

LA FRUGIVORIE

définitions, adaptations, importance et conséquences dans un écosystème fragmenté

I. Définitions

La dispersion des graines est indispensable pour les plantes, car c'est la seule phase qui permet leur déplacement. Vous avez déjà vu à plusieurs reprises, avec Eric, l'intérêt - et même parfois la nécessité - pour une graine de s'éloigner de la plante-mère. Je rappellerais simplement que la dispersion des graines permet d'augmenter la probabilité de trouver un milieu favorable, et d'échapper à la prédation. Le développement des plantes dans l'espace est à la base des phénomènes fondamentaux que sont la régénération forestière, et l'extension des écosystèmes forestiers.

Cette nécessité de dispersion des embryons produits par les plantes a conduit à différentes adaptations. Selon le vecteur de dispersion utilisé, on distingue ainsi les plantes

- anémochores (dispersion par le vent)
- hydrochores (dispersion par l'eau)
- **zoochores (dispersion par les animaux)**

La production de tissus pulpeux autour de l'unité de dissémination¹ est le principal moyen que les plantes ont développé pour attirer les animaux, et les inciter à jouer le rôle de vecteurs de dispersion.

Les fruits charnus, présentant une couche de pulpe élaborée « pour être mangée », représentent donc une ressource facilement accessible d'un grand intérêt pour les animaux. Parmi les animaux frugivores, on distingue

- les **disséminateurs**, qui avalent le fruit, digèrent la pulpe et restituent les graines aptes à germer à distance de la plante-mère, par régurgitation ou défécation.
- les **prédateurs** de graines (Pinsons, Perroquets) qui broient et digèrent la graine. Ils ne participent donc pas à la dissémination des plantes, mais profitent du système à bénéfice réciproque établi entre les plantes et les disséminateurs. Il existe également des prédateurs de pulpe (Mésanges), qui n'avalent que la pulpe et laissent tomber les graines sous la plante-mère. Dans ce cas, la graine n'est pas détruite directement, mais ses chances de survie et de réussite sont compromises par l'absence de dispersion.

Le degré de frugivorie de ces animaux est variable : on peut ainsi déterminer des frugivores affirmés, opportunistes ou accidentels. Mais même parmi les frugivores affirmés, seul un petit nombre se nourrit exclusivement de fruits, et la plupart a un régime mixte, où la proportion d'insectes est plus ou moins importante. C'est la spécialisation du régime alimentaire sur un type de ressource qui induit une évolution particulière.

¹ Ensemble constitué de l'embryon, de ses réserves et de ses enveloppes de protection.

II. Adaptations

L'exploitation de la ressource « fruit » est liée à la mise en place d'adaptations réciproques au cours de l'évolution. Si la ressource en un fruit particulier devient indispensable à une espèce animale, la coopération devient obligatoire, et l'on parle alors de coévolution.

⇒ Pour les animaux, il n'y a pas de différences drastiques avec les espèces voisines insectivores. On peut toutefois observer des modifications

- morphologiques : bec plus large chez les oiseaux frugivores, qui permet d'avaler les fruits en entier ; « poches » de stockage des fruits avalés.
- physiologiques : système digestif adapté à la digestion des composés végétaux.
- et surtout comportementales : exploitation rapide d'une ressource abondante ; fluctuation de la capacité de consommation liée à la saisonnalité des fructifications ; développement de la sélection sexuelle².

⇒ Pour les plantes, la zoochorie correspond à un investissement important pour augmenter les chances de réussite des embryons. L'adaptation joue sur tout un ensemble de caractères de telle façon qu'on a pu mettre en évidence des « syndromes adaptatifs » pour les cas de mutualisme les plus forts. Peuvent être touchés par l'adaptation

