

Les populations animales

Introduction

Richesse spécifique

- Hypothèse de l'hétérogénéité spatiale
- Hypothèse de la prédation
- Hypothèses de la stabilité climatique et de la productivité

Dynamique des populations

- Densité des populations
- Facteurs biotiques et facteurs abiotiques
 - Sélection-r et sélection-K
- Stabilité saisonnière des populations
- Facteurs affectant le comportement saisonnier
 - Temps

Interactions entre espèces

- Concurrence
- Prédation
 - Interactions plante-herbivore
- Mutualisme
 - Pollinisation

Les populations animales et l'homme

- Stabilité
 - Les effets des interventions humaines
 - Effets directs
 - Effets de type insulaire

Les recherches suggérées

Bibliographie

Introduction

Ce chapitre analyse les publications récentes qui traitent des interactions entre animaux des forêts tropicales ainsi que des problèmes résultant probablement de la manipulation de ces écosystèmes. Les publications citées fournissent d'abondantes références aux travaux antérieurs. Trois ouvrages pour spécialistes, à orientation théorique, et qui font tous largement référence au matériel tropical, paraissent fondamentaux : ce sont ceux de MacArthur et Wilson (1967), de Levins (1968) et de MacArthur (1972). Parmi les ouvrages consacrés aux modèles, méthodes statistiques et autres approches mathématiques, sont particulièrement utiles ceux de Pielou (1969), Poole (1974) et J. M. Smith (1974). Par ailleurs Southwood (1966) et Poole (1974) ont résumé les méthodes utilisées en écologie.

Diverses questions se rapportant au thème de ce chapitre sont traitées dans d'autres parties de l'ouvrage, en particulier dans les chapitres 3, 6, 11, 14 et 17.

Richesse spécifique

Les écosystèmes tropicaux sont caractérisés par une grande richesse spécifique animale et végétale. Ce fait capital n'est pas facile à expliquer.

La terminologie adoptée est la suivante. L'expression *richesse spécifique* s'applique au nombre d'espèces d'un ou de plusieurs taxons présentes dans une aire donnée; une aire sera deux fois plus riche qu'une autre si elle héberge deux fois plus d'espèces des taxons considérés. L'expression *diversité spécifique* est utilisée comme un indice qui prend en compte la contribution de chaque espèce à la biomasse, au flux d'énergie, au recouvrement ou à tout aspect quantifiable de son importance dans le peuplement considéré. Bien que cette dernière expression soit souvent employée avec les deux significations de richesse et de diversité, celles-ci sont suffisamment distinctes pour qu'il soit souhaitable de conserver la précision terminologique.

Indépendamment du type de mesure utilisée, on observe dans les écosystèmes terrestres, des hautes latitudes aux régions équatoriales, un accroissement de la richesse et de la diversité pour la plupart des grands groupes animaux. L'accroissement de richesse spécifique ne présente pas nécessairement un taux constant et les valeurs maximales ne sont pas non plus forcément atteintes dans la zone équatoriale.

Le long du gradient tempéré-tropical d'autres changements faunistiques ont été remarqués. Schoener (1971) a observé chez les oiseaux insectivores une plus grande diversité des longueurs de bec parmi les espèces tropicales. La différence principale concerne l'augmentation dans les peuplements tropicaux du nombre d'espèces ayant un bec long. Schoener et Janzen (1968) ont étudié la taille des insectes dans des échantillons récoltés par fauchage au filet au Massachusetts (États-Unis) et au Costa Rica. Ils ont trouvé que la plupart des échantillons tropicaux renfermaient des insectes nettement plus grands que les échantillons des régions tempérées et ils en ont conclu que la taille des insectes croissait avec la résistance à la dessiccation et qu'elle dépendait probablement de la longueur de la saison de croissance. Lindsey (1966) s'est aussi intéressé à l'effet des gradients latitudinaux sur les types morphologiques chez les vertébrés poïkilothermes. Les amphibiens adultes de grande taille tendent à être proportionnellement plus fréquents parmi les espèces tempérées ; un phénomène analogue mais moins marqué est relevé chez les serpents.

La ou les causes de l'accroissement de la richesse spécifique des peuplements dans les régions tropicales ont été discutées par Dobzhansky (1950), Fischer (1960) et Pianka (1966). Pianka a clarifié les diverses hypothèses qui avaient été proposées en les classant en six catégories générales selon le facteur déterminant considéré : l'histoire géologique, l'hétérogénéité spatiale, la concurrence, la prédation, la stabilité climatique ou la productivité. Il a souligné que ces hypothèses devaient être considérées séparément pour qu'il soit possible d'identifier le ou les facteurs de la régulation de la richesse spécifique. Des exemples concrets de ces diverses hypothèses seront présentés.

Hypothèse de l'hétérogénéité spatiale

MacArthur et MacArthur (1961) ont montré qu'il y avait une relation linéaire positive entre la richesse spécifique des peuplements d'oiseaux des forêts tempérées caducifoliées et la diversité des différentes strates des houppiers où ils vivent. Cette conclusion a été étendue aux tropiques par MacArthur, Recher et Cody (1966), par Karr et Roth (1971) et d'autres auteurs.

La diversité ou richesse totale peut être subdivisée en deux éléments essentiels : la diversité ou richesse à l'intérieur d'un même habitat et la diversité ou richesse entre habitats différents (MacArthur, 1965). La première concerne les espèces « qui coexistent en dépit du recouvrement habituel de leurs lieux d'alimentation, ou qui ont réalisé d'autres ajustements pour coexister ». MacArthur a soutenu que, pour les oiseaux, il y avait une limite supérieure à la richesse spécifique à l'intérieur de l'habitat, de sorte que les habitats étaient vite saturés en espèces. Puisque les niveaux à l'intérieur de l'habitat sont relativement fixés, la richesse spécifique totale devrait augmenter par l'addition de nouveaux habitats. Cette addition, la composante inter-habitat, rendrait compte de la différence entre la richesse totale et la richesse à l'intérieur de l'habitat.

Hypothèse de la prédation

Si un prédateur « éclectique » se nourrit de diverses espèces de proie en proportion de leurs abondances respectives, aucune espèce-proie ne peut prédominer (Paine, 1966). Spight (1967) a montré que la principale façon pour un prédateur d'agir sur la diversité des proies passait par la régulation de la répartition de l'espace utilisable entre les diverses espèces de proie. Janzen (1970a, b) a soutenu que les herbivores, particulièrement ceux qui consomment des graines ou de jeunes pousses, pouvaient réduire l'importance de la descendance des plantes dont ils se nourrissaient. Leur aptitude à agir ainsi était fonction de la densité des graines ou des jeunes plants, laquelle était, à son tour, fonction de la distance par rapport à l'arbre producteur. La probabilité de parvenir à maturité des plants croît avec leur éloignement par rapport à leurs parents, ce qui permet la coexistence de nombreuses espèces d'arbres.

Hypothèses de la stabilité climatique et de la productivité

Beaucoup d'auteurs ont été impressionnés par la clémence, la prévision et la stabilité apparentes des facteurs abiotiques sous les tropiques. Connell et Orias (1964) ont présenté un modèle liant régulation de la richesse en espèces et production. Quand les facteurs physiques présentent peu de fluctuations brutales, il faut moins d'énergie pour se défendre des contraintes de l'environnement. Il y a donc plus d'énergie disponible pour la croissance et la reproduction, ce qui donne des populations plus nombreuses. Ces populations plus importantes, qui vivent dans une zone relativement riche en énergie, devraient être génétiquement plus variables et moins mobiles, pouvant alors se scinder en populations semi-isolées propices à la spéciation. A l'extrême, une telle spéciation rapide et continue pourrait éventuellement aboutir à la formation d'un grand nombre d'espèces spécialisées, introduisant ainsi de l'instabilité dans le système qui fixe alors une limite supérieure au processus d'accroissement de la richesse spécifique. Ce modèle reste à tester.

La capacité qu'a la végétation tropicale de donner tout au long de l'année une grande variété de produits (fruits, fleurs, etc.), permet aux espèces qui en dépendent de survivre sans migrer. Cela rend compte, par exemple, de la grande diversité des mammifères tropicaux et particulièrement des chauves-souris (Wilson, 1973).

Toute conclusion définitive concernant les causes de la richesse spécifique dans les régions tropicales est prématurée. Sont particulièrement requises des études comparatives, à la fois entre milieux différents et à l'intérieur d'un même milieu, des richesses spécifiques de groupes taxonomiques autres que les spectaculaires vertébrés. De telles études devraient s'efforcer de distinguer la part éventuelle de chacune des hypothèses explicatives résumées par Pianka (1966), mais aussi d'en développer de nouvelles. L'effort principal devra être consacré à l'élucidation des mécanismes qui peuvent rendre compte des distributions observées.

