

## LES RESSOURCES VEGETALES CLES DE LA FORET TROPICALE

John Terborgh

Le vieux cliché de la forêt tropicale présentée comme un Jardin d'Eden, offrant un climat doux et constant, une abondance de fruits et d'autres aliments végétaux tout au long de l'année a été mis à mal par les recherches récentes. Le mythe de l'abondance a été détruit quand on a découvert qu'une disponibilité constante en nourriture n'est en aucune façon directement liée à une absence de variations saisonnières de température et de pluviométrie. Même les environnements tropicaux les plus notoirement uniformes, comme ceux de l'Asie du sud-est, sont loin d'être uniformes quand on observe la production de fruits dans la forêt (Raemaekers et al., 1980, Leighton & Leighton, 1983) ou les rythmes de nidification des oiseaux (Fogden, 1972). Les animaux peuvent connaître des alternances d'abondance et de pénurie, même si le climat apparaît monotone et constant.

Les raisons de cet apparent paradoxe commencent à être comprises. Les arbres tropicaux ont été naturellement sélectionnés pour fleurir tous en même temps, afin d'assurer une pollinisation croisée, et pour que le mûrissement des fruits coïncide avec la période où la dispersion sera maximisée, tout en diminuant le prélèvement par les consommateurs de graines (Janzen, 1967). La floraison synchronisée implique que les populations reproductrices d'arbres fleurissent en réponse à un signal de l'environnement universellement reconnu. Les signaux évidents dans un environnement soumis à des saisons marquées (tels que le passage de l'hiver au printemps, ou le changement de durée des jours) n'existent pas ici, et l'alternance entre saison sèche et saison humide est plus subtile et moins fiable dans un environnement tropical toujours humide. Les signaux qui y existent (tels que chute brutale des températures nocturnes due à une succession de nuits claires et moins humides, ou transition sèche au milieu d'une période normalement humide) sont imprévisibles et arrivent à intervalles irréguliers (Janzen, 1974; Ng, 1981). De longues périodes, d'une année ou plus, peuvent se passer sans que ces signaux n'apparaissent. Cela peut conduire à une pénurie de ressources prolongée pour la communauté animale, suivie par une explosion d'abondance quand suit une période de fructification majeure (Leighton & Leighton, 1983).

Une nouvelle idée générale sur les forêts tropicales, allant à l'encontre de la sagesse conventionnelle, semble émerger: plus le climat est uniforme, plus la production de ressources par la végétation sera imprévisible et irrégulière. Les forêts tropicales, du point de vue des animaux qui les occupent, ne sont pas ce qu'elles paraissent à l'observateur extérieur. Ce chapitre expose la façon dont les périodes de pénurie jouent sur les interactions écologiques entre les consommateurs vertébrés dans une forêt tropicale.

### LA COMMUNAUTE ANIMALE D'UNE FORET TROPICALE

Les écosystèmes de prairies tropicales, dont les savanes africaines sont un exemple, supportent de grands nombres d'herbivores. Bien qu'ayant une production photosynthétique moins importante que les forêts tropicales, les savanes africaines peuvent supporter des biomasses animales atteignant 12 tonnes par km<sup>2</sup> (Bourliere & Hadley, 1970). Pour des raisons qui ne sont pas encore bien comprises, les feuillages des forêts tropicales ne sont pas aussi comestibles que les herbacées (autres que les graminées???) des savanes, et, étant situés en haut des arbres, ne sont pas aussi accessibles. Les écosystèmes de forêt, en dépit de leur forte productivité, ne sont donc généralement pas occupés par de nombreux herbivores: les frugivores forment le groupe d'animaux dominants dans la plupart des forêts tropicales (Emmons et al., 1983; Terborgh, 1983). Comme ils se nourrissent des parties reproductrices des plantes plutôt que de leur feuillage, leur biomasse collective est moins importante que celle des herbivores au sens strict. Leur diversité, par contre, peut être très importante. Oiseaux, chauves-souris, primates et autres groupes de mammifères contribuent à cette diversité, qui dans certaines forêts peut dépasser 100 espèces, beaucoup plus que la diversité des communautés d'herbivores.

Du fait de l'extrême difficulté d'observation (sans parler de comptage) des frugivores dans les forêts tropicales, très peu de données existent sur la composition et la biomasse de ces communautés. De fait, il n'existe que deux endroits pour lesquels existent des représentations raisonnablement précises et complètes. L'un d'eux est Barro Colorado Island (Panama) (Eisenberg et Thorington, 1973; Glanz, 1982). L'autre est la station biologique de Cocha Cashu, dans le parc national de Manu (sud-est du Pérou). Situé au pied des Andes dans le haut bassin de l'Amazone, Cocha Cashu est dans une région d'une exceptionnelle diversité d'espèces. Au contraire de Barro Colorado, la faune de Cocha Cashu n'a pas subi d'extinctions, et une population non perturbée de prédateurs assure une régulation entièrement naturelle des populations animales.

