

INTERACTIONS PLANTES-ANIMAUX FRUGIVORES, CONSÉQUENCES SUR LA DISSÉMINATION DES GRAINES ET LA RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE

Pierre CHARLES-DOMINIQUE*

La frugivorie représente un mode d'alimentation commun dans de très nombreux écosystèmes forestiers. Son principe repose sur l'existence de relations mutualistes entre certains animaux qui trouvent leur nourriture dans la pulpe des fruits et les plantes associées dont les graines sont transportées à distance du pied mère. La mise en place de tels mécanismes est interprétée comme issue de processus coévolutifs complexes (coévolution diffuse) dont les modalités ont donné lieu à de nombreux débats (van der Pijl, 1972 ; Janzen, 1971 ; Herrera, 1982 ; Howe & Smallwood, 1982 ; Charles-Dominique, 1993). Les oiseaux et les mammifères représentent les agents disperseurs principaux, mais dans quelques cas les insectes peuvent intervenir en tant que disséminateurs principaux (pour certaines espèces végétales associées aux fourmis, Horvitz & Schemske 1986), ou bien en tant que disséminateurs secondaires, après un premier transport par un vertébré (cas des bousiers, Estrada & Coates-Estrada, 1986 ; Julliot & Sabatier, 1993, et des fourmis, Levey & Byrne, 1993). Le terme de frugivore est souvent appliqué indifféremment aux animaux qui recherchent les fruits pour en consommer les graines, et à ceux qui ne consomment que la pulpe (vraie frugivorie). Dans le premier cas il s'agit d'une forme de granivorie assimilable à une prédation, alors que dans le second il y a le plus souvent mutualisme entre la plante et l'animal, conduisant au transport des graines.

Pendant, la prédation des graines peut parfois conduire à une forme efficace de dissémination. En effet, certains animaux prédateurs, comme les rongeurs, cachent une partie des graines à 10 ou 20 m du lieu où elles sont tombées et reviennent les déterrer plus tard quand les disponibilités alimentaires diminuent. Une partie des graines enterrées sont oubliées et germent en nombre suffisant pour assurer une régénération efficace.

Dans les forêts tropicales humides les interactions entre plantes et animaux frugivores, conduisant à la dissémination des graines, sont particulièrement nombreuses et diversifiées et concernent 68 à 80 % des espèces végétales : 70 à 80 % en Guyane française (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Sabatier, 1983), 68 % au Gabon (Gautier *et al.*, 1985). Pour ce qui concerne la faune des vertébrés forestiers de Guyane française, 72 espèces d'oiseaux sur 575, et 36 espèces de

* URA CNRS 1183, Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du petit Château, 91800 Brunoy.

mammifères sur 155 (dont 23 chiroptères) sont frugivores (Charles-Dominique, 1994). Le transport se fait par la voie intestinale (endozoochorie), ou simplement dans la bouche, quand il s'agit de grosses graines (synzoochorie), suivi dans ce dernier cas d'un abandon de la graine à distance du pied producteur, après que l'animal ait consommé la pulpe qui entourait la graine. Dans tous les cas où il y a zoochorie les graines gardent leur pouvoir germinatif et le principal rôle positif de l'animal se résume au transport. Le plus souvent, la majeure partie de la dissémination se fait dans un rayon de quelques dizaines à quelques centaines de mètres, ce qui est suffisant pour trouver des biotopes adéquats à la germination et au développement des plantules, à l'écart du pied mère. En effet, sous le pied producteur, les conditions microclimatiques ne correspondent généralement plus à celles qui prévalaient à l'époque de son installation, en outre, une forte concentration de plantules augmenterait les risques de prédation et de contamination par des pathogènes (Connell, 1971 ; Janzen, 1971). L'action des animaux aboutit également, mais pour une petite fraction de la production de graines, à une dissémination bien plus lointaine, pouvant dépasser le kilomètre. La combinaison de ces deux modalités de dispersion permet à l'espèce végétale, d'une part, malgré les transformations microclimatiques locales, de se maintenir dans son secteur ou dans les environs immédiats (*escape hypothesis* et *directed hypothesis*, Howe & Smallwood, 1982), et d'autre part de coloniser des sites éloignés, permettant de s'installer dans des secteurs non encore occupés par l'espèce (*colonization hypothesis*, Howe & Smallwood, 1982).

Nous ne nous intéresserons ici qu'aux interactions plantes-animaux basées sur la frugivorie et conduisant à une dissémination efficace des graines. Cela ne doit cependant pas sous-estimer d'autres modes de transport, comme l'anémochorie (transport par le vent) qui concerne 7 % des espèces forestières de Guyane (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Sabatier, 1983). Les interactions entre plantes et animaux frugivores seront vues essentiellement sous l'angle des bilans énergétiques, exprimables en quantité d'énergie chimique (stockée, consommée, ou échangée), ou bien en déplacements de masses sur différentes distances, ceci afin d'envisager une modélisation.