Dynamique des populations

La richesse des groupes tropicaux a certaines implications qui peuvent être valables ou non. Au premier rang viennent les implications relatives à la taille et la stabilité des populations¹ et au rôle respectif des facteurs biotiques et abiotiques dans la dynamique des populations.

Densité des populations

On admet généralement que les populations ont des effectifs moins nombreux en zone tropicale qu'en zone tempérée, certaines études étayant cette hypothèse. Les nombres d'individus par espèce varient : peu d'espèces sont abondantes, quelques-unes sont extrêmement rares, mais la plupart présentent des valeurs intermédiaires (Preston, 1948). De plus, ainsi que Preston (1960) le souligne pour les oiseaux, le nombre total d'individus est plus élevé dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. A l'intérieur de leur milieu propre les espèces abondantes doivent jouer des rôles clés : dans l'utilisation, la mise en réserve et le transport de l'énergie et des nutriments entre les niveaux trophiques ; dans l'accaparement de ressources comme l'espace, etc.

Facteurs biotiques et facteurs abiotiques

On a pensé (par exemple, Dobzhansky, 1950) que les facteurs abiotiques, moins variables et plus cléments en zone tropicale qu'en zone tempérée, avaient de ce fait un rôle moins important, dans l'évolution et le maintien des biocénoses tropicales, que les interactions biotiques (mutualisme, concurrence, etc.). Ainsi, les biocénoses tropicales sont-elles souvent considérées comme biologiquement régulées, tandis que les systèmes des hautes latitudes dépendraient de « contrôles » physiques. Sanders (1968, 1969) a proposé l'hypothèse de la « stabilité dans le temps » (*stability-time*) : « Des biocénoses biologiquement ajustées se sont développées là où les contraintes physiologiques sont restées faibles au cours du temps. A mesure que les contraintes physiologiques augmentent, par suite de la variabilité croissante de facteurs physiques ou même simplement de la rigueur accrue des conditions physiques, indépendamment de toutes fluctuations, la nature des biocénoses change graduellement, passant d'un état biologiquement régulé à des états de plus en plus largement contrôlés par les conditions physiques. Finalement, lorsque les conditions deviennent trop contraignantes et dépassent le pouvoir d'adaptation des organismes, l'état abiotique est atteint. Le nombre des espèces présentes diminue régulièrement au long du gradient de contrainte. » MacArthur (1972), après une brève discussion des fluctuations saisonnières des populations animales tropicales, écrit : « Compte tenu des preuves précitées d'une réduction de l'alternance saisonnière marquée sous les tropiques, on peut avancer l'hypothèse que toute fluctuation importante d'une population tropicale est la conséquence d'interactions de concurrence étroites. »

Ces opinions traduisent le point de vue de beaucoup de biologistes. Néanmoins, le rôle des facteurs abiotiques dans la régulation des écosystèmes tropicaux a été négligé.

Sélection *r* et sélection *K*

Ces points de vue supposent l'absence ou la quasi-absence de relation entre l'environnement abiotique et les organismes tropicaux. Les relations entre populations et milieu physique seront discutées dans cette section, tandis que les sections suivantes traiteront des très importantes interactions plurispécifiques. Si les communautés tropicales sont régulées par les interactions interspécifiques, chaque espèce, afin d'être efficacement compétitive, doit être étroitement ajustée à son milieu abiotique de façon à en extraire toutes les ressources possibles.

Les idées de Dobzhansky sur les types de forces sélectives qui agissent, respectivement, sur les populations des régions tempérées ou tropicales ont été précisées par MacArthur et Wilson (1967) qui développèrent les concepts de sélection *r* et de sélection *K*. Ces deux termes *r* et *K* sont des paramètres de l'équation logistique qui décrit la croissance des populations :

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K},$$

où *N* est le nombre d'individus, *r* le taux intrinsèque d'accroissement et *K* la capacité de charge du milieu.

Dans les populations qui occupent des milieux dont les ressources sont inexploitées, tels que les îles non isolées, les stades précoces des successions, les aires sujettes à des événements abiotiques violents et imprévisibles, etc., sont sélectionnés les génotypes qui produisent un grand nombre de descendants — c'est-à-dire qu'il y a sélection pour un *r* élevé. Les populations qui vivent dans des conditions inverses subissent, comme membres d'écosystèmes complexes en équilibre, une concurrence intraspécifique et interspécifique sévère et ont des effectifs proches du maximum possible (*K*); dans ces conditions la sélection favorisera les génotypes capables d'exploiter, avec l'efficacité maximale, les ressources limitées. Les espèces qui subissent la sélection *r* tendent à avoir des intervalles de génération courts, une productivité élevée et une grande mobilité. Celles qui sont *K* sélectionnées présenteront une longévité plus grande, auront une progéniture moins abondante et seront plus sédentaires. Aussi, vraisemblablement les espèces *r* sélectionnées et *K* sélectionnées se rencontreront-elles aux hautes et aux basses latitudes respectivement. De même, les premières devraient prédominer dans les stades pionniers d'une succession tandis que les secondes prédomineraient au stade climacique.

1. Le terme population s'applique exclusivement à des populations monospécifiques, le terme de peuplement étant réservé à des ensembles de populations d'espèces différentes.

La biologie de la reproduction de diverses espèces tropicales a été étudiée pour voir si elle se conformait à ces prévisions. Moreau (1944) a montré que les oiseaux tropicaux produisaient moins d'œufs que leurs homologues tempérés. Après avoir discuté le caractère saisonnier marqué de la reproduction des oiseaux sylvoicoles de Sarawak à Bornéo, Fogden (1972) met en relief les différences tropical/tempéré dans la disponibilité de la nourriture pour les oiseaux. Ceux des latitudes tempérées produisent des nichées importantes et répétées pendant une saison où l'abondance de la nourriture peut être plusieurs milliers de fois supérieure à celle qu'ils se procurent en dehors de la saison de reproduction. Sous les tropiques l'abondance des insectes varie seulement du simple au double. En conséquence, les jeunes des espèces tropicales sont en nombre limité et doivent recevoir plus de soins de la part des parents. Cody (1966) a élaboré un modèle tridimensionnel qui permet de prévoir l'importance de la ponte des oiseaux pour divers milieux. L'hypothèse sous-jacente à ce modèle est que les ressources des adultes, en temps et en énergie, sont limitées, et qu'elles doivent être réparties de manière à rendre maximale la contribution des parents à la génération suivante. L'énergie est répartie entre la ponte (premier axe), la lutte contre la concurrence (deuxième axe) et la prédation (troisième axe). Dans les environnements où la concurrence et la prédation sont fortes (c'est le cas des tropiques), l'énergie disponible pour la production d'œufs sera faible.

Parmi les études plus concrètes, il faut citer celles concernant les insectes. Landahl et Root (1969) ont comparé les tables de survie de deux lygèides, *Oncopeltus fasciatus*, tempéré, et *O. unifasciatellus*, tropical. Les œufs ont été élevés dans des conditions semblables, excepté pour les photopériodes qui correspondaient à celles des aires d'origine des insectes. Le taux intrinsèque d'accroissement r était de 0,044 pour *O. fasciatus* et de 0,034 pour *O. unifasciatellus*. La première espèce commençait à pondre plus tôt que la seconde, mais la durée et la survie des œufs étaient sensiblement identiques. La maturité était atteinte au même âge chez les deux espèces. *O. fasciatus* a des pontes plus importantes.

Stabilité saisonnière des populations

Les concepts de sélection r et de sélection K sont très importants si les forces sélectives en cause peuvent être aisément déviées par les perturbations de nature anthropique. Celles-ci peuvent soit favoriser des espèces r sélectionnées dans des écosystèmes contrôlés par l'homme, soit transformer des espèces K en espèces r par suite du changement des pressions sélectives. Les études faunistiques sur la réaction de la reproduction aux fluctuations des facteurs biotiques et abiotiques sont très importantes.

Les populations soumises à la sélection K ne devraient pas fluctuer beaucoup. Certaines espèces tropicales d'écosystèmes complexes montrent des fluctuations saisonnières

et interannuelles de leurs effectifs, tandis que d'autres paraissent relativement stables numériquement.

Il y a eu peu d'études à long terme de la taille de populations d'espèces de forêts tropicales. Dans la forêt humide sempervirente de Mayanja, en Ouganda, Delany (1971) n'a pas observé de fluctuations à grande échelle des effectifs de rongeurs, bien que les cycles de reproduction de certaines espèces variaient en fonction des saisons.

La plupart des études ont utilisé des méthodes indirectes pour évaluer les effectifs des populations. Une méthode courante a été de suivre l'évolution du cycle de reproduction au long d'une année. Si la fréquence de l'activité de reproduction est semblable en toute saison, on suppose que le niveau de la population est relativement constant.