- la forme des fruits : l'allométrie est différente selon que les principaux disséminateurs sont des oiseaux ou des singes, ce qu'on explique par une pression de sélection de la largeur du fruit par l'ouverture du bec, pression qui n'existe pas sur les fruits consommés en majorité par les mammifères.
- la taille des fruits : la pression de sélection joue en faveur des fruits assez gros, car les fruits de petite taille peuvent être consommés en grande quantité par des gros animaux à faible efficacité de dispersion.
- la couleur des fruits : on a pu noter que les fruits rouges attiraient préférentiellement les oiseaux, tandis que les fruits noirs étaient surtout consommés par les mammifères ; les fruits adaptés à la dispersion par les chauves-souris (nocturnes) sont noirs ou blancs ; le daltonisme des singes sud-américains expliquerait le manque de coloration des fruits de cette zone par rapport aux fruits des autres régions tropicales.
- l'odeur des fruits : les fruits odorants sont préférentiellement dispersés par les mammifères, les oiseaux n'y étant que peu ou pas sensibles.
- la composition des fruits : une enveloppe dure qui protège la partie comestible des fruits permet de limiter leur consommation par les oiseaux, et de les réserver aux mammifères (des singes par exemples) ; si la partie comestible n'est pas séparable de la graine, les animaux sont obligés de tout avaler ensemble, ce qui représente une protection contre les prédateurs de pulpe ; la partie consommable du fruit est de composition chimique variable, avec une proportion de lipides qui augmente pour des associations de plus en plus forte.
- la maturation des fruits : pour les fruits protégés par une enveloppe dure, le mécanisme d'ouverture détermine l'accessibilité pour les animaux. Ainsi, les fruits indéhiscents³ ne sont consommables que par les mammifères arboricoles, les fruits qui s'ouvrent le matin sont plus particulièrement disponibles pour les oiseaux, et les fruits qui s'ouvrent la nuit attirent plutôt les chauves-souris. D'une manière générale, le délai de maturation semble très variable, et permet une adaptation aux conditions environnementales.
- la position des fruits sur l'arbre : les fruits portés par les branches, au sein de la frondaison, sont plutôt accessibles aux mammifères arboricoles, tandis que les fruits disposés en bout de branche, à la limite extérieure de la frondaison, sont plus accessibles aux animaux volants (oiseaux ou chauves souris).
- la phénologie⁴ de la plante : dans les régions à climat tempéré, la phénologie des plantes s'établit d'abord en réponse aux contraintes climatiques. Le pic de dissémination apparaît corrélé à celui de la

² Cf. exposé de Patrice.

³ Qui ne s'ouvrent pas.

⁴ Cycle de vie des végétaux.

fructification probablement en raison d'un comportement opportuniste des disséminateurs. Mais dans les régions à climat tropical, où les facteurs climatiques ne limitent pas le développement des plantes, on a pu mettre en évidence une adaptation de la phénologie à l'impact des animaux frugivores.

Les études des forêts tropicales humides, où la pluviométrie est toujours élevée et le climat apparemment constant, révèlent toujours une saisonnalité avec un maximum de fruit en saison des pluies. Certains auteurs ont considéré ces forêts comme des écosystèmes stables, avec des ressources en fruits constantes. Mais s'il est vrai que la distribution varie peu dans l'année en nombre d'espèces en fruit, la production en biomasse est beaucoup plus faible en saison sèche qu'en saison des pluies. Quelques études ont même mis en évidence des phases de « pénuries alimentaires », qui ont des conséquences sur le comportement des animaux frugivores.