« INVESTISSEMENTS » ET « BÉNÉFICES » DES PLANTES

Les plantes, une fois établies sur un site, transforment l'énergie solaire qu'elles reçoivent en sucres et dérivés qu'elles investissent d'une part pour leur croissance, c'est-à-dire à la constitution de nouveaux capteurs solaires, et d'autre part pour la reproduction, c'est-à-dire à l'élaboration de nouvelles plantes. Ces nouvelles plantes peuvent être génétiquement identiques au pied mère (par clonage, bouturage, bulbilles...) ou bien différentes, issues d'une recombinaison génétique. Cette dernière solution, qui est la plus courante, ressort de la biologie florale et nécessite un transport des gamètes mâles par des agents extérieurs : vent, insectes, et parfois dans les milieux tropicaux, oiseaux ou chauve-souris nectarivores. Cette étape de la biologie florale ne sera pas prise en compte ici, seule, l'étape suivante, c'est-à-dire la biologie du fruit, qui prépare le transport des graines, sera abordée. Malgré l'homologie de ces deux systèmes - biologie de la fleur et biologie du fruit - qui du fait de l'immobilité de la plante font toutes deux intervenir des agents transporteurs, deux différences essentielles existent : le poids de matière à transporter, et la « cible » à atteindre. Dans le cas des fleurs la masse

des grains de pollen à transporter est infime et permet donc l'intervention d'insectes. Cependant, la cible (stigmate d'une fleur de la même espèce, de préférence sur un autre pied) est très limitée et doit être atteinte à un moment particulier. Dans le cas des fruits, le poids des graines à transporter est beaucoup plus important, les plus lourdes pouvant peser plusieurs dizaines de grammes, mais les cibles à atteindre (biotopes favorables à l'établissement de l'espèce) ne sont pas aussi restreintes. Pour des poids de graines relativement importants, les oiseaux et les mammifères sont les seuls à pouvoir servir d'agents transporteurs, mais ils interviennent également pour des graines légères, surtout dans les forêts tropicales humides.

Le transport des graines représente donc un coût énergétique qui est fourni par les vertébrés frugivores à partir des métabolites stockés dans la pulpe des fruits. Pour cela, une partie de l'énergie de la plante est allouée à la synthèse d'annexes attractives (pulpe et substances pigmentaires et/ou odorantes). Le fruit zoochore peut donc être considéré comme un organe composite, fondamentalement formé de trois parties : (1) la ou les graines, souvent protégée(s) par une enveloppe dure (noyau) ou simplement par des substances toxiques, (2) la partie charnue (pulpe, arille etc.) contenant des éléments nutritifs recherchés par les animaux frugivores, (3) des annexes contribuant à la formation des signaux attractifs (pigments colorés, substances odorantes volatiles).

* *Graines* : Les graines contiennent des réserves en substances énergétiques (amidon, lipides) et en éléments de synthèse (substances azotées, sels minéraux, etc.) nécessaires à la croissance des futures plantules. Cet investissement est réparti entre un nombre plus ou moins grand d'unités. Il existe donc un gradient, avec, à l'une des extrémités, des plantes produisant un petit nombre de graines de forte taille, et à l'autre extrémité des espèces produisant un très grand nombre de graines minuscules. Chaque taille de graine correspond à une « stratégie » particulière d'établissement des plantules et de croissance.

* *Pulpe, arilles et substances charnues* : alors que les graines contiennent à la fois des réserves énergétiques et des réserves protéiques nécessaires au développement de la plantule, les pulpes sont le plus souvent très pauvres en substances azotées (les plus « précieuses » pour la plante) et contiennent principalement des substances riches en sucres simples ou en huiles, c'est-à-dire dérivant plus ou moins directement de la photosynthèse, donc peu « coûteuses » à la plante. Les animaux frugivores ne trouvent donc dans les pulpes que des éléments énergétiques et doivent rechercher les éléments azotés dont ils ont besoin pour la synthèse de leurs protéines dans d'autres types d'aliments. Ce sont donc pour la plupart des animaux à régimes mixtes. Ils trouvent les éléments énergétiques dans la pulpe des fruits, et les éléments de synthèse dans d'autres types d'aliments, le plus souvent les proies comme les insectes, parfois les parties vertes des végétaux (Hladik & Hladik, 1969). Les chauves-souris frugivores d'Amérique tropicale représentent cependant une exception : certains fruits dont elles se nourrissent (*Cecropia*, *Solanum*, *Piper*...) contiennent dans leur pulpe, en plus de sucres solubles, des acides aminés non polymérisés qui fournissent l'essentiel de leurs besoins azotés (Charles-Dominique, 1986).

* *Organes attractifs* : Essentiellement à leur maturité, les fruits émettent des signaux qui revêtent des formes extrêmement diversifiées. Il peut s'agir de pigments anthocyaniques ou caroténoïdes particuliers, formant un contraste coloré par rapport au vert du feuillage, de l'émission d'odeurs variées, de mouvements de balancement de l'unité de dissémination (graine enrobée de sa pulpe) à l'extrémité

d'un funicule filamenteux, du gonflement de la pulpe par hydratation, ou de la combinaison de plusieurs types de signaux. Par leur spécificité, ces signaux ne peuvent être détectés que par une catégorie plus ou moins restreinte de disséminateurs potentiels. Par exemple, les animaux possédant des cônes dans leur rétine pourront détecter les contrastes de couleur, ceux qui possèdent un organe olfactif développé pourront détecter certaines molécules volatiles.