Chez l'escargot *Limicolaria martensiana*, en Ouganda, Owen (1964) a montré qu'il y avait en toute saison des individus ovigères mais qu'il existait cependant deux pics de reproduction, avec un tiers d'individus ovigères, qui coïncidaient avec les deux saisons sèches annuelles (voir plus loin, discussion d'Owiny, 1974).

A l'opposé, beaucoup d'autres espèces présentent des variations d'effectifs tant saisonnières qu'interannuelles. Ici encore les preuves sont à la fois directes et indirectes. Au Kenya, Struhsaker (1973) a noté un déclin du nombre de singes vervets qu'il attribue à la diminution de la quantité de nourriture disponible. Owen *et al.* (1972) ont récolté des papillons pendant 27 mois dans un jardin en Sierra Leone ; dix des 24 espèces d'Acraeidae étaient assez communes pour indiquer des variations mensuelles d'abondance relative.

Des études consacrées aux variations de la reproduction se dégagent très nettement l'indication de variations saisonnières des densités des populations. De nombreuses chauves-souris sont connues pour être des reproducteurs saisonniers, tels *Eidolon helvum*, *Epomops franqueti* et *Micropterus pusillus* au Rio Muni, en Afrique occidentale (Jones, 1972) et *Eidolon helvum* en Ouganda (Mutere, 1967). De nombreuses données sur les cycles saisonniers de reproduction des rongeurs tropicaux ont été apportées par Delany (1964) et Okia (1973) pour l'Ouganda. Le cycle reproducteur de l'éléphant d'Afrique a été étudié par Smith et Buss (1973) en Ouganda et en Zambie. Bien que cette espèce puisse se reproduire toute l'année, on dénombre plus de naissances pendant la saison humide que pendant la saison sèche.

Pour Moreau (1950) les oiseaux d'Afrique tropicale peuvent être répartis, selon leur saison de reproduction, en cinq catégories distinctes : les grands rapaces et charognards, pondent au milieu de la saison sèche (peut-être parce que leurs proies sont plus abondantes en cette période où le couvert végétal est réduit) ; les oiseaux qui nichent à terre le font pendant la saison humide dans les régions où les feux de brousse sont rares, mais en saison sèche ailleurs, après la période où les incendies sont probables ; les oiseaux qui dépendent des hautes herbes pour nidifier ou se nourrir nichent après le début des pluies ; les oiseaux aquatiques se reproduisent quand leur habitat a son extension maximale ; enfin, la plupart des autres oiseaux, qui dépendent

presque tous des insectes, commencent à pondre avec la repousse du feuillage et les sorties d'insectes qui précèdent la saison des pluies.

Les études d'invertébrés terrestres ont montré que beaucoup de groupes présentaient, au cours des saisons, des variations de leurs effectifs et de l'activité de reproduction des espèces. L'escargot terrestre africain *Limicolaria martensiana*, ovovivipare, se reproduit toute l'année sans discontinuer mais avec un maximum bimodal pendant la saison sèche (Owiny, 1974).

Facteurs affectant le comportement saisonnier

La plupart des variations de taille ou de structure des populations sont périodiques et habituellement expliquées par les fluctuations saisonnières de la pluviosité. La coïncidence de la périodicité du cycle de reproduction avec des fluctuations mésologiques parallèles n'est cependant pas la preuve d'une relation causale entre ces deux ordres de phénomènes. Si la relation n'est pas de pure coïncidence, elle peut jouer à l'un ou l'autre des deux niveaux suivants : sur le plan ultime ou sur le plan immédiat. Les facteurs ultimes (*ultimate factors*) agissent sur le phénotype au cours de la sélection naturelle, tandis que les facteurs immédiats ou proximaux (*proximate factors*) interviennent comme déclencheurs physiologiques pour produire une réponse adaptative à un milieu changeant. Les uns et les autres peuvent être biotiques ou abiotiques.

Pour beaucoup d'espèces animales, les facteurs ultimes responsables du caractère saisonnier de leur démographie sont des facteurs biotiques, la quantité de nourriture disponible pour les jeunes en étant l'exemple le plus évident.

Les facteurs biologiques, tels que la disponibilité de fleurs ou de fruits, subissent des forces sélectives propres et les animaux qui dépendent d'un tel caractère saisonnier de la vie des plantes sont souvent liés à celles-ci par une relation de dépendance mutuelle. Par exemple, Janzen (1967a) s'est intéressé au synchronisme de la floraison et de la fructification des arbres qui, en Amérique centrale, se produisent pendant la saison sèche. Son hypothèse est que les activités de reproduction des plantes se dérouleraient à cette époque parce que le reste de l'année, c'est-à-dire durant la saison humide, toute l'énergie disponible serait utilisée dans la concurrence intra- et interspécifique (croissance). Pendant la saison sèche, de relative dormance, les réserves d'énergie accumulées au cours de la saison humide pourraient alors être consacrées à la reproduction. De plus, avec la chute des feuilles, les fleurs seraient mieux perçues des pollinisateurs et les fruits des agents de dissémination. Un avantage supplémentaire pour les animaux résiderait dans le fait que le nectar et les fruits seraient des sources complémentaires d'eau pendant une période de faible disponibilité en eau. Ainsi les agents de pollinisation et de propagation deviendraient-ils liés au rythme de floraison des plantes.

La synchronisation des phénotypes sélectionnés et des forces sélectives ultimes doit se faire à travers certains facteurs de l'environnement. Ce mécanisme de couplage impli-

que en effet quelque facteur qui puisse agir comme un signal annonçant le changement à venir dans le statut mésologique de l'animal et déclenchant la réponse physiologique qui l'adaptera aux nouvelles conditions. Ces signaux seraient donc des facteurs proximaux.

Certaines espèces présentent une périodicité pour d'autres phénomènes liés à la reproduction. La chauve-souris *Eidolon helvum*, reproducteur saisonnier en Ouganda, présente une implantation différée (Mutere, 1967). Il y a deux maximums de pluviosité par an, en octobre-novembre et en avril-mai (le plus important); l'accouplement se poursuit en avril-juin, mais l'implantation n'est observée qu'en octobre-novembre; la naissance survient quatre mois après; les jeunes sont sevrés à l'âge d'un mois, au moment où les insectes sont le plus abondants.

Owiny (1974), qui a travaillé lui aussi en Ouganda, a établi que la reproduction de l'escargot terrestre, *Limicolaria martensiana*, était induite par la diminution des précipitations, de sorte qu'il y avait une relation inverse entre celles-ci et l'intensité de la reproduction. L'ovoviviparité serait apparue chez cette espèce, au cours de l'évolution, à la faveur de la rétention *in utero* des œufs ou des jeunes pendant l'estivation en saison sèche. Les jeunes ou les œufs non encore éclos étaient alors déposés au début de la saison humide.

Pour la compréhension de la dynamique des populations, aussi bien des espèces *r* sélectionnées que des espèces *K* sélectionnées, il est très important d'identifier les facteurs ultimes et proximaux et leur effet sur la reproduction. De telles études sont particulièrement nécessaires dans les régions sujettes à l'intervention humaine, où les forces évolutives pourraient être infléchies et où les espèces *r* sélectionnées devraient prédominer. Dans un proche avenir il faudra insister sur l'étude de la régulation des systèmes reproducteurs des espèces tropicales.

Temps

Puisque les fluctuations des populations paraissent liées aux événements météorologiques, il convient de parler de l'effet des variations du temps.

Brookfield et Hart (1966) ont longuement discuté l'usage de divers paramètres statistiques autres que les valeurs moyennes ou modales pour la description des modalités de la pluviosité. Ils soulignent la nécessité de multiplier les stations de mesure sur de longues durées. Ils utilisent non seulement les moyennes et les écarts types, mais aussi des coefficients de variation, l'intensité des précipitations et les périodes de temps sec ou humide. Ce concept de périodes de temps semble devoir être particulièrement utile à l'agronome ou à l'écologiste parce que chacun peut arbitrairement ajuster la définition des périodes sèche ou humide à des niveaux de quelque facteur météorologique, qui sont fonction des besoins propres de telle culture, telle espèce ou tel écosystème étudié. Il est particulièrement important d'établir une relation entre de telles périodes de temps, quelle que soit leur définition, et la durée de génération des espèces considérées.

Interactions entre espèces

Les interactions biotiques sont de trois types fondamentaux : concurrence, prédation ou parasitisme et mutualisme.

Concurrence

Il y a concurrence lorsque, plusieurs espèces utilisant une même ressource, l'accroissement numérique de l'une nuit aux autres. La concurrence est difficile à observer, et la plupart des preuves à son sujet sont indirectes. Une excellente revue de la théorie et de ses conséquences a été présentée par MacArthur (1972).