- * pour les espèces de forêt mature, la pression de sélection joue en faveur d'une production de masse plurispécifique, par action des espèces prédatrices généralistes. De plus, en région néotropicale, 75% des espèces sont à fécondation croisée obligatoire, ce qui explique la prédominance des comportements synchrones.
- * la saisonnalité sera encore plus marquée pour les espèces à très grosses graines, qui dépendent d'un système de dispersion particulier. Les fruits chutent et s'ouvrent au sol, puis les graines sont disséminées par des mammifères terrestres qui font des caches⁵. Dans ce cas, la plante n'investit pas dans la production de tissus consommables particuliers ; c'est la destruction d'une certaine proportion des graines produites qui représente le coût de l'association. La synchronisation de la production à la fin du pic de fructification, qui a été observé en Guyane, serait déterminé par un phénomène de satiation des « prédateurs - disséminateurs ». Ainsi, un plus grand nombre de caches restent inutilisés, où les graines peuvent germer.
- * dans les autres cas (graines < 10cm²), la densité de l'espèce considérée influe sur sa réponse aux différentes pressions de sélection. Ainsi, les espèces abondantes vont montrer une forte saisonnalité, la production en masse monospécifique permettant la satiation des prédateurs. C'est le cas d'*Eugenia sp.* qui forme des populations denses (43 individus par hectare), et dont la production est synchrone. Chaque arbre produit un grand nombre de fruits peu énergétiques qui subissent une forte prédation. Il y a beaucoup d'espèces consommatrices, mais elles sont peu efficaces pour la dispersion car non spécialisées. Cependant, la variété des consommateurs assure une dispersion à des distances et dans des milieux différents, ce qui accroît la probabilité de réussite des graines produites
- * pour les espèces peu abondantes, au contraire, la pression de sélection en faveur d'une désynchronisation de la production l'emporterait, en assurant une protection des prédateurs par isolement dans l'espace. Il y a alors avantage pour les plantes à induire une spécialisation et dépendance des disséminateurs, pour accroître l'efficacité de la dispersion. Or, dans ce cas, la désynchronisation de la fructification permet elle-même de favoriser la dissémination zoochore, en diminuant la compétition interspécifique pour un même agent disséminateur. Enfin, la continuité de la production favorise la frugivorie, en rendant l'association plus forte et plus exclusive. Ainsi, les travaux de Snow (1976) à Trinidad ont montré que certains groupes comme les Mélastomatacés produisaient à eux - seuls une succession de fruits murs tout au long de l'année⁶. Pour les petits oiseaux (Manakins) qui en ont fait leur principale ressource alimentaire, une quantité suffisante de fruit est donc toujours disponible. Cependant, la production de fruits n'est pas constante, et montre des fluctuations saisonnières ; et il semble que la reproduction de ces oiseaux dépende principalement de l'augmentation saisonnière des ressources en fruits. C'est donc un exemple de mutualisme fort, où chacun des partenaires est dépendant de l'autre pour le succès de sa reproduction.

⁵ Exemple = les graines de Carapa (Meliaceae) disséminées par les Agoutis (rongeur).

⁶ On parle de « relais monospécifique ».

Le cas de *Virola sp.*, dont 75 à 80 % de la production est disséminé par une seule espèce de singe (*Ateles*), est un autre exemple de ce type de mécanisme. Chaque arbre produit peu de fruits, mais chacun d'une forte valeur énergétique. Il y a peu d'espèces consommatrices car la compétition est forte pour l'accès à ces ressources⁷. Cependant une dispersion importante est assurée par ces quelques espèces consommatrices spécialisées. L'étude a permis de mettre en évidence une diminution de l'efficacité de la dispersion quand la production augmentait, par saturation des capacités des espèces disséminatrices arboricoles. Il y a alors beaucoup de fruits qui tombent au sol, où les graines sont détruites par les espèces frugivores terrestres.

- * enfin, pour les espèces d'abondance moyenne, aucune de ces pressions de sélection⁸ ne joue fortement. Il s'établit pour chaque espèce un équilibre particulier entre ces pressions de sélections opposées, en fonction de ses capacités adaptatives et de ses caractéristiques. On retrouve alors l'effet de la pression de sélection en faveur d'une production de masse plurispécifique qui induit le pic de fructification observé.

On peut donc considérer que la production en fruit dans les forêts tropicales est continue à l'échelle plurispécifique, mais fluctuante. La répartition saisonnière est due à des facteurs complexes ; on suppose que le moment auquel le pic de fructification apparaît est déterminé par les conditions climatiques, tandis que l'amplitude de la variation a un déterminisme biotique (synchronisation sous l'effet de pression de sélection par les prédateurs).

DEVENIR DES FRUITS	<i>Eugenia sp.</i> (Myrtaceae)	<i>Virola sp.</i> (Myristicaceae)
Avortement et parasitisme	25 %	1.2 %
Dissémination par les arboricoles	30 %	67.5 %
Destruction dans la couronne	2 %	3.2 %
Graines entières au sol	9 %	17 %
Fruits entiers au sol	60 %	11 %
Consommation au sol	90 %	21.3 %

N.B. : Voici un petit aparté pour répondre à la question « les prédateurs de graines sont-ils plus bêtes que les disséminateurs ? ». Il s'agit de comprendre pourquoi la production asynchrone est à la fois une protection contre la prédation, et un avantage pour la dispersion. Cela revient en effet à chercher pourquoi les prédateurs ne trouvent pas les arbres en fruits isolés, alors que les disséminateurs, eux, sont capables de les trouver. Je pense qu'il faut envisager le problème du point de vue de la spécialisation.

