, pp. 121-145.
- PRÉVOST (M.F.). — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. — *Turrialba*, vol. 31, n° 2, 1981, pp. 121-127.
- SABATIER (D.). — Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 1983 (Thèse 3<sup>e</sup> cycle).
- THÉRY (M.). — Écologie et comportement des oiseaux *Pipridae* en Guyane : leks, frugivorie et dissémination des graines. — Université de Paris VI, 1990a (Thèse).
- THÉRY (M.). — Influence de la lumière sur le peuplement et le comportement sexuel des *Pipridae* (Aves : *Passeriformes*) en Guyane française. — *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, vol. 45, 1990b, pp. 215-236.
- THÉRY (M.), LARPIN (D.). — Seed dispersal and vegetation dynamics at a cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. — *J. of Tropical Ecology*, vol. 9, 1993, pp. 109-116.
- THIOLLAY (J.-M.). — Organisation et fonctionnement du peuplement d'oiseaux en forêt guyanaise. Application à la conservation. — *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, suppl. 4, 1987, pp. 149-160.
- VAN DER PIJL (L.). — Evolutionary action of tropical animals on the reproduction of plants. — *Biol. J. Linn. Soc.*, vol. 1, 1969, pp. 85-96.
- VAN DER PIJL (L.). — Principle of dispersal in higher plants. — Berlin : Springer Verlag, 1972.
- VAN DER PIJL (L.). — The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). — *Acta botanica neederlandica*, vol. 6, 1957, pp. 291-315.

---

#### LE RÔLE DE LA FAUNE SUR LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE NATURELLE (Résumé)

La zoochorie (transport des graines par les animaux) joue un rôle prépondérant dans les forêts tropicales. L'action de la faune sur la régénération forestière est analysée en fonction des co-évolutions s'étant développées entre plantes et animaux frugivores. Différentes associations entre certains types de fruits et certains groupes de mammifères ou d'oiseaux sont décrites, en insistant sur la spécificité de la dissémination qui en résulte. Celle-ci est le plus souvent hétérogène dans des sites plutôt favorables au développement des plantules. Ces diverses modalités de dissémination concourent autant à la colonisation de sites nouveaux qu'au maintien des espèces végétales dans un environnement donné. Dans le cas des plantes pionnières, la distribution est plus homogène et contribue à alimenter la banque de graines du sol. Ces graines entrent en dormance et ne germeront qu'après une ouverture de la canopée. La chasse des animaux frugivores pourrait avoir de lourdes conséquences pour certaines espèces végétales notamment.

#### THE ROLE OF WILDLIFE IN NATURAL FOREST REGENERATION (Abstract)

Seed transportation by animals plays a predominant role in tropical forests. The article analyses the action of wildlife on forest regeneration by considering the coevolution that has developed between plants and frugivorous animals. Various associations between certain types of fruit and certain groups of mammals or birds are described with special emphasis on the specific dispersal type arising therefrom. Dispersal is most often heterogeneous on sites that are generally favourable to seedling development. This variety of dispersal modes contributes both to colonisation of new sites and to the maintenance of plant species in given environments. In the case of pioneer plants, distribution is more homogeneous and contributes to building up the seed pool in the soil. These seeds go into dormancy and do not germinate until a gap is opened in the canopy. Hunting these frugivorous animals could have major consequences particularly for some plant species.

---