Les études en laboratoire de la compétition, en milieu uniforme comportant une ressource unique, montrent habituellement l'élimination de toutes les espèces sauf une. Par conséquent, la persistance dans la nature de plusieurs espèces doit être due à l'hétérogénéité de l'environnement. Davantage d'espèces pourraient coexister quand la gamme des ressources est plus grande ou quand les ressources sont plus finement partagées entre les espèces.

Dans un environnement stable il n'y a pas de limite théorique à la similitude d'espèces concurrentes, mais des fluctuations dans la disponibilité des ressources rendent vulnérables à l'exclusion concurrentielle des espèces très semblables.

Les types de distribution des oiseaux peuvent être en grande partie expliqués en termes d'interactions concurrentielles. On explique ainsi certaines ruptures dans la répartition de paires d'espèces étroitement apparentées (Wilson, 1958; Terborgh, 1970; Diamond, 1972; MacArthur, 1972). Les preuves de l'importance des interactions concurrentielles dans la détermination de la structure d'autres peuplements, par exemple de chauves-souris (McNab, 1971), sont plus rares.

Afin d'élucider les effets respectifs des différents facteurs, les écologistes de terrain ont généralement eu recours à la suppression de populations ou à l'étude des modalités du partage des ressources.

Le partage des ressources alimentaires a été le cas le plus fréquemment analysé. Moreau (1948) a étudié en Afrique 172 espèces d'oiseaux sur 7 700 km². Chaque espèce était classée selon le milieu, parmi 31 types définis, où elle recherchait sa nourriture. Mis à part les tisserins, il n'a trouvé dans un même genre que 16 % des cas théoriquement possibles de recouvrement, et dans un tiers de ceux-ci seulement un recouvrement alimentaire; 94 % des espèces congénériques et 98 % des espèces non congénériques avaient un habitat ou un régime distinct, ou les deux. Moreau a conclu que la plupart des cas de superposition de l'habitat n'étaient pas dus à un recouvrement des régimes alimentaires parce que les espèces présentaient des différences de taille du corps ou du bec, ou parce qu'elles recherchaient leur nourriture de façon différente ou à des niveaux différents. Ensuite d'autres chercheurs soulignèrent l'importance de la structure du milieu dans la détermination du nombre des espèces d'oiseaux présentes dans celui-ci.

Schoener (1974) a analysé les modalités du partage

des ressources, à l'intérieur de groupes d'espèces concurrentes, dans le cas de travaux où les différences écologiques avaient été identifiées. Il a conclu que l'habitat était un facteur de séparation plus important que le type de nourriture, et que tous deux jouaient un rôle plus important que le temps; les prédateurs étaient plus souvent actifs à des moments différents que les membres d'autres groupes trophiques; les poikilothermes terrestres se répartissent les ressources alimentaires par ségrégation temporelle; les vertébrés sont moins saisonniers que les invertébrés et, enfin, la subdivision des ressources alimentaires est plus importante pour les animaux se nourrissant de grandes proies que pour ceux qui se nourrissent de proies plus petites.

En dépit des nombreuses preuves relatives au fait que les concurrents potentiels se répartissent les ressources grâce à des mécanismes variés, le degré de recouvrement peut changer en même temps que la disponibilité des ressources. Moreau (1948) a trouvé que les espèces de tisserins montraient beaucoup plus de recouvrement dans leur régime alimentaire que les autres groupes d'oiseaux étudiés. Les tisserins se nourrissent de grains lorsque ceux-ci sont très abondants, puis, comme les réserves s'épuisent, migrent vers d'autres sources de nourriture. De l'observation d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux qui consomment les baies d'une même espèce végétale, Willis (1966c) a déduit que « les fluctuations biotiques ou physiques créent des niches qui peuvent être temporairement exploitées par plus d'une espèce, parce qu'il existe toujours un délai entre l'apparition de la niche et sa pleine exploitation ». A partir d'observations semblables Terborgh et Diamond (1970) concluaient que l'importance du recouvrement des niches d'espèces différentes était souvent réduite par l'agression interspécifique et par l'exploitation de strates alimentaires différentes.

Pour analyser les biocénoses complexes des pluviisylves de Malaisie et d'Australie, Harrison (1962) imagina une classification simplifiée des niches alimentaires des mammifères et des oiseaux en fonction de la structure générale des forêts. Ces subdivisions étaient les suivantes :

Le peuplement aérien : les oiseaux et chauves-souris chassant au-dessus de la canopée; la plupart sont insectivores, mais il y a une grande proportion de carnivores;

Le peuplement de la canopée : oiseaux, chauves-souris et autres mammifères confinés à cette strate; la plupart des espèces se nourrissent de feuilles, de fruits ou de nectar, mais il y a quelques insectivores et des espèces à régime mixte;

Les animaux volants de la strate moyenne : oiseaux et chauves-souris insectivores; si la plupart des espèces sont insectivores on trouve cependant quelques carnivores;

Les animaux grimpeurs de la strate moyenne : mammifères, qui grimpent et descendent le long des troncs d'arbres et qui vont à la fois dans la canopée et à terre; ces animaux sont principalement des espèces à régime mixte, outre quelques carnivores;

Les grands animaux terrestres : en majorité des mammifères, surtout herbivores (certains, comme l'éléphant, peuvent atteindre la canopée et s'en nourrir);

Les petits animaux terrestres : oiseaux et mammifères qui peuvent, de temps à autre, grimper sur les arbres jusqu'à faible hauteur, et qui ont essentiellement un régime insectivore ou mixte, hormis quelques herbivores et quelques carnivores.

L'établissement d'une telle classification est la première étape pour comprendre l'organisation et le fonctionnement de systèmes complexes. De tels schémas permettent au chercheur d'apprécier l'importance relative des divers groupes d'animaux dans les flux d'énergie et de nutriments à travers la biocénose tout entière (Eisenberg et Thorington, 1973).

Colwell (1973) a étudié la dynamique des relations interspécifiques entre quatre plantes à fleurs (*Centropogon valerii*, *C. talamancensis*, *Macleania glabra* et *Cavendishia smithii*), quatre espèces d'oiseaux butineurs (trois oiseaux-mouches d'une part, dont deux, *Colibri thalassinus* et *Eugenes fulgens*, sont des nomades saisonniers, le dernier, *Panterpe insignis*, étant sédentaire, et d'autre part un perceur de fleurs, *Diglossa plumbea*, lui aussi sédentaire) et deux espèces d'acariens nectarivores (*Rhinoseius colwelli* et *R. richardsoni*) qui vivent dans les fleurs et sont transportées de l'une à l'autre par les oiseaux-mouches. *Panterpe insignis* est un opportuniste. *Colibri thalassinus* est un spécialiste séquentiel qui ne dépend que d'un nombre limité de ressources en même temps et qui peut passer de l'une à l'autre en fonction des variations de disponibilité ou émigrer. *Eugenes fulgens* et *Diglossa plumbea* sont tous deux des espèces « interstitielles » en ce sens qu'elles dépendent de plantes présentant une faible densité mais très largement distribuées. De surcroît, *D. plumbea* fréquente les couverts denses, où les attaques par les oiseaux-mouches sont moins à craindre.

Les acariens sont prélevés quand les oiseaux-mouches viennent se nourrir, car ils sont alors transportés à l'intérieur des cavités nasales. Ils sont limités à certaines espèces de fleurs : *Rhinoseius richardsoni* aux Éricacées, *Cavendishia smithii* et *Macleania glabra*, et *Rhinoseius colwelli* aux Lobéliacées, *Centropogon valerii* et *C. talamancensis*. La répartition des acariens est essentiellement contrôlée par le choix des plantes qu'effectuent les oiseaux-mouches pour se nourrir, et non par les mortalités interspécifiques. Colwell pense que les espèces interstitielles, séquentielles, spécialistes et hypercontingentes sont favorisées par des milieux très stables et dont les conditions sont tout à fait prévisibles.

Prédation

Le résultat des interactions prédateur-proie est différent selon que le prédateur ne parvient pas à satisfaire ses exigences métaboliques, au-dessous d'un certain seuil de densité de proies, ou bien qu'il est capable d'exterminer la population de celles-ci. Dans ce dernier cas, les variations de l'abondance du prédateur et de sa proie tendent à s'amplifier, et le système prédateur-proie est alors caracté-

risé par des phénomènes d'extinction locale et d'émigration (Huffaker, 1970). Dans le premier cas, les fluctuations tendent à être amorties. L'importance des effets de la distribution spatiale des jeunes pousses d'arbres tropicaux sur les taux de prédation qu'ils subissent a été démontrée par Connell (1970).

En général, les variations inhérentes aux systèmes prédateur-proie sont amorties quand le prédateur ne peut plus exploiter la proie au-dessous d'un certain seuil supérieur; le prédateur possède des caractéristiques, telles que la territorialité, qui l'empêchent de constituer des populations trop denses et qui, lorsque le milieu est hétérogène, rendent les proies plus difficiles à trouver et à exploiter.

