

COADAPTATION ENTRE RYTHMES DE FRUCTIFICATION  
ET FRUGIVORIE  
EN FORET TROPICALE HUMIDE DU GABON : MYTHE OU REALITE

A. GAUTIER-HION, J.-M. DUPLANTIER, L. EMMONS, F. FEER,  
P. HECKESTWEILER, A. MOUNGAZI, R. QURIS et C. SOURD  
*Laboratoire ECOTROP, C.N.R.S., 4, avenue du Petit-Château,  
91800 Brunoy, France  
et Laboratoire d'Ecologie tropicale, Makokou, Gabon*

« *Quand un coup de vent par hasard a poussé le pollen sur la fleur,  
il y a dans le fruit qui grossit quelque chose qui se moque du coup  
de vent.* »  
J. GRACQ, *Le Rivage des Syrtes*, 1951.

Diverses hypothèses et quelques faits vont dans le sens d'une coadaptation entre les modalités temporelles de la fructification en forêt tropicale humide et celles de la consommation de fruits par les animaux. Deux idées forces sont à la base de ces travaux : (1) pour les espèces dont les graines, le plus souvent de petite taille, sont dispersées par les animaux, les modes de fructification doivent faire en sorte de minimiser la compétition pour les disperseurs ; la production des fruits ne doit donc pas être trop saisonnière, afin d'éviter un surplus de graines à un moment donné (Snow, 1965 ; Smythe, 1970 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981) ; (2) pour les espèces dont les graines subissent une forte prédation par les animaux avant qu'il y ait dispersion, les modes de fructification doivent conduire, à un moment donné, à la satiété des prédateurs, permettant ainsi à un nombre suffisant de graines d'échapper à la destruction (Janzen, 1969, 1974 ; Smythe, 1979).

D'autres influences sont invoquées pour la fructification des espèces dont les graines ne sont pas zoochores. Ainsi pour les espèces anémochores, on constate le plus souvent que les graines sont produites en saison sèche afin de ne subsister que peu de temps au sol quand les pluies arrivent, ou afin d'éviter un transport aléatoire lors de fortes précipitations (Frankie *et al.*, 1974 ; Janzen, 1978 ; Alexandre, 1980).

Dans un travail récent, nous avons recherché les relations existant entre les caractéristiques morphologiques des fruits, leurs consommateurs et leurs modes de dispersion, dans une forêt humide du Gabon (Gautier-Hion *et al.*, 1985). Prenant en considération une large communauté de vertébrés frugivores (39 espèces) incluant des oiseaux, des rongeurs, des ruminants et des singes, et 122 espèces de fruits consommés par l'un ou l'autre de ces taxa, nous avons mis en évidence l'existence de grands syndromes morphologiques permettant de caractériser les consommateurs, en fonction de leur rôle en tant que disperseurs



ou destructeurs de graines. Deux syndromes essentiels ont été décrits au sein des fruits zoochores : l'un, caractérisant les gros oiseaux et les singes, comprend les fruits succulents, vivement colorés, aux graines peu ou pas protégées que ces animaux dispersent ; l'autre caractérise les éléphants, les rongeurs et les ruminants, et regroupe des fruits pulpeux peu aqueux, de couleur terne, incluant une ou quelques grosses graines protégées par un noyau. Ces graines subissent une prédation importante avant la dispersion.

Simultanément à ce travail, nous avons mené sur le même terrain d'étude une analyse de la fructification pour tenter de voir si les espèces zoochores présentent des rythmes de fructification différents de ceux des autres espèces, et dans quelle mesure ces différences peuvent être interprétées comme résultant de l'action des consommateurs. C'est ce travail que nous exposerons ici.

## METHODES

L'étude a été réalisée au cours d'un cycle annuel, dans la réserve de M'passa près de Makokou (N.-E. Gabon), en forêt tropicale humide de moyenne altitude (500 m). L'évaluation de la production fruitière a été faite au sol, par dénombrement du nombre d'espèces fructifiant et du nombre de sites de fructification par 100 m, sur un layon de 6 km, large de 80 cm environ. Ce layon était constitué de 8 tronçons parallèles de 700 à 800 m de long, espacés de 100 m les uns des autres et sillonnant la zone commune à l'étude des consommateurs frugivores. Il était parcouru tous les 15 jours et nettoyé ; les données bi-mensuelles ont ensuite été sommées et analysées mensuellement.

Trois catégories de fruits ont été retenues : fruits avortés ou immatures, fruits mûrs et fruits avancés. L'analyse des données n'a ensuite pris en compte que les fruits mûrs, la considération des fruits immatures et avortés tendant à masquer la périodicité de la fructification. La prise en compte des fruits avancés nous a également paru présenter plusieurs biais dans la mesure où ils pouvaient avoir été transportés par des animaux entre deux relevés ou être tombés tardivement d'un pied porteur. Malgré ces précautions, la méthode des relevés au sol présente différents biais qui tendent le plus souvent à allonger artificiellement la période de production de fruits ; c'est le cas pour les espèces dont ceux-ci ne changent pas de couleur à leur maturité et pour lesquels la distinction entre fruit immature et fruit mûr est quelque peu subjective, ainsi que pour les espèces dont les fruits (cas de diverses gousses notamment) peuvent rester dans l'arbre longtemps après la maturité des graines.

Pour permettre des comparaisons entre catégories de fruits et entre nos résultats et ceux de travaux antérieurs (notamment Sabatier, 1983, 1985), nous avons quantifié la distribution temporelle du nombre d'espèces fructifiant au cours de l'année par une mesure de l'équitabilité, dérivée de l'indice de diversité de Shannon. Toutefois, une réflexion sur la valeur de cet indice (cf. annexe méthodologique) nous a conduit à le considérer comme largement inapproprié à l'étude des distributions temporelles, dans la mesure où sa valeur varie, pour une catégorie d'espèces donnée, avec le nombre d'espèces pris en compte.