Pendant une période de plusieurs années, les membres du groupe de recherche de Cocha Cashu ont entrepris une série de recensements des communautés d'oiseaux et de mammifères. Les résultats indiquent que les frugivores dominent la communauté animale, et constituent environ trois quarts de la biomasse totale d'oiseaux et de mammifères (tableau 1). Parmi les mammifères, les primates sont le groupe dominant, constituant plus d'un tiers de la biomasse totale. Les rongeurs et les pécaris suivent par ordre d'importance. Les frugivores volants (chauves-souris et oiseaux), bien qu'ayant sans aucun doute un rôle crucial dans la dispersion des graines, sont un peu éclipsés au niveau quantitatif, car ils ne représentent qu'environ 5 et 10% respectivement de la biomasse de frugivores totale. Cela donne au moins une idée de la façon dont la communauté de grands vertébrés est structurée à Cocha Cashu, et met en valeur l'extrême importance de la frugivorie comme mode de vie dans la forêt amazonienne.

Tableau 1: biomasse des mammifères et des oiseaux consommateurs de plantes à Cocha Cashu, Pérou, par type de régime alimentaire (en kg/km<sup>2</sup>)<sup>a</sup>

Taxon	Parties reproductrices des plantes				Total
	Pulpe des fruits	Graines	Feuillages	Autres	
<b>Mammifères</b>					
Marsupiaux <sup>b</sup>	65				65
Chauves-souris	75				75
Primates	650				650
Rongeurs	140	140	50		330
Procyonidés	120				120
Cerfs et tapirs			230		230
Autres <sup>c</sup>			*	80	80
<b>Total mammifères</b>	<b>1050</b>	<b>140</b>	<b>280</b>	<b>80</b>	<b>1780</b>
<b>Oiseaux frugivores<sup>d</sup></b>					
Tinamous		30			30
Pénélopes et Hoccas	23	22			45
Agamis	12				12
Pigeons	7	3			10
Perroquets		15			15
Toucans	20				20
Autres	22	6			28
<b>Total oiseaux frugivores</b>	<b>84</b>	<b>76</b>			<b>160</b>

<sup>a</sup> Types de régimes alimentaires basés sur les aliments principaux connus ou présumés: par exemple, feuillage si plus de 50% de feuillage etc.

<sup>b</sup> Données sur les mammifères adaptées de Terborgh, 1983.

<sup>c</sup> Les autres mammifères comprennent les paresseux, les tatous, les fourmiliers, les mustélidés et les félidés, dont beaucoup sont trop peu fréquents pour pouvoir être recensés précisément. \* indique la présence de paresseux, rares à Cocha Cashu.

<sup>d</sup> Seuls les oiseaux frugivores sont représentés dans ce tableau car les données sur le reste de l'avifaune ne sont pas encore disponibles. Cependant, les frugivores, grossièrement séparés en consommateurs de pulpe et de graines, comptent pour certainement plus de 50% de la biomasse avienne de Cocha Cashu.

### PRODUCTIVITE ET PHENOLOGIE DES RESSOURCES EN FRUITS

Après avoir établi l'importance de la frugivorie dans un écosystème de forêt tropicale, nous voudrions savoir quelle quantité de fruits produit la forêt, comment cette production varie selon les saisons, et comment elle est reliée aux besoins énergétiques de la communauté de frugivores.

Jusqu'à présent, il n'a jamais été possible d'obtenir des mesures précises de la quantité de fruits produite par une forêt tropicale. Cela est dû au fait que presque tous les fruits sont produits haut dans

la canopée, où ils sont inaccessibles pour des primates terrestres comme nous. Des chercheurs ont estimé méticuleusement la production de fruits d'arbres individuels, mais jamais celle d'une forêt entière (Howe, 1982; Howe et van de Kerckhove, 1979, 1981).

Les meilleures estimations de production de fruits ont été faites avec ce qu'on appelle des pièges à fruit: des bâches ou des récipients placés sur le sol de la forêt pour recevoir les fruits tombant de la canopée. Le problème de cette méthode est qu'elle donne une sous-estimation systématique de la production réelle, car les fruits mangés par les frugivores ne sont pas comptés. Comme nous allons le voir, cette quantité consommée peut parfois représenter une fraction non négligeable de la production totale.