Les connaissances sur les interactions prédateur-proie en forêt tropicale sont maigres, et concernent principalement les relations plante-herbivore du fait de leur importance économique. Quant aux relations entre les parasites et leurs hôtes, elles seront traitées dans le chapitre 14.

Interactions plante-herbivore

La nature des mécanismes de défense des plantes contre les herbivores est en partie connue, et dans quelques cas l'action sélective des herbivores a même été réellement mesurée (Jones, 1962, 1966; Feeny, 1973; Cates, 1975). Les arbustes tropicaux tendent à avoir d'importantes défenses chimiques et ils représentent au demeurant la source de la plupart des épices utilisées dans le monde (Baker, 1964). Les espèces tropicales des premiers stades des successions écologiques présentent moins de défenses que les espèces des stades ultérieurs ou du climax. Les monocultures, typiques de l'agriculture moderne, de ces espèces des stades successionnels précoces, sont donc particulièrement vulnérables à la décimation par les herbivores (Janzen, 1973b; Tahvanainen et Root, 1972).

On admet généralement que les insectes herbivores tropicaux sont plus spécifiques de leurs hôtes que ceux de zone tempérée, bien que les preuves en soient rares. La raison en serait dans l'hétérogénéité plus grande des communautés végétales tropicales et dans la meilleure prévision des ressources essentielles (Janzen, 1970b). Il est cependant difficile d'en dégager des relations de cause à effet et de savoir si la spécificité stricte des herbivores a engendré la grande diversité des plantes tropicales ou bien si elle en est au contraire le résultat. Janzen (1970a) estime que le broutage densité-dépendant par les herbivores prévient dans une large mesure la prédominance dans les forêts tropicales des espèces d'arbres qui sont des concurrents plus vigoureux. Pour expliquer les nombres d'espèces d'arbres observés en forêt tropicale, Janzen (1970a) a proposé un modèle probabiliste basé d'une part sur la distribution autour de l'arbre-parent (porte-graines) des chutes de diaspores et d'autre part sur la réaction des consommateurs de graines. Dans le cas des punaises lygèidées qui se nourrissent de graines de figuier et des bruches qui se nourrissent de graines de légumineuses, la presque totalité des graines peut être détruite (Slater, 1972; Janzen, 1971a).

Le nombre d'insectes herbivores trouvés sur un même arbre (individu) semble trop petit pour qu'il puisse y avoir concurrence, mais il se peut que la ressource essentielle de chaque espèce soit beaucoup plus faible qu'on ne l'imagine généralement. Il pourrait y avoir une concurrence importante entre les cérambycides et les chenilles de cossides qui se nourrissent aux dépens des extrémités de rameaux. Les interactions de concurrence doivent être envisagées dans le contexte de la petite fraction de la plante qui est réellement utilisée. Ainsi, les consommateurs des parties apicales de rameaux doivent réduire les ressources disponibles pour la repousse des feuilles, ce qui peut alors influencer sur les teneurs en glucides utilisables par les racines.

L'augmentation de l'espacement des arbres conspécifiques dans les forêts tropicales, par comparaison aux forêts tempérées, réduit sans aucun doute la fréquence des pullulations d'insectes nuisibles, mais de telles pullulations se produisent néanmoins. Si la sélection n'a pas rendu les arbres tropicaux capables de survivre à une défoliation importante, les rares pullulations d'insectes pourraient avoir de graves conséquences sur l'abondance et la répartition des arbres-hôtes.

Janzen (1973a) a souligné que la réponse évolutive d'une plante à la pression sélective d'une espèce d'herbivore devait réduire considérablement la valeur de la plante pour d'autres espèces d'herbivores. Par conséquent, les interactions densité-dépendantes de niveau supérieur entre les prédateurs ou les parasites devraient influencer le choix des plantes-hôtes. Avec le temps, des prédateurs et parasites étroitement spécifiques d'un hôte pourraient, en abaissant suffisamment la densité d'une population d'herbivores qui se nourrissent d'une plante donnée, accroître les chances de succès de nouveaux herbivores qui exploiteraient cette même plante. Le complexe de prédateurs et de parasites attirés par la plante hôte serait un des mécanismes de défense de cette plante et pourrait influencer l'allocation d'énergie consacrée par la plante à sa défense. Les organes nectarigènes extra-floraux (Bentley, 1975a) et, dans certains cas, l'association de la plante avec des homoptères qui sécrètent des substances sucrées, sont des mécanismes de défense répandus, qui fonctionnent en attirant au voisinage de la plante des prédateurs, tels que des fourmis par exemple, ou des hyperparasites comme des tachinides et de petites guêpes. Les lianes, qui présentent souvent plus de glandes nectarigènes extra-florales que les autres types biologiques de plantes (Bentley, 1975b), sont très fréquentées par les fourmis arboricoles. A la suite d'une étude des lianes et des plantes herbacées, Berlin et Henry (1973) ont montré que les lianes présentaient souvent des fissures épidermiques qui traduiraient l'existence de tissus sécréteurs, où proliféreraient des levures ; les lianes devraient se prêter à la sélection d'organes nectarigènes extra-floraux complexes.

Mutualisme

Les activités de mutualisme incluent le transport du pollen, la dispersion des graines et la défense des tissus végétatifs;

la plupart des exemples terrestres impliquent des plantes et des animaux.

Les interactions de mutualisme sont sans doute plus répandues sous les tropiques. Par exemple, il n'y a pas de mutualismes obligatoires fourmis-plantes ou abeilles-orchidées au-delà de 24° de latitude N et aucune chauve-souris frugivore ou nectarivore au nord de 33° N. Ces interactions mutuelles prédominent davantage dans les forêts sempervirentes chaudes et humides que dans les formations à climat plus frais et plus saisonnier. Cette différence serait due à l'effet des insectes herbivores sur les plantes, plus élevé toute l'année dans le premier cas que dans le second, ce qui accroîtrait la pression sélective responsable de l'évolution chez les plantes de procédés anti-herbivores. Les réactions à l'action des herbivores sont théoriquement plus rapides pour les plantes à fécondation croisée que pour celles à autofécondation (Ehrlich et Raven, 1965; Gilbert, 1972). Si des pollinisateurs potentiels existent, la pollinisation animale devrait être favorisée aux dépens de la pollinisation par le vent, parce que la spécificité plus étroite de l'animal à l'égard de la plante assure une plus grande efficacité de transport du pollen.

Pollinisation

La biologie de la pollinisation est très complexe (Van der Pijl et Dodson, 1966; Faegri et Van der Pijl, 1971; Proctor et Yeo, 1973). L'association entre la plante et son pollinisateur peut être très spécialisée. Les *Ficus* ont pour pollinisateurs obligatoires des petites guêpes de la famille des Agaenidés (Ramirez, 1969). Entre *F. sycomorus*, espèce monoïque et la guêpe *Ceratosolen arabicus*, le mutualisme est de type symbiotique. La femelle de *C. arabicus* pénètre dans le syconium et dépose un œuf unique à l'intérieur d'ovaires à style court. Ces ovaires gonflent et se transforment progressivement en galles. Les guêpes mâles et femelles qui s'y développent s'accouplent dans le syconium fermé. Lorsque les mâles se fraient un chemin au-dehors, les anthères sont rabattues dans la cavité où elles éclatent. Le pollen adhère aux guêpes femelles qui s'échappent par les orifices ménagés par les mâles (Galil et Eisikowitch, 1968).

Les observations de Baker *et al.* (1971) vont dans le sens opposé : « Mais très peu de plantes n'ont qu'une seule catégorie de visiteurs capables de réaliser une pollinisation effective (les espèces de *Yucca* et de *Ficus* sont des exceptions probables) et pratiquement aucune n'est visitée par un seul type d'animal capable de tirer profit des organes floraux nectarifères. » Ces auteurs classent les visiteurs des fleurs de *Ceiba acuminata* en quatre catégories : les pollinisateurs principaux, comme la chauve-souris *Leptonycteris sanborni*; les pollinisateurs mineurs, tels que les oiseaux-mouches; les espèces « neutres », qui visitent les fleurs intactes sans intervenir vraisemblablement dans la pollinisation, tels que bourdons (*Bombus*), abeilles charpentières (*Xylocopa*), abeilles mellifères (*Apis mellifera*), guêpes et papillons; les espèces qui détruisent les fleurs intactes ou tombées.