La tendance évolutive de ces systèmes va vers le développement de caractéristiques anatomiques et/ou biochimiques qui attirent de façon privilégiée une catégorie d'animaux, couplée à d'autres caractéristiques défavorisant ou dissuadant d'autres catégories d'animaux. De la même façon qu'un animal doit pouvoir choisir un fruit dont les qualités lui apporteront un bénéfice métabolique, une plante doit pouvoir sélectionner le partenaire animal « bon disséminateur » et dissuader les animaux dont l'action lui est néfaste. Bien entendu, du fait de son immobilité, cette attraction sélective ne peut être qu'indirectement réalisée à la suite de longs processus évolutifs basés sur la sélection naturelle et aboutissant à une combinaison de structures attractives et de structures protectrices en juxtaposition. La plante ne peut qu'offrir et protéger en même temps. Face à des animaux divers, l'efficacité du système ne peut être absolue et les pertes doivent être compensées par une surproduction de fruits. L'énergie fournie par la plante en substances attractives (investissement) et la masse de graines dispersées efficacement (bénéfice) varient considérablement selon les espèces et les niches écologiques occupées.

« INVESTISSEMENTS » ET « BÉNÉFICES » DES ANIMAUX FRUGIVORES

L'animal frugivore dépense une partie de son énergie pour explorer l'environnement à la recherche d'aliments. Outre la nécessité d'obtenir des substances énergétiques (hydrates de carbones) à partir des fruits, il doit collecter d'autres substances de types protéiques et vitaminiques, nécessaires à son métabolisme (croissance, reproduction, turn-over...). Il est donc obligé de diversifier son régime et de parcourir des itinéraires complexes. Cependant, il faut impérativement qu'il récupère plus d'énergie dans les fruits, qu'il n'en dépense en efforts musculaires correspondant à leur collecte. Ce surplus sert à l'accomplissement de toutes ses autres fonctions vitales (métabolisme, comportements de protection, comportement social, reproduction).

L'orientation des déplacements alimentaires est largement tributaire des signaux attractifs développés par les plantes. En effet, selon l'équipement sensoriel de l'animal, seuls certains types de signaux pourront être perçus, certains pouvant même être indétectables (fruits cryptiques, Cooper *et al.*, 1986). En outre, les particularités anatomiques des fruits (dureté relative des téguments externes, diamètre des graines, position et accessibilité) dissuadent et gênent certaines espèces animales en même temps qu'elles en favorisent d'autres. L'ensemble de toutes ces caractéristiques anatomiques et morphologiques font que chaque espèce de vertébré frugivore n'exploite qu'une partie des espèces végétales fructifiant dans son environnement (Fig. 1a). Différents « syndromes » de frugivorie peuvent être reconnus, chacun rassemblant autour d'un ensemble de fruits présentant le même « aspect », un nombre plus ou moins restreint de vertébrés (guilde) dont les potentialités sont sensiblement équivalentes. Le phénomène n'est pas toujours

aussi tranché et à côté d'espèces frugivores « spécialisées », il existe certains animaux « généralistes » capables d'exploiter un spectre de fruits relativement plus large. De la même façon, certains types de fruits peu différenciés attirent un assez grand nombre d'espèces animales (McKey, 1975).

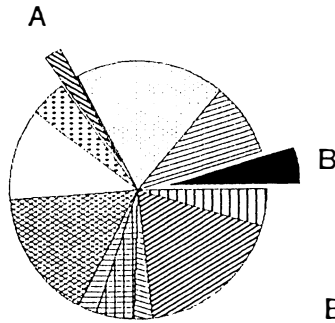
Pour chaque catégorie de frugivores, seule une fraction de l'ensemble des espèces végétales fructifères présentes dans l'écosystème peut donc être exploitée. La biomasse des vertébrés associés est donc plus ou moins directement liée à la quantité d'énergie disponible dans ces fruits.

Un animal frugivore peut exploiter quotidiennement jusqu'à une dizaine d'espèces végétales, le plus souvent entre deux et cinq. La phénologie, c'est-à-dire les modalités de production saisonnière de chaque espèce végétale prise indépendamment, fait que, pour un vertébré frugivore particulier, la disponibilité globale fluctue annuellement (Fig. 1b et c). Le nombre d'espèces exploitées peut, au cours de périodes critiques, se réduire à une seule ; on parle alors d'espèce « clé ». Dans certains cas, il peut même ne plus y avoir de fruits disponibles, ce qui oblige les animaux à modifier leur régime en se reconvertissant à l'exploitation de fleurs ou de jeunes feuilles (Terborgh, 1986 ; Gautier *et al.*, 1993 ; Julliot & Sabatier, 1993). Toutefois, en forêt tropicale humide, ces phénomènes de substitution alimentaire ne touchent que quelques catégories de frugivores. C'est généralement à partir de la fin de la saison des pluies, jusqu'au milieu de la saison sèche, que les fructifications passent par un minimum (en nombre d'espèces et en biomasse de fruits produits), période de l'année au cours de laquelle se réajustent les effectifs des populations de vertébrés frugivores (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Atramantowicz, 1986). Episodiquement des années particulièrement critiques peuvent même apparaître.