Ces données provenant des pièges à fruits sont les seules estimations existantes de la production de fruits par les forêts tropicales, et de telles estimations n'existent, essentiellement, que pour deux localités: Barro Colorado Island (Panama) (Smythe, 1970; Foster, 1982a) et Cocha Cashu (Pérou) (Terborgh, 1983). Il est remarquable que la production de fruits annuelle de ces deux localités, mesurée par les pièges à fruits, soit presque identique (2200 kg/ha à Panama et 2000 kg/ha au Pérou). La production véritable est bien entendu plus élevée que ces valeurs, du fait de la consommation par les frugivores arboricoles, quantité qui peut être grossièrement dérivée des estimations de biomasse de frugivores (voir plus bas).

Parler des niveaux de production annuels de fruits sans tenir compte de la variabilité saisonnière a peu de sens, car les périodes de pénurie auront un bien plus grand impact sur les communautés de frugivores que les périodes de surabondance. Les pièges à fruits donnent une image raisonnablement fidèle de la variation saisonnière, car la sous-estimation de production est assez constante tout au long de l'année et ne donnera pas de déformation majeure de la position des pics et des creux de la courbe.

Les variabilités globales de chute de fruits à Barro Colorado et à Cocha Cashu sont similaires, bien qu'il y ait des différences de détail, entre ces deux localités et entre les années dans chaque endroit. Un pic majeur de production prend place invariablement pendant le premier mois (ou les deux premiers) de la saison des pluies (figure 1). Un deuxième pic majeur a lieu plus tard pendant la saison des pluies, mais sa place peut varier. Dans les deux localités, la période de chute de fruits minimum est pendant la transition entre la saison humide et la saison sèche (novembre-janvier au Panama et mai-juillet au Pérou). Pendant cette période, la quantité de fruits tombant de la canopée peut n'être qu'un vingtième ou un cinquantième de celle de la production maximum.

On peut pénétrer plus avant dans la signification des rythmes saisonniers de production de fruits en estimant le prélèvement approximatif de la communauté de frugivores. Bien que cela nécessite des extrapolations assez aventureuses, les résultats sont suffisamment solides pour avoir une valeur heuristique. La consommation alimentaire quotidienne des frugivores sauvages peut être estimée d'après des mesures faites à Barro Colorado Island sur des singes hurleurs libres??? (free-ranging) et captifs. Ces animaux mangent environ l'équivalent de 20% de leur poids en fruits par jour (Leigh et Smythe, 1978; Nagy et Milton, 1979). Si cette valeur grossière est étendue à l'ensemble de la communauté des frugivores de Cocha Cashu, en utilisant la fonction  $M \propto W^{0.75}$ , où M est le taux métabolique et W le poids (Peters, 1983), on obtient un résultat de consommation pour la communauté entière dans la zone de 4-8 kg/ha par jour. En se référant de nouveau à la figure 1, on remarque que cette valeur tombe à un niveau intermédiaire par rapport à la production annuelle. Pendant 8-9 mois, la production excède la consommation quotidienne estimée, et elle est plus basse pendant les 3-4 mois restants. Même en ajoutant aux mesures de fruits tombés une quantité équivalente à la consommation probable par les frugivores arboricoles, cela ne modifie pas la conclusion: la consommation est très proche de la production pendant les 2-3 mois de transition entre périodes sèches et humides. Evidemment, la consommation ne peut pas excéder la production, et il reste à savoir comment la communauté de frugivores gère les périodes de pénurie reste posée.

Figure 1: Poids de fruits tombés en forêt mature à Cocha Cashu (Pérou) en 1976-1977 et 1980-1981. Les mesures sont basées sur des relevés bihebdomadaires de 100 pièges à fruits. La période de mai à juillet est la transition entre saison humide et saison sèche, quand la production de fruits est minimale (voir Terborgh, 1983 pour plus de détails).

## **CHANGEMENTS DE REGIMES ALIMENTAIRES CHEZ LES PRIMATES EN RELATION AVEC L'ABONDANCE DE FRUITS**

Les communautés d'oiseaux et de mammifères de Cocha Cashu sont étudiées depuis 12 ans. Durant cette période, les chercheurs ont accumulé des informations sur les habitudes alimentaires de nombreuses espèces, dont la plupart des principaux mammifères et oiseaux frugivores. Bien qu'il ne

soit pas possible de passer en revue toutes ces informations ici, on peut affirmer que la majorité des frugivores de cette communauté migrent ou modifient leur régime alimentaire pendant les périodes de pénurie.

Nous pouvons prendre comme exemple de ce comportement le cas de cinq espèces de primates que j'ai étudiées (Terborgh, 1983). Ces espèces ont des tailles qui varient d'un facteur dix, et, ainsi que cela sera apparent plus loin, les changements de régime alimentaire qu'ils montrent pendant les périodes de pénurie sont représentatifs de l'ensemble de la communauté de frugivores.