La différence la plus évidente entre la pollinisation par les insectes en zones tropicales et en zones tempérées est la plus grande complexité des modes de floraison sous les

tropiques. Gentry (1974) suggère que la plus grande part de ces modalités (au moins chez les Bignoniacées) est le résultat de la concurrence vis-à-vis des pollinisateurs au sein d'une faune d'abeilles relativement appauvrie à la suite du développement d'une longue période de floraison. En forêt caducifoliée la floraison maximale survient pendant la saison sèche (Janzen, 1967a). A mesure que la saison sèche devient de plus en plus sévère le maximum de floraison peut se déplacer vers la saison des pluies (Burger, 1974), tandis que dans les régions à saison sèche très douce les vagues de floraison sont peu distinctes et réparties tout au long de l'année.

Il est possible de distinguer plusieurs types de phénomologies dans la pollinisation par les insectes (Janzen, 1967a, 1971c; Gentry, 1974). Les fleurs qui s'épanouissent la nuit sont souvent pollinisées par des sphingidés, particulièrement celles qui sont pâles et présentent de longues corolles tubulaires. Plusieurs genres d'arbres (*Tabebuia*, par exemple) présentent en saison sèche des floraisons massives rigoureusement synchronisées. Un autre type, que montrent par exemple les lianes du genre *Arrabidaea*, est la production d'un grand nombre de fleurs sur une période étendue. Les différentes espèces d'*Arrabidaea* ont des maximums de floraison largement non recouvrants et tendent à se partager la plupart des hyménoptères pollinisateurs, particulièrement les espèces d'*Eulaema* et d'*Euglossa* (Gentry, 1974). En allongeant la saison de vol de beaucoup d'espèces d'abeilles, de telles plantes créent un ensemble de pollinisateurs plus largement divisible dans le temps. Pendant la saison humide dans les forêts caducifoliées ou durant toute l'année dans les forêts sempervirentes, on constate couramment (Janzen, 1971c; Gentry, 1974) que des plantes produisent chaque jour, pendant toute la longue période de floraison, un petit nombre de fleurs de haute qualité. Il est probable que cela rend maximale la reproduction croisée à longue distance. Dans ce cas les pollinisateurs peuvent parcourir plusieurs kilomètres à la recherche de ces fleurs (Janzen, 1971c). C'est une des nombreuses raisons pour lesquelles les réserves de milieux naturels tropicaux doivent être vastes. De plus, la soustraction d'une seule plante ou même la cueillette de quelques fleurs pendant plusieurs jours pourraient se révéler désastreuses pour le pollinisateur et affecter grandement l'adaptation des autres plantes du territoire.

Les relations énergétiques entre fleurs et pollinisateurs ont été examinées par Heinrich et Raven (1972) : « Il doit exister un équilibre entre l'énergie dépensée par les pollinisateurs et la quantité de calories concédée par les fleurs pour que la pollinisation croisée soit maximale. Une fleur doit 'récompenser' suffisamment les visiteurs pour qu'ils soient attirés, mais elle doit aussi limiter cette récompense afin que ceux-ci visitent d'autres plantes de la même espèce. » Pour les plaines tropicales humides où les arbres de la même espèce peuvent être largement espacés, les mêmes auteurs prévoient que les fleurs devraient accorder davantage d'énergie aux plus grands pollinisateurs nécessaires pour assurer une pollinisation croisée.

Heithaus *et al.* (1974) ont examiné la relation entre *Bauhinia pauletia* et deux chauves-souris pollinisatrices,

une grande espèce (*Phyllostomus discolor*) qui visite les fleurs en groupe et une espèce plus petite (*Glossophaga soricina*) qui le fait en solitaire. Les deux espèces assurent, par leurs activités, une pollinisation croisée. *Phyllostomus discolor* consomme le nectar probablement jusqu'à la dernière goutte de sorte que les visites doivent être suffisamment espacées dans le temps pour permettre son renouvellement. Le comportement social de déplacement d'une zone à une autre de cette espèce devrait évidemment favoriser la pollinisation croisée. La plus petite espèce vole probablement de fleur en fleur (Janzen, 1971c), butinant le nectar sans l'épuiser, de sorte que des visites peu espacées demeurent énergétiquement satisfaisantes.

Les populations animales et l'homme

Dans les trois sections précédentes l'organisation et le fonctionnement des populations animales dans les écosystèmes forestiers tropicaux ont été envisagés comme si l'homme n'intervenait pas. Les relations entre l'homme et les forêts tropicales sont pourtant anciennes, et les civilisations les plus anciennes ont exercé une influence importante sur les animaux forestiers, qui est encore évidente.

De nos jours, l'exploitation de la forêt est assez différente des utilisations plus anciennes (Watters, 1971). Auparavant, avec l'agriculture itinérante, l'usage des parcelles suivait un roulement régulier dans le temps et restait relativement limité dans l'espace, maintenant ainsi une série de stades successionnels qui préservaient la richesse spécifique et constituaient des sources d'espèces colonisatrices. Les pratiques actuelles transforment au contraire radicalement les écosystèmes tropicaux en types nouveaux qui diffèrent par leurs caractères biotiques et abiotiques ainsi que par leur stade terminal. De si sévères transformations impliquent l'extinction de nombreuses espèces et associations d'espèces, l'érosion, la diminution de la fertilité des sols et l'augmentation des parasites des hommes et des ravageurs des cultures.

Parmi les besoins les plus pressants en matière de recherches à développer, il y a la nécessité d'explorer les effets pratiques et théoriques, à la fois dans l'espace et dans le temps, de ces nouveaux modes d'utilisation des terres. Seront particulièrement utiles des études orientées vers l'élaboration de quelque concept relatif à l'équilibre qui serait nécessaire entre aires boisées et aires déboisées pour minimiser les désastres écologiques et économiques.

La plupart des travaux zoologiques ayant trait à ces préoccupations ont été accomplis par des scientifiques intéressés par les problèmes de santé et de ravageurs (voir chapitres 14 et 17). L'absence relative de recherches de la part des autres spécialistes de zoologie souligne l'ampleur de l'effort nécessaire pour comprendre l'écologie des écosystèmes tropicaux modifiés.

Stabilité

Le concept selon lequel les forêts tropicales évoluées représentent des écosystèmes stables se modifie rapidement, et

nombre de recherches futures consacrées aux écosystèmes tropicaux devraient s'orienter vers la détermination des mécanismes par lesquels de tels écosystèmes reviennent à leur état de biocénoses évoluées après une modification unique ou des perturbations multiples.

Les aspects zoologiques des successions qui se déroulent après une perturbation sont beaucoup moins connus que les aspects botaniques. Une récente étude d'Opler, Baker et Frankie (1976) sur les successions de végétation secondaire peut être utilisée comme modèle instructif autant par son *modus operandi* que par ses résultats. Ils ont étudié au Costa Rica la reconstitution de la végétation sur trois parcelles de forêt humide et sur une parcelle de forêt sèche. Les changements dans la structure générale, la richesse spécifique, les types de dissémination, les modalités de reproduction, etc., ont été mesurés. Les résultats indiquent que, au départ, la succession peut être assez rapide et que les forêts acquièrent bientôt une ressemblance superficielle avec leur physionomie initiale. Les facteurs qui influent sur cette vitesse de remontée biologique comprennent la persistance, dans l'aire qui a été perturbée, des plantes ou de leurs graines, l'ampleur de l'aire perturbée, la distance de cette aire par rapport aux autres sources d'espèces recolonisatrices (pionnières). On peut conclure que d'une manière générale les premiers stades de la succession secondaire sont résistants aux perturbations et peuvent se caractériser par une restauration rapide. Les auteurs n'étendent toutefois pas cette conclusion au cas des biocénoses évoluées.

May (1975) a considéré la question de la stabilité des forêts tropicales humides évoluées; les êtres appartenant à des écosystèmes complexes et vivant dans des milieux aux propriétés prévisibles sont moins aptes à résister à des changements mésologiques importants par suite de leur engagement évolutif passé dans certains types de stratégies reproductive et trophique (par exemple espèces *K* sélectionnées, mise en réserve de nutriments dans des tissus ligneux, etc.).

Il paraît bien y avoir dans les écosystèmes tropicaux évolués un renouvellement des espèces, et plus encore, d'ensembles d'espèces, plus important qu'on ne le pensait jusqu'ici.

Futuyma (1973) suppose que dans les groupements d'espèces étroitement associées devraient apparaître, entre les espèces, des démarcations variables de place en place. Des variations mésologiques doivent entraîner des changements dans la composition et l'existence de plusieurs lots d'espèces, particulièrement si les espèces moins adaptables sont éliminées à cause de la dépendance mutuelle des espèces associées. Il devrait donc y avoir d'importantes variations temporelles dans les groupements d'espèces de milieux non manipulés par l'homme. Les perturbations d'origine anthropique devraient augmenter l'élimination des groupes d'espèces, en sélectionnant probablement les espèces moins spécialisées, mieux adaptées aux biocénoses secondaires.