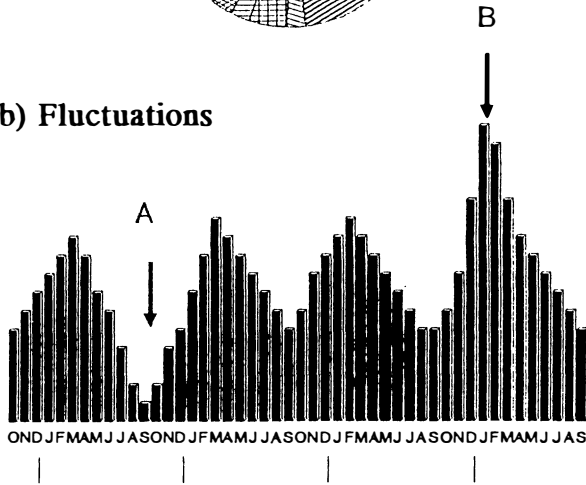
La distribution spatiale des fruits disponibles en un instant donné est le plus souvent hétérogène. Elle suit globalement les modes de distribution des végétaux producteurs : c'est-à-dire un faible nombre de très gros individus, un nombre plus important d'individus moyens, et un très grand nombre de petits individus (Riéra, comm. pers. (Fig. 2). Théoriquement, un animal aura intérêt à se diriger vers les gros porteurs de façon à rentabiliser ses déplacements. Cependant, la relative rareté des ressources concentrées fait qu'il devra les détecter de loin, et donc posséder un équipement sensoriel adéquat. Il faudra également que le mode de locomotion de l'espèce permette de longs déplacements (Fig. 3a). Deux particularités non exclusives caractérisent les animaux qui exploitent de telles ressources : (1) le développement du grégairisme, puisque de nombreux individus peuvent se nourrir simultanément, (2) l'augmentation de la taille corporelle, puisque la quantité des ressources autorise l'alimentation d'animaux de forte taille dont les besoins énergétiques sont importants.

Cette solution correspond pratiquement toujours à des espèces animales diurnes. En effet, de jour, dans les strates supérieures de la canopée, les performances visuelles sont bien meilleures pour une vision à grande distance, surtout quand il s'agit d'animaux capables de discriminer les couleurs. Les animaux peuvent alors orienter leurs déplacements pour aller directement d'un arbre gros porteur à un autre arbre gros porteur. Beaucoup d'exemples de ce type existent chez les primates diurnes et chez les oiseaux de canopée. Cependant, une exception existe parmi les espèces nocturnes. Elle concerne certaines chauves-souris, capables, en volant au dessus de la canopée, de repérer à l'odeur certains arbres à fortes productions fruitières dont les fruits ont évolué vers le développe-

(a) Catégories de fruits



(b) Fluctuations



(c) Répartition spatiale

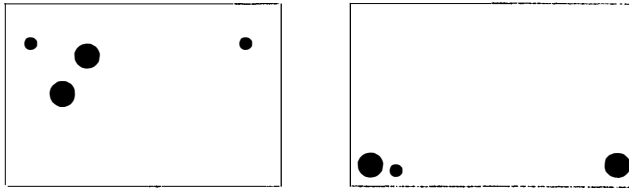


Figure 1. — Répartition théorique des diverses catégories de fruits disponibles dans un écosystème forestier. (a) : chaque guildes de vertébré frugivore n'exploite, selon ses aptitudes sensorielles et anatomiques, qu'une fraction plus ou moins restreinte des fruits disponibles. (b) : fluctuations saisonnières et annuelles des disponibilités en fruits au sein d'un écosystème. Chaque année, pour une catégorie particulière de fruits, la production passe par un minimum et par un maximum. Il existe cependant des années particulières marquées par une baisse importante « A » ou par une production plus abondante « B ». De légers décalages saisonniers peuvent également apparaître. (c) : pour une catégorie particulière de fruits, la répartition spatiale peut varier en fonction des saisons.