Ces cinq espèces sont deux capucins, le brown??? (*Cebus apella*) et le white-fronted??? (*C. albifrons*); le singe écureuil (*Saimiri sciureus*); et deux représentants de la famille des marmousets, le emperor tamarin??? (*Saguinus imperator*) et le saddle-backed tamarin??? (*S. fuscicollis*). Les capucins pèsent 3-5 kg à l'âge adulte, les singes écureuils 0,8-1,2 kg, et les tamarins 400-500 g. Du fait tout d'abord de ces différences de taille, ces espèces ont des habitudes alimentaires très variées lorsqu'il y a peu de fruits à pulpe sucrée (tableau 2).

Pendant les périodes où il y a beaucoup de fruits "mous", tous ces primates ne consomment presque rien d'autre (sauf des arthropodes et d'autres petites proies qui ne peuvent rivaliser avec les fruits pour les quantités consommées). Cette situation se maintient pendant la période de neuf mois durant laquelle les données des pièges montrent que la production de fruits dépasse de beaucoup la consommation. Par contre, pendant la période de production minimum de mai-juillet, la proportion de pulpe de fruit dans le régime alimentaire des cinq espèces diminue, drastiquement dans certains cas (tableau 2).

Les capucins se mettent à manger des noix de palme qu'ils ouvrent grâce à leurs fortes dents et à la musculature développée de leurs mâchoires (Kinzey, 1974). La pulpe de fruit consommée pendant cette période est presque uniquement composée de figues. Ces fruits ne sont disponibles qu'irrégulièrement, mais lorsqu'ils en trouvent, les capucins les mangent avidement, au rythme de 30-40 par minute.

Les tamarins, n'étant pas plus gros que des écureuils, sont incapables de casser les noix de palme, et ne peuvent entrer en compétition avec de plus grands singes pour les sites de nourrissage dans les figuiers. Ils ont recours au nectar des fleurs spécialement modifiées de certaines plantes (Janson et al., 1981). Pendant le mois de juillet, il semble qu'ils n'ont accès à aucun fruit, car 90% de leur temps de nourrissage est utilisé pour le nectar. On ne peut cependant prétendre que le nectar est un substitut adéquat aux fruits, car les animaux perdent du poids pendant cette période (J. Terborgh, données non publiées).

La seule des cinq espèces qui garde une forte proportion de pulpe de fruits dans son régime alimentaire de saison sèche est le singe écureuil. Le chiffre de 91%, donné dans le tableau 2, est trompeur, car il ne tient pas compte d'une diminution du temps de nourrissage total. Les figues procurent presque toute la pulpe de fruit consommée par les singes écureuils pendant la saison sèche, mais la production de figues est très irrégulière (Janzen, 1979), et les singes doivent donc subir des périodes d'une semaine ou plus sans pouvoir trouver aucun fruit. Ils se déplacent alors peu, cherchent des insectes incessamment, et ont sans doute des budgets énergétiques négatifs jusqu'à ce que de nouvelles figues soient mûres (Terborgh, 1983).

Tableau 2: régime alimentaire de cinq espèces de primates (en pourcentage du temps de nourrissage) pendant la saison sèche et la saison humide à Cocha Cashu.

Espèce	Pulpe de fruits		Noix de palmes		Nectar		Autres	
	Humide	Sèche	Humide	Sèche	Humide	Sèche	Humide	Sèche
<i>Cebus apella</i>	99	66		25		1	1	8
<i>Cebus albifrons</i>	99	53		42		3	1	3
<i>Saimiri sciureus</i>	100	91				9		
<i>Saguinus imperator</i>	97	41			1	52	2	7
<i>Saguinus fuscicollis</i>	96	16				75	4	9

#### Noix de palme, figues et nectar: des ressources végétales clés

Ayant vu les moyens par lesquels cinq espèces de primates survivent à la période de production minimale de fruits, nous pouvons nous demander si l'utilisation des noix de palme, des figues et du nectar est particulière à ces primates ou si elle est répandue dans la communauté de frugivores de

Cocha Cashu. Si d'autres ressources sont disponibles pour d'autres frugivores, alors nos observations sur ces cinq primates n'ont rien de particulièrement significatif. Mais si d'autres consommateurs comptent sur ces ressources, alors les plantes qui produisent ces ressources peuvent être identifiées comme jouant un rôle critique dans l'écosystème.

Les observations de nourrissage à Cocha Cashu pendant la saison sèche sur les marsupiaux, les Procyonidés, les autres primates, les pécaris et de nombreux oiseaux montrent que de mars à juillet la forêt ne produit pas beaucoup de parties reproductrices (fleurs, graines et fruits), autres que les noix de palmes, les figues et le nectar (Janson et al., 1981; Kiltie et Terborgh, 1983, Terborgh, 1983). Un aperçu rapide de ces ressources végétales aidera à comprendre la situation (tableau 3).