☺ Les prédateurs de fruit sont des généralistes qui allouent le minimum de temps à la recherche de nourriture. Une grande densité de fruits peut les attirer car ils peuvent en consommer un grand nombre à la fois. Mais une production limitée en quantité, et étalée dans le temps peut rester inaperçue pour eux. Ils présentent de plus de variations saisonnières de régime alimentaire ou de quantité de fruits consommés : leur alimentation sera par exemple composée surtout de feuilles ou presque exclusivement d'insectes en dehors de la saison de fructification.

☺ Les disséminateurs des fruits produits de façon asynchrone sont plutôt des spécialistes qui sont dépendants de cette ressource. Ils doivent donc la rechercher spécifiquement : ils présentent ainsi souvent une structure en groupes non territoriaux, qui semble le mode de vie le plus adapté à l'exploitation d'une ressource abondante localement mais très dispersée dans l'espace et dans le temps. L'association est d'autant plus forte (donc obligatoire) que les partenaires présentent des co-adaptations : accessibilité du fruit et mode de déplacement du disséminateur, conformation du fruit et mode d'alimentation du disséminateur, toxicité de la graine et mécanisme particulier de digestion rapide ou de détoxification...

⁷ Compétition mammifères / oiseaux, ici en particulier entre les *Ateles* et les Toucans.

⁸ Protection contre les prédateurs soit par satiation (synchronisation), soit par isolement (désynchronisation).

D'une façon générale, on trouve peu d'exemples de mutualisme obligatoire où la coévolution est visible (Cotingidae et Lauraceae en Amérique du Sud, casse-noix et pin arole en Europe). Considérant l'intérêt pour les frugivores d'avoir une alimentation variée, il apparaît difficile de mettre en place des relations exclusives et obligatoires. Les relations de mutualisme observées sont donc le plus souvent complexes et variables. On parle ainsi de coévolution diffuse pour la forêt tropicale d'Amérique du Sud.

Cependant, ce processus de dissémination « dirigé » s'avère très important pour la régénération forestière et le développement des écosystèmes forestiers dans le temps et dans l'espace.

Ainsi, il a été montré la zoochorie est le processus majeur de dispersion dans les milieux stables et fermés que sont les forêts. Pour augmenter les chances de réussite des graines dans un espace déjà occupé, les plantes doivent investir dans les tissus de réserves pour l'embryon, et dans les tissus attirants les disséminateurs les plus efficaces. Et pour les animaux, il y a bien sûr un grand avantage à exploiter cette ressource en fruit, relativement abondante et facilement exploitable.

Nombre de Familles	Plantes à fruits charnus	Oiseaux frugivores	Mammifères frugivores
non tropicales	2	13	3
paléotropicales	14	27	14
néotropicales	7	25	6

Enfin, la relation entre animaux frugivores et plantes à fruits charnus est plus fréquente dans les régions tropicales, tant de l'« Ancien Monde » que du « Nouveau Monde », qu'ailleurs. Elle apparaît donc comme un élément fondamental du fonctionnement de ces écosystèmes anciens et stables.

III. Cas particulier d'un écosystème fragmenté

Connaissant l'importance de ces relations interspécifiques pour l'évolution de ces écosystèmes forestiers stables et anciens, nous cherchons à estimer leur devenir dans un système forestier perturbé, et à prévoir ainsi l'impact à long terme de la perturbation sur le fonctionnement global de l'écosystème.

La zone d'étude est un bloc de forêt tropicale primaire qui a été fragmenté par la mise en eau d'un barrage⁹, en Guyane française. Le même système de récolte des fruits a été placé en parallèle sur un site de référence et un site perturbé (la Petite Ile).

Le protocole est assez simple : 50 collecteurs de 1m² ont été placés aléatoirement sur un transect de 1200 m. Chaque collecteur était attaché à environ 1,50 m. du sol, de façon à éviter la prédation, tant par les animaux terrestres que par les animaux arboricoles. Les collecteurs étaient vidés tous les 15 jours, et le contenu était trié et noté. Chaque élément était décrit (fruit entier, fruit avorté, fruit mangé, graine...) et, dans la mesure du possible, déterminé.

1. Saisonnalité de la fructification : l'évolution au cours du temps du nombre moyen d'échantillon (tous types confondus) par relevé montre bien des pics de production en saison des pluies (P95 et P96) par rapport aux saisons sèches (S94, S95 et S96).