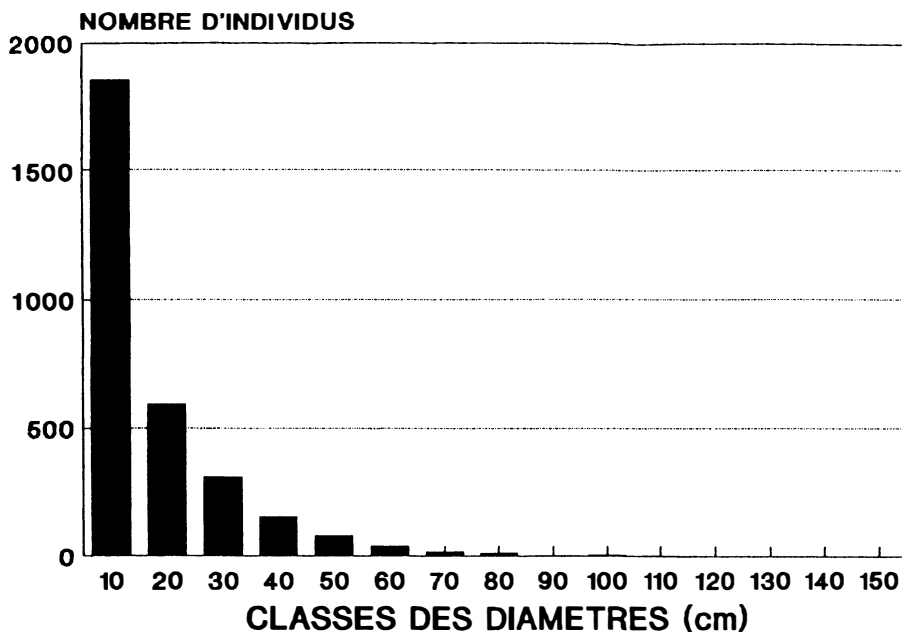


Figure 2. — Répartition des arbres en fonction de leur nombre par classe de diamètre. Les petits arbres (Cf. faibles productions fruitières) sont nombreux alors que les gros (Cf. fortes productions fruitières) sont rares (D'après Riéra, comm. pers.).

ment de signaux chimiques odorants (par exemple les *Ficus*). On peut remarquer dans ce cas qu'il s'agit toujours des espèces de chiroptères les plus grandes, et qu'elles sont grégaires.

Inversement, l'exploitation des nombreux sites à faible production ne peut se révéler rentable que pour des animaux solitaires (pas assez de nourriture pour satisfaire plusieurs individus dans le même temps), et de petite taille (à distance parcourue égale, un gros animal dépense plus d'énergie en efforts musculaires qu'un petit). Un animal solitaire de petite taille peut donc exploiter quelques sites pauvres mais peu éloignés les uns des autres, alors qu'un animal de grande taille (ou à plus forte raison un groupe d'animaux) ne recherche pas spécialement ces petites ressources dispersées, insuffisamment rentables d'un point de vue énergétique (Julien-Laferrière, 1993). Tout au plus, peuvent-ils faire un faible détour pour les exploiter quand leur itinéraire s'en approche (van Roosmalen, 1980).

Cette solution est couramment observée chez les espèces frugivores nocturnes (faibles énergies lumineuses incompatibles avec la vision des couleurs et limitant le repérage à grande distance), ou bien chez des petites espèces diurnes, vivant dans les strates forestières très encombrées où la vision à grande distance est rendue difficile.

ORGANISATION DES POPULATIONS DE FRUGIVORES

L'occupation de l'espace par les animaux ne se fait pas au hasard car leur aptitude à mémoriser certains paramètres de l'environnement, ainsi que leurs

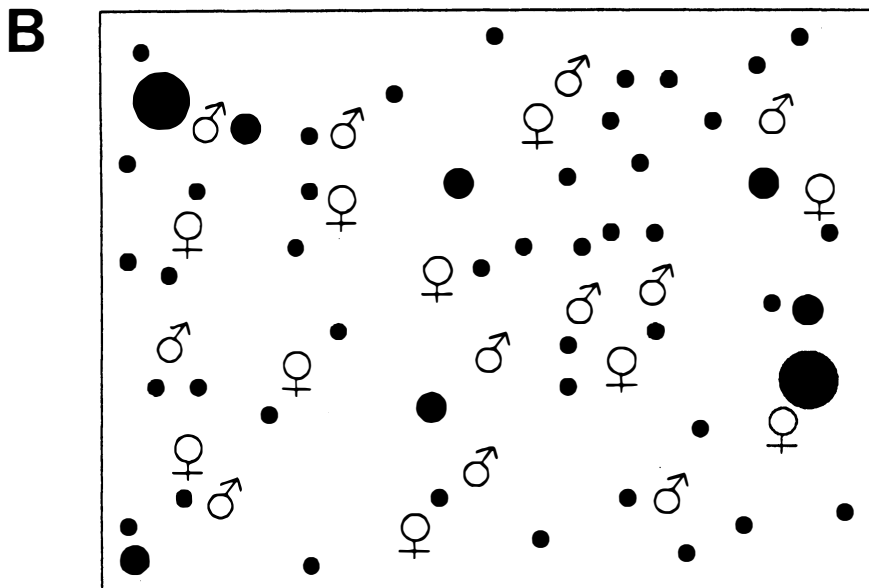
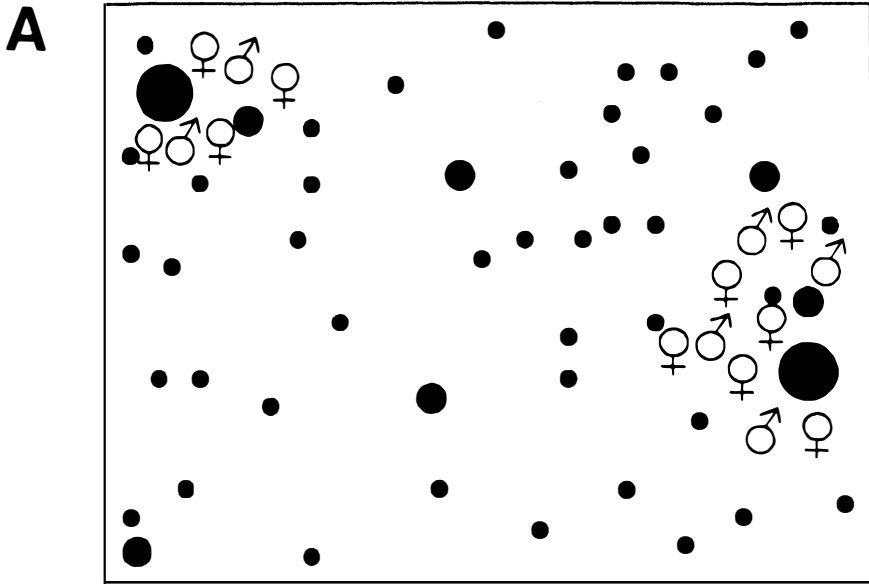