1) Noix de palmes: du fait de leur bonne protection, elles échappent à beaucoup d'espèces, hormis un groupe spécialisé de prédateurs de graines qui possèdent des adaptations appropriées, soit une grande taille et des mâchoires puissantes pour casser les noix (Kiltie, 1982), soit la capacité de ronger. La liste des consommateurs est donc courte, constituée des pécaris, des capucins, des agoutis, des écureuils et des aras. Les pécaris et les capucins sont communs et de grande taille: l'ensemble des espèces qui consomment des noix de palmes constitue une biomasse de presque 500 kg/km<sup>2</sup>, comptant donc pour environ 30% de la biomasse totale de frugivores à Cocha Cashu.

2) Figues: en tant que ressource principale pour des oiseaux et des mammifères pendant la saison sèche, elles jouent un rôle primordial dans l'écosystème. Bien que les figuiers soient très éparpillés et de fructifient de façon imprévisible dans le temps et dans l'espace, la production totale est importante, ainsi que la biomasse de consommateurs qu'elle supporte. Tous les grands primates consomment beaucoup de figues, ainsi que les Procyonidés, les marsupiaux, les pénélopes, les agamis, les toucans et de nombreux autres oiseaux. Les figues nourrissent une grande diversité d'espèces, variant en taille des singes araignées??? (10 kg) aux tangaras (20 g), et constituant jusqu'à 60% de la biomasse de frugivores de Cocha Cashu. Si les figuiers étaient retirés de cet écosystème, on pourrait s'attendre à le voir s'effondrer.

3) Nectar: il est important, non pas pour la biomasse des animaux qui s'en nourrissent (moins de 10% du total), mais pour la diversité des espèces qui en dépendent. Ces espèces comprennent des marsupiaux, des Procyonidés, huit espèces de singes, des perroquets, des Ictéridés, des guit-guits et beaucoup d'autres oiseaux. Il est intéressant de voir que les colibris, les abeilles, les guêpes, les papillons et d'autres nectarivores obligatoires ne sont pas attirés par les quelques espèces (par exemple *Combretum*) qui fournissent du nectar aux grands vertébrés. Les fleurs de ces espèces montrent des caractéristiques inhabituelles qui semblent être des spécialisations pour la pollinisation par des nectarivores opportunistes (peut-être devrait-on plutôt dire saisonniers) (Janson et al., 1981).

4) Divers fruits autres que les figues: nos observations ont révélé la présence de trois autres espèces d'arbres (tableau 3) qui fructifient pendant la saison sèche. Leurs fruits sont mangés par un petit nombre de consommateurs, et aucun ne semble particulièrement important dans l'économie globale de la forêt. En leur absence, la communauté survivrait sans doute intacte. Ces trois espèces ont été identifiées comme des ressources clés pour que la liste soit complète. Il pourrait y avoir en plus quelques espèces rares qui n'ont pas encore été remarquées, mais si cela est le cas, cela aurait peu d'importance car leur contribution au budget énergétique global de la communauté serait insignifiant.

Tableau 3: ressources végétales clés de la flore de Cocha Cashu

Espèces	Période de disponibilité	Consommateurs
Noix de palmes		
<i>Astrocaryum</i> sp.	avril-juin	capucins, pécaris, écureuils, agoutis, autres rongeurs, aras
<i>Iriartia ventricosa</i>	mai-juillet	capucins, titi monkeys???, singes araignées (exocarpe seulement), pécaris (graines)
<i>Scheelea</i> sp.	toute l'année	capucins, singes écureuils (mésocarpe), écureuils (graines)
Figues		
<i>Ficus erythrosticta</i>	Irrégulièrement	presque tous les singes, marsupiaux, Procyonidés, pénélopes, agamis, toucans, de nombreux passereaux
<i>Ficus killipii</i>	pendant	

	la saison	
<i>Ficus perforata</i>		
Sources de nectar		
<i>Combretum assimile</i>	juillet	7 spp. de primates, marsupiaux, Procyonidés, >20 spp. d'oiseaux
<i>Erythrina ulei</i>	juillet-août	singes araignées, singes écureuils, capucins, de nombreux perroquets et autres oiseaux
<i>Quararibea cordata</i>	août-septembre	capucins, singes écureuils, tamarins, marsupiaux, Procyonidés, oiseaux
Fruits divers		
<i>Allophylus scrobiculatus</i>	mai-juin	singes araignées, capucins, pénélopes
<i>Calatola</i> sp.	mai-juin	titi monkeys???, agamis
<i>Celtis iguanea</i>	mars-août	titi monkeys???, tamarins, perroquets