Les effets des interventions humaines

On a vu qu'il pouvait y avoir une restauration rapide durant les premiers stades de la succession secondaire, mais

les compositions spécifiques des stades terminaux impliquent que les diverses espèces ou ensembles d'espèces soient hautement substituables. Aussi, l'effacement de la perturbation, c'est-à-dire la restauration, peut bien dépendre de la composition spécifique initiale de l'aire perturbée. Cette propriété de substitution a des conséquences importantes dans deux domaines.

Effets directs

Les espèces qui sont encore présentes dans l'aire perturbée immédiatement après la perturbation sont évidemment fonction de la composition originelle de la biocénose. Souvent, la richesse spécifique et la densité déclinent toutes deux brutalement après l'intervention humaine. Dans une forêt du Nigéria, Lasebikan (1975) a étudié la variation de la composition spécifique et de la densité des microarthropodes du sol sur une courte période. Une parcelle était restée non perturbée, tandis que les buissons du sous-bois et les arbres de taille petite et moyenne avaient été retirés d'une autre. Les dix centimètres supérieurs du sol ont donné lieu à des prélèvements au début, puis 3, 8 et 10 mois après le traitement. Il n'y avait aucune différence au départ entre les deux parcelles, mais la richesse spécifique et la densité de peuplement déclinaient dans l'aire défrichée.

Cette diminution de la diversité spécifique est importante sur le plan de l'aménagement économique, en particulier dans le cas de l'agriculture et du tourisme. L'utilisation d'espèces autochtones pour la régulation des populations de ravageurs des cultures en est un exemple capital. Strong (1974) a observé que dans les plantations de cacaoyer (*Theobroma cacao*) le nombre d'insectes nuisibles augmentait rapidement jusqu'à une valeur asymptotique qui était fonction de la superficie cultivée ou de la production annuelle. La plupart de ces ravageurs avaient une origine locale.

Effets de type insulaire

L'effet à long terme du défrichement est de créer une mosaïque de zones boisées et de zones ouvertes. Aussi, les régions forestières qui subsistent peuvent bien être considérées comme des îles (Simberloff, 1974). MacArthur et Wilson (1967) ont proposé un modèle utile et apprécié des peuplements insulaires qui pourrait jouer un grand rôle dans la compréhension du fonctionnement des « îlots terrestres ». Dans leur modèle le nombre d'espèces présentes dépend de l'interaction entre la vitesse de colonisation de l'île par de nouvelles espèces et la vitesse de disparition des espèces qui s'y trouvent. Ces vitesses sont affectées par d'autres facteurs tels que la superficie de l'île, la distance par rapport aux sources d'espèces recolonisatrices (pionnières) et l'hétérogénéité topographique.

Diamond (1973) a étudié l'avifaune de la Nouvelle-Guinée et de ses îles périphériques et a fait quelques remarques qui sont directement applicables aux étendues de terres boisées insulaires. Beaucoup des îles étudiées avaient plus d'espèces que prévu, mais il s'agissait toujours d'îles dont la superficie avait été modifiée récemment par des événements variés (éruptions volcaniques, élévation du

niveau de la mer, etc.). Diamond écrit : « Sur de telles îles, en raison du déséquilibre temporaire entre immigration et extinction, S , le nombre d'espèces d'oiseaux, doit revenir progressivement à un nouvel équilibre; ce processus peut être appelé relaxation. » Quand les surfaces sont réduites, il y aura une diminution de la richesse spécifique jusqu'à ce que celle-ci soit conforme aux intensités d'immigration et d'extinction propres aux îles de la taille en question.

Les recherches suggérées

Les effets des perturbations brièvement évoquées ci-dessus permettent de suggérer plusieurs orientations quant aux recherches nécessaires pour comprendre l'aménagement des écosystèmes forestiers tropicaux.

Les ensembles d'espèces : il existe peu d'informations concrètes sur la réalité des groupements d'espèces interagissantes dans les écosystèmes évolués. Il y a encore moins d'informations disponibles sur les propriétés de substitution au niveau de tels groupements. Les investigations les concernant devraient fournir des renseignements sur la composition probable des faunes dérivées dans les écosystèmes dégradés.

L'étude de la direction et de la vitesse de restauration des écosystèmes forestiers perturbés fournira les renseignements nécessaires à l'évaluation des conséquences du déboisement si largement répandu. Les données recueillies à tous les stades de la succession devraient porter sur la

composition spécifique et la démographie, ainsi que les propriétés chorologiques et trophiques des différentes espèces. De telles études ne doivent pas seulement concerner des manipulations uniques des écosystèmes mais aussi des traitements exécutés avec une périodicité variable. Ces études devraient reproduire les dégradations périodiques que l'homme inflige aux forêts. Les traitements eux-mêmes devraient être variés et comprendre des défrichements sélectifs et des coupes rases, des incendies, le surpâturage, la chasse, l'exploration minière, l'introduction de parasites, le ramassage, les activités récréatives et la lutte chimique contre des animaux et des végétaux.

Enfin, les effets de l'étendue de la forêt sur le maintien de la diversité doivent être étudiés de manière approfondie. Diamond (1973) a souligné que, pour rendre maximale la richesse spécifique, les réserves forestières devaient être aussi vastes que possible. Qu'il faille distinguer entre surface apparente et surface réelle biologique ne semble pas avoir été pris en considération. La première serait la superficie mesurée en hectares et la seconde l'aire qui, dans cette étendue physique, est réellement utilisée par une espèce ou un groupement d'espèces particuliers. Par exemple, les réserves forestières de grands vertébrés peuvent représenter réellement, pour les animaux, des étendues plus petites que ne l'indiquent les limites de la réserve par suite des incursions de l'homme. Ainsi, la chasse, l'élevage de bétail, de porcs, etc., ou d'autres activités humaines comparables, réduisent sérieusement l'étendue de la réserve et éliminent certaines espèces protégées (voir chapitre 21).

Bibliographie

- BAKER, H. G. *Plants and civilization*. Belmont, California, Woodsworth Pub. Co., 1964.
- ; BAKER, I.; CRUDEN, R. W. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *Bio-Science* (Washington, D.C.), vol. 21, no. 22, 15 November 1971, p. 1127-1129.
- BENTLEY, B. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). Submitted to *J. Ecol.*, 1975a.
- . Extrafloral nectaries and plant life form. *J. Ecol.*, 1975b.
- BERLIN, J. M.; HENRY, P. Répartition des levures à la surface de la tige de vigne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 277, 1973, p. 1885-1887.
- BROOKFIELD, H. C.; HART, D. *Rainfall in the tropical southwest Pacific*. Canberra, The Australian National University, Research School of Pacific Studies, Department of Geography, Publication G/3, 1966.
- BURGER, W. C. Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. *Biotropica*, 6, 1974, p. 38-42.
- CATES, R. G. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology*, 1975.
- CODY, M. L. A general theory of clutch size. *Evolution* (Lawrence), vol. 20, no. 2, June 1966, p. 174-184.
- *COLWELL, Robert, K. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* (Chicago), 107, November-December 1973, p. 737-760.
- CONNELL, J. H. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40, 1970, p. 49-78.
- ; ORIAS, Eduardo. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. XCVIII, no. 903, November-December 1964, p. 399-414.
- DELANY, M. J. A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 142, part 2, March 1964, p. 347-370.
- . The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 165, part 2, September 1971, p. 85-129.
- *DIAMOND, J. M. Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical island and a temperate island. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 68, 1972, p. 2742-2745.

* Référence importante.