Figure 3. — Répartition spatiale théorique des divers végétaux producteurs de fruits et leur exploitation par les vertébrés. (a) : les espèces animales grégaires de grande taille exploitent principalement les ressources à forte productivité, mais peu fréquentes. (b) : les espèces solitaires de petite taille exploitent principalement les ressources à plus faible productivité, mais plus fréquentes.

caractéristiques comportementales et sociales contribuent à optimiser les parcours alimentaires. De la même façon qu'une plante partage l'allocation de ses ressources entre la croissance et la reproduction, une espèce animale investit une partie de ses ressources en dépenses énergétiques liées à la quête alimentaire, et une autre partie à la reproduction. Cet effort reproducteur, qui est régulé par le système social, diffère selon les sexes.

Pour les femelles le succès reproducteur dépend du nombre de descendants viables qu'elles produisent. Pendant les phases de gestation et d'allaitement, la nourriture disponible pour la mère représente le paramètre essentiel. La femelle qui réussit donc à avoir la quasi exclusivité des ressources disponibles d'un secteur aura un taux de reproduction augmenté, par rapport aux autres femelles de son espèce, et son génotype sera favorisé à la génération suivante.

Pour un mâle, le succès reproducteur dépendra également du nombre de descendants produits, donc du nombre d'accouplements fertiles. La compétition mâle-mâle est donc déterminante, et celui qui réussit à avoir la quasi exclusivité des copulations dans un grand secteur verra son génotype favorisé à la génération suivante.

Dans les cas les plus simples c'est la seule compétition directe qui régule les rapports au sein de la population : les animaux se déplacent au gré des fructifications et changent de secteur quand la nourriture disponible est épuisée. Il s'agit là d'une solution primitive (Fig. 4a) observée chez certains marsupiaux américains (Atramentowicz, 1986). Mais dans de très nombreux cas il y a territorialisme. Ce type de comportement revient à une « appropriation » d'un espace au sein duquel l'individu (ou le groupe social) disposera, malgré les changements saisonniers d'emplacement des arbres producteurs de fruits, de ressources suffisantes tout au long du cycle annuel. Pour les mâles, l'appropriation et la défense d'un espace occupé par une ou plusieurs femelles revient à une « anticipation » du moment où elles entreront en oestrus (Fig. 4b et c).

Les structures sociales ne répondent pas uniquement aux seules contraintes liées à la reproduction et à la recherche des ressources trophiques. Les stratégies antiprédatrices, mais aussi des caractéristiques biologiques spécifiques telles que les modes de locomotion ou les systèmes sensoriels se conjuguent à l'ensemble. Il en résulte de multiples formes de structure sociale qui jouent un rôle déterminant sur la distribution spatiale des animaux et sur la régulation des effectifs. On conçoit l'importance de ces structures et les conséquences que cela peut avoir sur les itinéraires, donc sur les modalités de dissémination des graines.

LES CONSÉQUENCES DE LA FRUGIVORIE: LES FLUX DE GRAINES

L'exubérance des forêts tropicales est trompeuse, laissant croire qu'il y a pléthore de ressources alimentaires disponibles ; pourtant les espèces animales sont limitées dans leurs choix. Ce sont les contraintes biologiques et les contraintes énergétiques qui imposent ces choix, et qui, indirectement, déterminent les types de déplacements. Il en résulte des flux de graines orientés en fonction des comportements et des itinéraires les plus fréquents des animaux « vecteurs ». L'ensemble de ces actions aboutit à une redistribution spatiale des futurs végétaux, toujours différente de la situation antérieure. On constate que l'animal dissémina-