Modifié d'après Terborgh, 1983

Les ressources végétales clés sont donc des ressources qui jouent un rôle primordial en permettant aux frugivores de se nourrir pendant les périodes de pénurie. Une caractéristique clé additionnelle de ces ressources est la fiabilité: les espèces de plantes citées dans le tableau 3 montrent peu de variation d'une année sur l'autre, que ce soit dans la quantité de ressource produite ou dans la période de disponibilité (les figuiers peuvent être considérés comme une exception du fait de l'irrégularité de la fructification, mais l'ensemble de ces arbres forme une ressource fiable). Enfin, il est remarquable que moins de 1% de la diversité végétale de Cocha Cashu (12 espèces au maximum, sur une flore de 2000 environ) nourrit presque toute la communauté de frugivores pendant trois mois de l'année. Ce fait a des implications profondes pour la gestion future des forêts tropicales, comme nous allons le voir.

### RESSOURCES VEGETALES CLES DES NEOTROPIQUES

Nous avons examiné le problème de pénurie saisonnière du point de vue des organismes consommateurs et de celui des plantes qui fournissent ces ressources. Les noix de palmes, les figues et le nectar ont été identifiés comme des liens clés entre les communautés animales et végétales, mais notre perspective s'est limitée à une seule localité. Il reste maintenant à savoir si les résultats venant de Cocha Cashu sont représentatifs de l'ensemble des tropiques. Malheureusement, la littérature offre peu d'aide sur ce sujet. Les bribes d'informations disponibles peuvent néanmoins être assemblées en un résultat cohérent pour les néotropiques.

Les noix de palmes sont fréquemment mentionnées comme ressource critique dans la littérature sur Barro Colorado, particulièrement pour des rongeurs tels que les agoutis (Smythe, 1970; Smythe et al., 1982) et les écureuils (Glanz et al., 1982). Il est particulièrement remarquable que les noix de palmes et de quelques autres espèces soient cachées par les rongeurs pour une consommation ultérieure pendant les périodes de pénurie (Smythe, 1978). Les noix cachées sont alors disponibles pour d'autres mammifères terrestres comme les pécaris (Kiltie, 1981). Des capucins ont été observés ouvrant des noix dans deux localités en Colombie, mais sans référence aux saisons (Struhsaker et Leyland, 1977, Izawa, 1979). Comme les genres de palmiers cités au tableau 3 sont répandus presque partout dans les néotropiques, ainsi que les espèces qui les consomment, les noix de palme servent sans doute de ressource clé sur l'ensemble de la région.

De même, pour les figues, il y a peu de doutes sur leur importance cruciale comme nourriture de saison sèche pour les oiseaux et les mammifères des néotropiques. On trouve des figuiers, souvent communément, dans presque tous les types de végétation de forêt de la région (Gentry, 1986). La flore de Barro Colorado en compte 17 espèces (Croat, 1978), et plus de 30 espèces ont été collectées à Cocha Cashu. Leur fructification asynchrone assure la présence de fruits mûrs toute l'année, et de nombreux rapports soulignent l'attraction qu'elles exercent sur un grand nombre d'oiseaux et de mammifères (Leck, 1972; Morrison, 1978; Milton, 1980, Foster, 1982b).

Les informations disponibles sur le nectar en tant que ressource pour la saison sèche sont moins affirmatives, bien qu'un certain nombre d'auteurs soulignent son importance pour les oiseaux dans différents sites d'Amérique centrale (voir par exemple Janzen, 1967; Wolf, 1970; Leck, 1972; Toledo, 1977; Feinsinger, 1980; Schemske, 1980). Les données concluantes pour l'Amérique du sud sont assez rares. Il existe une observation isolée de capucins consommant du nectar au Brésil (Prance, 1980), mais le nectar est largement utilisé par de nombreux autres mammifères diurnes et nocturnes à Cocha Cashu. Il n'y a pas d'observations comparables pour d'autres localités, sans doute parce que

les observations de mammifères se nourrissant sont très difficiles à obtenir. Il est donc tout à fait possible que le nectar soit une ressource clé universelle sous les néotropiques, mais nous manquons encore de preuves pour pouvoir l'affirmer.

### **RESSOURCES CLÉS SOUS LES TROPIQUES DANS L'ANCIEN MONDE**

Que dire du reste des tropiques? Des ressources clés ont-elles été identifiées dans les forêts d'Afrique et d'Asie? A une exception près, à laquelle je reviendrai rapidement, la réponse est: pas encore. Il a été établi de façon certaine le fait que dans les forêts tropicales, la production de fruits a tendance à fluctuer, de façon saisonnière et d'une année à l'autre. Il existe des études phénologiques documentant ces faits pour les trois parties des tropiques humides: les néotropiques (Smythe, 1970; Frankie et al., 1974; Croat, 1975; Foster, 1982a; Terborgh, 1983), l'Afrique (Gautier-Hion et al., sous presse) et l'Asie du sud-est (McClure, 1966; Fogden, 1972; Medway, 1972; Raemaekers et al., 1980; Leighton et Leighton, 1983).