2. Effet « quantitatif » de la fragmentation : Ce graphique met aussi en évidence la différence quantitative de production de fruit entre les 2 sites étudiés, le nombre moyen d'échantillon de la Petite Ile étant toujours inférieur à celui du site de référence. Cette différence quantitative peut être liée à une différence qualitative des milieux traversés (forêt de crête uniquement sur la Petite Ile, les bas-fonds étant noyés) et des conditions environnementales (changements micro-climatiques). Cette diminution des ressources sur un site où les animaux se sont concentrés, lors de la première phase de mise en eau, laisse envisager un risque de pénurie alimentaire pour les animaux frugivores, donc de compétition accrue.

⁹ Mise en eau de janvier 1994 à juillet 1995.

3. Effet « qualitatif » de la fragmentation : je considère maintenant l'évolution au cours du temps de la proportion de chaque type d'éléments collecté, pour chacun des deux sites.

Ainsi, la proportion de fruits avortés¹⁰ suit la même évolution sur les deux sites, avec des pics en saison sèche, pendant la phase de maturation des fruits. Mais la proportion est plus importante sur la Petite Ile que sur le site de référence. Cela peut s'expliquer par la forte modification micro-climatique observée dans toute la zone fragmentée. La mort de la végétation de bordure des îles formées induit un effet de lisière (action du vent et de la lumière) qui se traduit par un assèchement important, alors que le micro-climat classique du sous-bois est très humide et fortement tempéré. Cet effet de lisière est sensible jusqu'à 300 m. des rives, et la forme de la Petite Ile (d'environ 35 ha) est telle qu'il n'y a aucun point hors de cette zone perturbée. Cet assèchement est à l'origine de nombreuses perturbations de la dynamique de la végétation, comme la mort des plantules, des fleurs et des fruits en formation.

L'évolution de la proportion en fruits mangés montre une augmentation relative sur la Petite Ile à partir de la saison sèche (août à décembre) 1995, et très marquée en saison des pluies (janvier à juillet) 1996. C'est ce type de données que je recherche pour expliquer la dynamique des populations de frugivores observées. Parallèlement, la proportion de graines entières sur la Petite Ile est nettement inférieure à celle du site de référence et, sur la Petite Ile, inférieure en saison des pluies 1996 à celle de la saison de pluies 1995. Ces données corroborent mon hypothèse de départ qui était une consommation accrue et une dispersion moins efficace des graines en milieu fragmenté.

Suite à la fragmentation du bloc forestier d'origine, nous avons observé des modifications importantes des communautés animales. L'évolution générale, pour tous les groupes de vertébrés (mammifères, oiseaux et reptiles), est une diminution de la diversité, avec le développement de quelques espèces qui deviennent dominantes. Il y a donc rupture des relations interspécifiques et des équilibres entre les différents phénomènes. Il y a de plus une certaine « pénurie » en fruit due aux difficultés propres des végétaux dans ce nouveau milieu. Cet ensemble d'effets à court terme induirait une réaction des animaux frugivores telle que la prédation des graines serait favorisée au dépend de la dissémination.

Nous n'avons pas ici les résultats définitifs, car l'étude ne prend en compte que les premiers effets de la perturbation. Mais ces données pourront servir de base à l'explication de l'évolution future, à moyen et long terme. On envisage en effet, de même que sur des sites comparables, une répercussion des perturbations sur la régénération forestière, donc une modification de tout l'écosystème conduisant à un nouvel état d'équilibre.

¹⁰ Fruits tombant au sol avant la maturité, du fait de la mort de l'embryon.

Pour ces fruits, il est favorable d'être visible et reconnaissable par un large éventail de consommateurs (dispersion à des distances et dans des milieux différents, ce qui accroît la probabilité de réussite des graines produites), ce qui limite la spécialisation des consommateurs. Il en ressort qu'il y a relativement peu d'espèces frugivores (59 espèces de Manakins frugivores contre 365 espèces de Tyrans insectivores dans les régions tropicales de l'Amérique). Mais les espèces frugivores sont abondantes, ce qui est probablement lié à l'exploitation d'une ressource abondante et facilement exploitable.

Le passage par le système digestif est rarement indispensable, et n'est même pas toujours favorable à la germination. Mais dans tous les cas, si la graine n'est pas détruite, le temps du transit permet la dispersion loin du semencier, agissant ainsi au moins indirectement sur le succès de la germination.