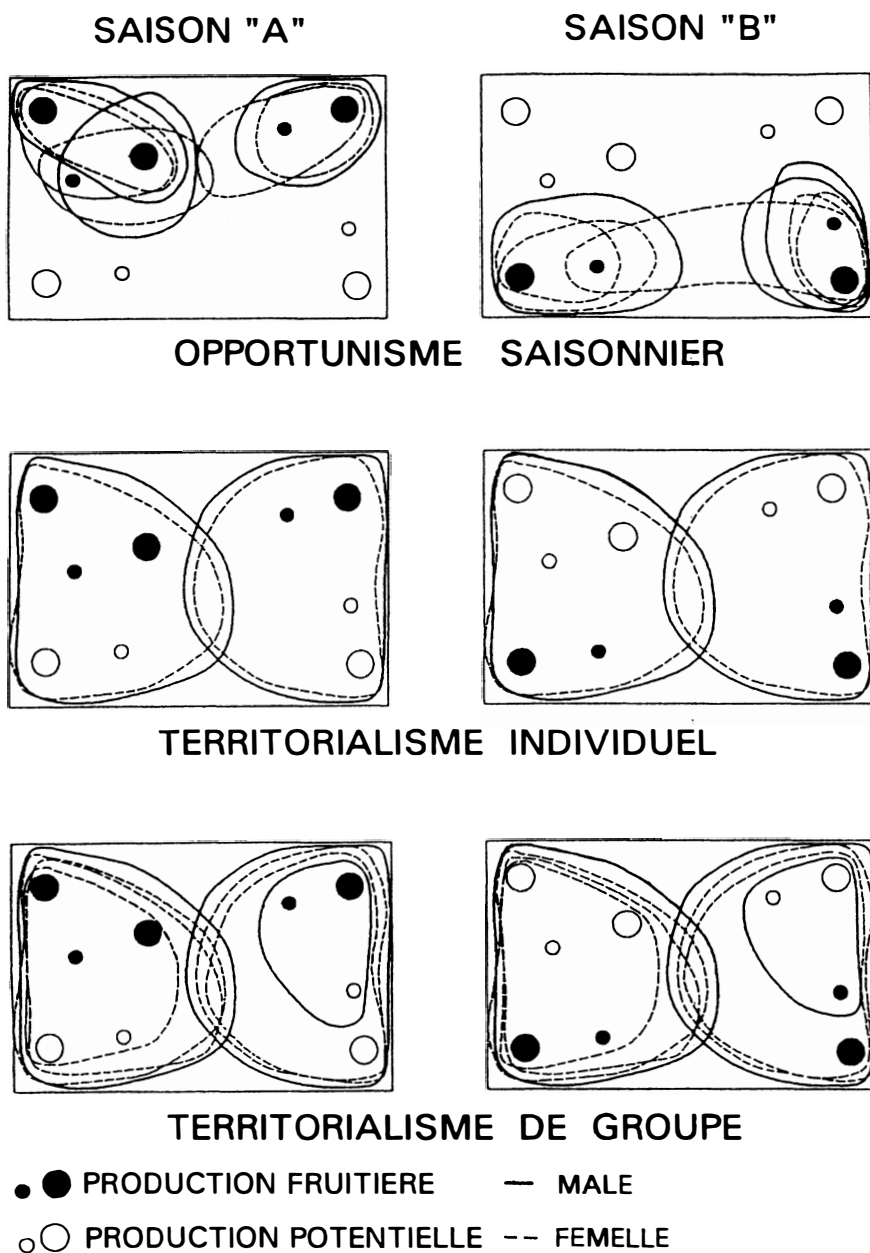


Figure 4. — Représentation schématique de l'occupation de l'espace par des animaux frugivores dont les structures sociales sont différentes. (a) : opportunisme saisonnier avec absence de territorialité, (b) : territorialisme individuel, (c) : territorialisme de groupe. Les deux colonnes correspondent à deux saisons.

teur occupe une position particulière, puisqu'il se situe entre deux générations de plantes : — d'une part celles qui lui sont contemporaines et dont il se nourrit, mais qui ont été mises en place avant lui par des individus disparus depuis longtemps, — d'autre part, celles qui seront issues de cette dissémination, mais qu'il ne verra pas, ou tout-au-moins dont il ne pourra exploiter les fructifications. Un nombre plus ou moins grand de générations d'animaux frugivores s'intercale donc entre deux générations de plantes. Ces décalages, associés aux modifications provenant de la croissance et de la mortalité des plantes, impriment une dynamique aux écosystèmes qui ne peuvent jamais atteindre une situation d'équilibre.

RÉSUMÉ

Les interactions plantes-animaux frugivores, qui représentent les principales voies de dissémination des graines dans les forêts tropicales humides, sont examinées sous l'angle des bilans énergétiques, dans une perspective de modélisation. Les fruits zoochores sont considérés comme des organes composites formés par : 1) la ou les graine(s), 2) une partie charnue contenant des nutriments recherchés par le vertébré partenaire, 3) des structures émettant des signaux chimiques et/ou visuels.

Une partie de l'énergie disponible par la plante est allouée aux structures attractives (pulpe et signaux), en contrepartie l'animal disperse les graines vers des sites plus ou moins favorables à leur germination et à l'établissement des plantules. Les signaux émis par les plantes sont le plus souvent adaptés aux capacités sensorielles des disséminateurs les plus efficaces, eux mêmes spécialisés aux types morphologiques des fruits. L'énergie investie pour les déplacements alimentaires dépend donc de la nature des signaux attractifs développés par les plantes.

La distribution spatiale des plantes, et donc des ressources trophiques potentielles, influence notablement les stratégies de déplacements alimentaires, mais aussi les caractéristiques sociales du vertébré frugivore (solitaire, grégaire, défense territoriale).

L'ensemble de ces interactions détermine les caractéristiques de la « pluie de graines », dont l'hétérogénéité spatiale correspond aux itinéraires les plus fréquents des différentes espèces de la communauté de vertébrés frugivores.