Pour l'Afrique et l'Asie, il y a peu d'indices permettant de savoir quelles ressources alimentaires particulières sont importantes pour les animaux pendant les périodes de pénurie. On peut cependant supposer que les figuiers remplissent ce rôle, d'une part a priori à cause de leur fructification asynchrone (Janzen, 1979), d'autre part parce qu'ils sont mentionnés par beaucoup d'auteurs comme une source de nourriture majeure pour de nombreux oiseaux et mammifères (Afrique: Waser, 1977; Struhsaker, 1978; Gautier-Hion, 1980; Waser et Case, 1981. Asie: McClure, 1966; Terborgh et Diamond, 1970; Fogden, 1972; Raemaekers et al., 1980, Leighton et Leighton, 1983).

Heureusement, il existe un site en Asie du sud-est pour lequel on a des informations explicites sur les ressources clés au niveau de la communauté. Il s'agit de la réserve de Kutai (West Kalimantan, Indonésie), qui a été le lieu de deux années de recherche sur la phénologie de la fructification et l'utilisation des fruits par Leighton et Leighton (1983). Ce site montre peu de variation saisonnière de la pluviométrie, et une très grande diversité floristique. La fructification a été suivie pour plus de 600 espèces d'arbres, et 170 espèces de lianes et d'étrangleurs (figuiers??). Comme pour d'autres sites de forêt pluviale, la fructification était très épisodique, et les périodes de grande abondance séparées par de longs intervalles de pénurie relative. Durant ces périodes, les oiseaux et mammifères frugivores se nourrissaient d'un petit ensemble de plantes, comme à Cocha Cashu. Dans cet ensemble, les figuiers étaient les plus abondants, du point de vue de l'abondance absolue, et de celui de la régularité de la fructification. Quelques Annonacées grimpantes fournissaient des fruits de façon un peu plus fluctuante aux oiseaux et aux primates, et plusieurs espèces de Myristicacées et de Méliacées étaient d'une importance critique pour les grands oiseaux frugivores, en particulier les calaos. Dans cette forêt de Bornéo, les écureuils et les primates montraient une plus grande dépendance par rapport aux feuillages quand il y avait peu de fruits, et les pécaris migraient hors de la zone pour une destination inconnue (Leighton et Leighton, 1983). Dans son ensemble, la situation est similaire à celle de Cocha Cashu, mais les détails sont différents. Il ne semble y avoir ni nectar ni noix, et, peut-être en conséquence, les frugivores sont plus disposés à manger des feuillages, et même de l'écorce pour les orangs-outans (Rodman, 1977).

### **LES FRUGIVORES MIGRATEURS: UN DEFI POUR LA CONSERVATION**

En Amérique centrale (Wheelright, 1983), Amérique du sud (Terborgh, 1983), Malaisie (Medway et Wells, 1976) et Bornéo (Leighton et Leighton, 1983), des frugivores obligatoires migrent en réponse aux pénuries périodiques de nourriture. On sait qu'au Costa Rica, ces migrations se passent entre différentes zones altitudinales dans les montagnes (Wheelright, 1983), mais en d'autres régions, les détails des itinéraires de migration restent totalement inconnus. Bien évidemment, dans un paysage essentiellement plat comme celui de l'Amazonie, les migrations altitudinales sont impossibles. Nous ne pouvons même pas encore dire si ces migrations sont locales - entre différents types de forêts sur une échelle de quelques kilomètres seulement - ou de grande étendue, sur des centaines et même des milliers de kilomètres.

Les frugivores migrants sont une grande cause de soucis du point de vue d'un biologiste de la conservation, car il est peu probable d'avoir des réserves assez étendues pour contenir leurs déplacements. Ce problème est renforcé par le fait que les frugivores tropicaux, en particulier, risquent l'extinction s'ils sont isolés dans une zone limitée (Willis, 1979; Terborgh et Winter, 1980).

Même les frugivores non migrants ont des domaines vitaux plus importants que les herbivores ou les omnivores (Clutton-Brock et Harvey, 1977), ce qui rend leur protection plus difficile. A Cocha Cashu, nous avons montré que plusieurs primates changent de territoire de façon saisonnière pour profiter de pics de fructification temporaires dans différents types de végétation (Terborgh, 1983). Si la

diversité d'habitat sur une grande échelle est nécessaire pour maintenir les populations de frugivores migrateurs, elle semble également nécessaire à une échelle plus modérée pour les frugivores non migrateurs. Gilbert (1980) est arrivé à la même conclusion sur les diversités d'habitat, pour une échelle encore plus petite, en parlant de la conservation des ressources en nourriture des papillons *Heliconius*.