- *DIAMOND, J. M. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* (Washington, D. C.), vol. 179, no. 4075, 23 February 1973, p. 759-769.
- *DOB BEN, W. H. van; LOWE-McCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology*. Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8-14, 1974). The Hague, W. Junk B.V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.
- *DOBZHANSKY, T. Evolution in the tropics. *American Scientist* (USA), 38, April 1950, p. 209-221.
- *EHRlich, P. R.; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 1965, p. 586-608.
- EISENBERG, John, F.; THORINGTON, Richard, W. Jr. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* (Pullman, Wash.), vol. 5, no. 3, December 1973, p. 150-161.
- *FAEGRI, Knut; PILJ, L. van der. In: *The principles of pollination ecology*, p. 1-29. Second edition. Oxford, Pergamon Press, 1971, 248 p.
- FEENY, P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: Gilbert, L. E.; Raven, P. H. (eds.). *Coevolution of animals and plants* (Symposium at First Int. Congr. Syst. and Evol. Biol., 1973, Boulder, Colorado). Austin, University of Texas Press.
- FISCHER, A. G. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* (Lancaster), vol. 14, no. 1, March 1960, p. 64-81.
- *FOGDEN, M. P. L. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* (London), vol. 114, no. 3, 1972, p. 307-343.
- FUTUYMA, Douglas, J. Community structure and stability in constant environments. *American Naturalist* (Chicago), vol. 107, no. 955, May-June 1973, p. 443-446.
- GALIL, J.; EISIKOWITZ, D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* (Durham), vol. 49, no. 2, 1968, p. 259-269.
- GENTRY, A. H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, vol. 6, 1974, p. 64-68.
- GILBERT, L. E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 69, 1972, p. 1403-1407.
- *HARRISON, J. L. The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* (Oxford), vol. 31, no. 1, February 1962, p. 53-63.
- *HEINRICH, Bernd; RAVEN, Peter, H. Energetics and pollination ecology. *Science* (Washington, D.C.), vol. 176, no. 4035, 12 May 1972, p. 597-602.
- HEITHAUS, E., Raymond; OPLER, Paul, A.; BAKER, Herbert, G. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* (Durham), vol. 55, no. 2, 1974, p. 412-419.
- HUFFAKER, C. B. (ed.). *Biological control*. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. Symp. Biol. Control. New York, Plenum Press, 1970, 511 p.
- *JANZEN, Daniel, H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* (Lawrence), vol. 21, no. 3, 27 September 1967a, p. 620-637.
- *JANZEN, Daniel. Herbivores and the number of tree species in tropical forests: *American Naturalist* (Chicago), vol. 104, no. 940, November-December 1970a, p. 501-528.
- Comments on host-specificity of tropical herbivores and its relevance to species richness. In: Heywood, V. H. (ed.). *Taxonomy and ecology*. London, Academic Press, 1970b.
- , Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* (Washington, D.C.), vol. 171, no. 3967, 15 January 1971c, p. 203-205.
- , Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* (Chicago), 107, 1973a, p. 786-788.
- *—, Tropical agroecosystems. *Science*, 182, 1973b, p. 1212-1219.
- JONES, Clyde. Comparative ecology of three pteropid bats in Rio Muni, West Africa. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 167, part 3, July 1972, p. 353-370.
- KARR, James, R.; ROTH, Roland, R. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *American Naturalist* (Chicago), vol. 105, no. 495, September-October 1971, p. 423-435.
- LANDAHL, John, T.; ROOT, Richard, B. Differences in the life tables of tropical and temperate milkweed bugs, genus *Oncopeltus* (Hemiptera: Lygaeidae). *Ecology* (Durham), vol. 50, no. 4, 1969, p. 734-737.
- LASEBIKAN, B. A. The effect of clearing on the soil arthropods of a Nigerian rain forest. *Biotropica*, 7, 1975, p. 84-89.
- *LEVINS, Richard. *Evolution in changing environments; some theoretical explorations*. Princeton, Princeton University Press, 1968, 120 p.
- LINDSEY, C. C. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* (Lawrence), vol. 20, no. 4, December 1966, p. 456-465.
- MACARTHUR, Robert, H. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* (USA), 40, 1965, p. 510-533.
- *—, *Geographical Ecology*. New York, Harper and Row, 1972, 269 p.
- *—; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. *Ecology* (Durham), vol. 42, no. 3, July 1961, p. 594-598.
- ; RECHER, H.; CODY, M. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 913, July-August 1966, p. 319-332.
- *—; WILSON, Edward, O. *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton University Press, 1967, 203 p.
- *MAY, Robert, M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.
- MOREAU, R. E. Clutch size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* (London), 86, 1944, p. 286-347.
- , Ecological isolation in a rich tropical avifauna. *Journal of Animal Ecology* (Cambridge), 17, 1948, p. 113-126.
- *—, The breeding season of African birds. I. Land birds. *Ibis* (London), 92, 1950, p. 223-267.
- MUTERE, Festo, A. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction in the fruit bat, *Eidolon helvum* at latitude 0°20' N. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 153, part 2, October 1967, p. 153-161.
- MYERS, C. W.; RAND, A. S. Checklist of amphibians and reptiles of Barro Colorado Island, Panama, with comments on faunal change and sampling. *Smithsonian Contributions to Zoology* (Washington, D.C.), no. 10, 1969, p. 1-11.

- OKIA, N. O. The breeding pattern of the soft-furred rat, *Praomys morio* in an evergreen forest in southern Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 170, part 4, August 1973, p. 501-504.
- *OPLER, Paul, A.; BAKER, Herbert, G.; FRANKIE, Gordon, W. *Recovery of tropical lowland forest ecosystems*. Blacksburg, Virginia, USA Center for Environmental Studies, 1976.
- OWEN, D. F. Bimodal occurrence of breeding in an equatorial land snail. *Ecology* (Durham), vol. 45, no. 4, 1964, p. 862.
- ; OWEN, J.; CHANTER, D. O. Seasonal changes in relative abundance and estimates of species in a family of tropical butterflies. *Oikos* (Copenhagen), vol. 23, no. 2, 1972, p. 200-205.
- OWINY, A. M. Some aspects of the breeding biology of the equatorial land snail, *Limicolaria martensiana* (Achatinidae: Pulmonata). *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 172, part 2, February 1974, p. 191-206.
- *PAINE, Robert, T. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 910, January-February 1966, p. 65-75.
- *PIANKA, Eric, R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 910, January-February 1966, p. 33-46.
- PIELOU, E. C. *An introduction to mathematical ecology*. New York, Wiley-Interscience, 1969, 286 p.
- POOLE, Robert, W. *An introduction to quantitative ecology*. New York, McGraw-Hill, 1974, 532 p.
- *PRESTON, F. W. The commonness, and rarity of species. *Ecology* (Durham), vol. 29, no. 3, July 1948, p. 254-283.
- . Time and space and the variation of species. *Ecology* (Durham), vol. 41, no. 4, October 1960, p. 611-627.
- PROCTOR, Michael, C.; YEO, Peter. *The pollination of flowers*. New York, Taplinger Publishing Co., 1973, 418 p.
- RAMIREZ, William, B. Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science* (Washington, D.C.), vol. 163, no. 867, 7 February 1969, p. 580-581.
- SANDERS, H. L. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* (Chicago), vol. 102, no. 125, May-June 1968, p. 243-282.
- . Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. In: *Diversity and stability in ecological systems*, p. 71-81. Report of a symposium held May 26-28 1969, Upton, N.Y., Biol. Dept., Brookhaven National Laboratory. Brookhaven Symposia in Biology, no. 22.
- SCHOENER, Thomas, W. Large-billed insectivorous birds: a precipitous diversity gradient. *The Condor* (Lawrence), vol. 73, no. 2, 1971, p. 154-161.
- *— . Resource partitioning in ecological communities. *Science* (Washington, D.C.), vol. 185, no. 4145, 5 July 1974, p. 27-39.
- *—; JANZEN, Daniel, H. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *American Naturalist* (Chicago), vol. 102, no. 295, May-June 1968, p. 207-224.
- *SIMBERLOFF, Daniel, S. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* (Palo Alto, California), 1974, p. 161-182.
- SLATER, J. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica*, 4, 1972, p. 145-151.
- SMITH, J. Maynard. *Models in ecology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1974, 146 p.
- SMITH, Norman, S.; BUSS, Irven, O. Reproductive ecology of the female African elephant. *Journal of Wildlife Management* (Washington, D.C.), vol. 37, no. 4, October 1973, p. 524-534.
- SOUTHWOOD, T. R. E. *Ecological methods*. London, Methuen, 1966, 391 p.
- SPIGHT, Tom, M. Species diversity: a comment on the role of the predator. *American Naturalist* (Chicago), vol. 101, no. 992, November-December 1967, p. 467-474.
- STRONG, Donald, R., Jr. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. *Science* (Washington, D.C.), vol. 185, no. 4156, 20 September 1974, p. 1064-1066.
- STRUHSAKER, Thomas, T. A census of vervet monkeys in the Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology* (Durham), vol. 54, no. 4, 1973, p. 930-932.
- TAHVANAINEN, Jorma, O.; ROOT, Richard, B. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera; Chrysomelidae). *Oecologia* (Berlin), vol. 10, no. 4, 1972, p. 321-346.
- *TERBORGH, John. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* (Durham), vol. 52, no. 1, 1970, p. 23-40.
- *—; DIAMOND, J. M. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. *The Wilson Bulletin* (USA), vol. 82, no. 1, March 1970, p. 29-52.
- *VAN DER PILJ, L.; DODSON, C. H. *Orchid flowers, their pollination and evolution*. Coral Gables, Florida, Univ. of Miami Press, 1966.
- WATTERS, R. F. *Shifting cultivation in Latin America*. Rome, FAO, 1971, 305 p.
- WILLIS, Edwin, O. Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. *Auk* (Lawrence), 83, 1966c, p. 479-480.
- WILSON, D. E. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* (Lawrence), 22, 1973, p. 14-29.
- *WILSON, Edward, O. Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forests. *Psyche* (USA), 65, March 1958, p. 26-38.