SUMMARY

The interactions between plants and frugivorous animals, which constitute the main system of seed dispersal in tropical forests, are examined within the framework of energetic considerations as a basis for modelling. Zoochorous fruit are considered as a composite organ : 1) seed (s), 2) fleshy part containing nutriments, 3) ancillary structures providing attractive chemical and/or visual signals.

A certain proportion of the energy is allocated by the plant to attractive components (pulp, signals), and on the other hand the animal disperses the seeds on a greater or lesser distance to more or less favourable sites for the germination and development of the seedlings. The signals emitted by the plants match the sensory systems of the best disseminators of the plants which specialize in

particular to morphological types of fruit. Then, foraging patterns and the energy expenditure of the animals are substantially dependent on the attractive signals developed by plants.

The spatial distribution of the trees, and therefore trophic resources, make a major contribution to types of foraging patterns but also to the social systems (solitarism, gregariousness, territorial defence).

The entirety of these interactions influence the characteristics of the « seed rain », whose spatial heterogeneity corresponds to the more frequent itineraries of different species of the community of frugivorous vertebrates.

RÉFÉRENCES

- ATRAMENTOWICZ, M. (1986). — Etude comparée de la dynamique de population de trois Didelphidae sympatriques de Guyane. *Biotropica* 18 : 129-136.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1986). — Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants : *Cecropia*, birds and bats in French Guiana, pp. 119-135. In : T.H. Fleming & A. Estrada (Eds), *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publish, Dordrecht.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1993). — Speciation and coevolution : an interpretation of frugivory phenomena, pp. 75-84. In : T.H. Fleming & A. Estrada (eds), *Frugivory and seed dispersal : ecological and evolutionary aspects*. *Vegetatio*, 107-108.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1994). — Ecologie des mammifères forestiers de Guyane Française : origines biogéographiques et organisation du peuplement, pp. 145-152. In : *Forêt Guyanaise. Gestion de l'écosystème forestier et Aménagement de l'espace régional*, Actes du 11^e Coll. Envir. Sepanguy, CCEE Cayenne Fév. 90.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.M. & PRÉVOST, M.-F. (1981). — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 341-435.
- CONNELL, J.H. (1971). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion of some marine animal and in rain forest trees, pp. 298-310. In : P.J. Den Boer & G.R. Gradwell (eds), *Dynamics of population*. Proc. Adv. Study Inst. dynamics numbers pop. Oosterbeedk, Centre for Agricultural Publ., Wageningen.
- COOPER, H.M., CHARLES-DOMINIQUE, P. & VIÉNOT, F. (1986). — Etude photo-colorimétrique des fruits consommés par les oiseaux et les chauves-souris de Guyane, pp. 131-143. In : *Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, A, 132.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1986). — Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico : dispersal and fate of seeds, pp. 93-104. In : A. Estrada & T.H. Fleming (eds), *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publ. Dordrecht.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILLON C. & THIOLLAY, J.M. (1985). — Fruit character as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65 : 324-337.
- GAUTIER-HION, A., GAUTIER, J.P. & MAISELS, F. (1993). — Seed dispersal versus seed predation : an inter-site comparison of two related african monkeys, pp. 237-244. In : T.H. Fleming and A. Estrada (eds), *Frugivory and seed dispersal : ecological and evolutionary aspects*. *Vegetatio*, 107-108.
- HERRERA, C.M. (1982). — Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63 : 773-785.
- HLADIK, A. & HLADIK, C.M. (1969). — Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado. *Terre et Vie*, 24 : 25-117.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. (1986). — Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb : a model of population and patch dynamics, pp. 169-186. In : A. Estrada & T.H. Fleming (eds), *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publ. Dordrecht.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 101-228.
- JANZEN, D.H. (1971). — Seed predation by animal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 465-492.

- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. (1993). — Ecology of the Kinkajou (*Potos flavus*) in French Guiana : first study by radio-tracking in a tropical rain forest. *J. of Tropical Ecology*, 9 : 19-32.
- JULLIOT, C. & SABATIER, D. (1993). — Diet and frugivory of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Int. J. Primatology*, 14 : 527-550.
- LEVEY, D.J. & BYRNE, M.M.. (1993). — Complex ant-plant interactions : rainforest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, 74 : 1802-1812.
- MCKEY, D. (1975). — The ecology of coevolved seed dispersal systems, pp. 150-191. In : L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds), *Coevolution of animal and plants*. Univ. Texas, Austin.
- RIÉRA, B. (1983). — *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de 3^e Cycle. Université de Toulouse. 163 pp.
- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise*. Thèse de 3^e Cycle. USTL, Montpellier, 238 pp.
- SABATIER, D. & PRÉVOST, M.-F. (1992). — *Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle. Le cas de la Station des Nouragues en Guyane française*. Atelier MAB-UNESCO, 169-187.
- TERBORGH, J. (1986). — Community aspects of frugivory in tropical forests. pp. 371-384. In : T.H. Fleming & A. Estrada (eds), *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publish, Dordrecht.
- VAN DER PIJL, L. (1972). — *Principle of dispersal in higher plants*. Springer Verlag, Berlin.
- VAN ROOSMALEN, M.G.M. (1980). — *Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (Ateles paniscus paniscus Linnaeus 1758) in Surinam*. PhD Thesis, Wageningen, VII, 175 pp.