### **IMPLICATIONS POUR LA GESTION**

Le faible pourcentage du territoire national que la plupart des pays semble vouloir consacrer aux parcs et aux réserves est simplement inadéquat pour préserver la diversité tropicale à long terme (mais voir Diamond, chapitre 24). De plus grandes surfaces sont nécessaires, et peuvent être fournies par les forêts gérées par l'homme, en supposant que les politiques de gestion prennent en compte l'objectif de perpétuité de la forte diversité spécifique. En principe, cela peut être fait sans sacrifices économiques majeurs, en augmentant sélectivement la densité des espèces de grande valeur commerciale. La façon d'y parvenir est un sujet important, sur lequel beaucoup doit être appris (voir Jordan, chapitre 20), mais qui s'éloigne de notre intérêt immédiat pour les ressources clés.

D'après ce qui a été vu plus haut, il semble clair que les plantes ressources clés jouent un rôle vital en nourrissant les communautés animales dans beaucoup de forêts tropicales, si ce n'est toutes. Si, comme certains auteurs le pensent (Leighton et Leighton, 1983; Terborgh, 1983), l'abondance de ces ressources gouverne la capacité d'accueil de l'environnement pour la majorité de sa biomasse animale, les implications pour la gestion sont assez positives. Premièrement, il pourrait être possible d'augmenter la capacité d'accueil de certaines forêts en intervenant pour augmenter la densité de certaines espèces de plantes clés. Deuxièmement, comme les espèces clés, par définition, ne constituent qu'un faible pourcentage de l'ensemble de la diversité d'une forêt, les gérer ne serait pas coûteux en termes de perte d'exploitation de bois. Troisièmement, comme les fruits sont surabondants pendant la majeure partie de l'année, la densité des espèces qui fructifient pendant cette période peut être réduite sans conséquence pour la communauté animale. Enfin, on peut dire la même chose des nombreuses espèces de forêt tropicale qui ne produisent ni bois commercial, ni fruits mangés par les oiseaux et les mammifères. Une grande partie de l'espace des forêts tropicales pourrait potentiellement être attribué à la production de bois sans réduire la capacité d'accueil pour les vertébrés.

Le mot "potentiellement" doit être souligné, car jusqu'à présent, nous ne savons pas comment manipuler la composition spécifique des forêts tropicales à une échelle commerciale, et nous ne savons pas non plus quelles seraient les conséquences à long terme de telles manipulations. En résumé, il y a de l'espoir de pouvoir, un jour, gérer les forêts tropicales, mais il reste beaucoup de chemin avant de savoir comment procéder.

### **RESUME**

Les forêts tropicales autour du monde montrent des fluctuations marquées de leurs ressources en fruits. La disponibilité des fruits peut dépasser de beaucoup la capacité de consommation de la communauté de frugivores pendant les périodes d'abondance, mais celles-ci alternent avec des périodes de pénuries, durant lesquelles de nombreux frugivores doivent se rabattre sur des ressources de substitution de qualité présumée inférieure.

Sans parler de la qualité, les ressources qui permettent aux frugivores de se nourrir pendant les périodes de pénurie générale ont une grande signification écologique, car elles semblent gouverner la capacité d'accueil de la communauté. Dans une forêt néotropicale, les ressources qui remplissent ce rôle sont les noix de palmes, le nectar et les figues. Bien que ces "plantes ressources clés" soient fournies par des espèces qui représentent moins de 1% de la diversité floristique locale, pendant une période de trois mois de l'année leurs fleurs, fruits et graines nourrissent la majorité de la communauté de frugivores, constituée d'environ 1600kg/km<sup>2</sup> de mammifères et d'oiseaux.

Une revue de la littérature suggère que de telles espèces végétales clés soient une caractéristique très répandue des écosystèmes de forêt sous les tropiques. Si cela est le cas, les implications pour la gestion de la forêt sont assez importantes, car il pourrait être possible d'attribuer une grande partie de l'espace des forêts tropicales aux activités économiques sans altérer sérieusement leur capacité d'accueil pour les grands vertébrés.

### **LECTURES SUGGEREES**

Foster, R.B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. In *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*, E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand and D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 151-172.

Leighton, M. et D.R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a bornean rain forest. In *Tropical rain forest: ecology and management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (eds.). Blackwell Scientific, Oxford, pp. 181-196.

Terborgh, J. 1983. *Five new world primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.