A cette difficulté s'ajoute le fait que les données ne peuvent être considérées comme indépendantes au niveau temporel puisque un même site de fructification peut être compté plusieurs fois lors des relevés successifs si la durée de production de fruits mûrs est supérieure à l'intervalle entre deux

relevés. Il n'est donc pas possible d'estimer correctement la variance de la mesure et donc de tester les différences entre indices, comme le permettrait le test de Hutcheson.

Ajoutons que si l'indice est calculé non plus sur le nombre d'espèces mais sur le nombre de sites de fructification, le problème de non-indépendance des données est accentué dans la mesure où une espèce abondante influe plus dans le résultat global qu'une espèce rare.

C'est pourquoi, l'indice de diversité n'a été calculé que sur le nombre d'espèces et les valeurs obtenues ne peuvent être considérées, au mieux, que comme des tendances.

L'analyse des modes de fructification a été réalisée en fonction de trois paramètres différents :

— Le type biologique des porteurs : arbustes et petits arbres (< 15 m) ; arbres moyens (15-30 m) ; grands arbres (> 30 m) et lianes.

— Le type morphologique des fruits et leur mode de dissémination : fruits zoochores ; fruits anémochores, autres types. Au sein des fruits zoochores, nous avons considéré trois catégories : les fruits pulpeux à coloration vive ; les fruits pulpeux à coloration terne ; les fruits à graines arillées, également de coloration vive. Les espèces anémochores possèdent des fruits ou des graines à structure ailée ou plumeuse. Les autres espèces regroupent essentiellement des fruits secs de type gousse ou capsule, dépourvus de tissu charnu ou pulpeux et de structure ailée. Leur mode de dispersion peut être autochore ou inconnu : nous les appelons autochores ; pour certaines espèces, les animaux contribuent parfois de façon occasionnelle à leur dispersion (Gautier-Hion *et al.*, 1985).

— Le poids des unités de dissémination : il s'agit soit du poids de la graine, soit de celui du noyau. 70 espèces ont été pesées ; trois catégories ont été retenues : poids inférieur à 1 g, poids compris entre 1 et 5 g et poids supérieur à 5 g.

A cette étude globale de la saisonnalité de la fructification, nous avons associé le suivi phénologique de 109 individus porteurs, appartenant à 13 espèces zoochores, connues comme particulièrement importantes pour la communauté de vertébrés frugivores. Ce suivi a été assuré sur deux années consécutives (1981 et 1982), à l'exception des mois d'octobre et novembre 1981.

## RESULTATS

### I. — FRUCTIFICATION ANNUELLE

#### 1. *Fructification de l'ensemble des espèces*

Au cours de l'année d'étude, les fruits mûrs de 175 espèces ont été récoltés sur le layon de 6 km. S'y ajoute un certain nombre d'espèces restées indéterminées qui ne représentent que 2 % des sites de fructification. Au total, 1 594 sites de fructification ont été relevés, soit une moyenne de 2,21 sites par 100 m et par mois.

#### 2. *Fructification selon le type biologique des porteurs*

Le type de porteur a été déterminé pour 122 espèces représentant 82 % des sites de fructification. Les plantes herbacées et les épiphytes n'ont pas été retenues, car elles sont peu représentées dans l'échantillon.

TABLEAU I

*Abondance relative de la fructification en nombre d'espèces et de sites de fructification, selon le type biologique des porteurs et équitabilité des distributions mensuelles en terme de nombre d'espèces.*

Type biologique n = 122	Arbustes, petits arbres	Arbres moyens	Arbres grands	Lianes
% espèces fructifiant	29,5	27,0	17,2	26,3
Équitabilité (nb. espèces)	0,988	0,965	0,995	0,923
% sites de fructification	13,2	40,0	10,6	36,2

En nombre d'espèces fructifiant, les arbustes et les petits arbres, les arbres moyens et les lianes sont également représentés, tandis que les grands arbres le sont moins (Tableau I). Par contre, les arbres moyens et les lianes rendent compte à eux seuls de plus de 75 % des sites de fructification. Les espèces appartenant aux grands arbres n'en représentent que 10,6 %. Notons qu'en raison du mode de collecte, les fruits des petits arbustes sont sous-représentés.

### 3. Fructification selon le type morphologique des fruits

Les fruits zoochores représentent 67,5 % des espèces fructifiant (Tableau II), tandis que 12 % des espèces sont anémochores et 20,5 % sont autochores. Malgré leur faible représentation spécifique, les espèces anémochores rendent compte du tiers des sites de fructification, en raison de l'existence de quelques espèces abondantes et/ou grégaires, considérées comme des espèces majeures de cette forêt (ex. : *Neuropeltis acuminata*, Caballé, *com. pers.*).

TABLEAU II

*Abondance relative de la fructification en nombre d'espèces et de sites de fructification, selon le type morphologique du fruit et le mode de dispersion des graines ; équitabilité des distributions mensuelles en terme de nombre d'espèces.*

Type morphologique n = 157	Espèces zoochores				Espèces anémochores	Espèces autochores
	Tous	P. colorés	Arilles	P. ternes		
% espèces fructifiant	67,5	40,0	18,0	9,5	12,0	20,5
Équitabilité	0,989	0,982	0,964	0,962	0,978	0,986
% sites de fructification	44,0	25,0	9,0	10,0	32,0	24,0

Parmi les fruits zoochores, les fruits pulpeux de couleur vive représentent la majorité des espèces et des sites de fructification (Tableau II). Bien que peu représentés au niveau spécifique, les fruits pulpeux de couleur terne rendent compte de 23 % des sites de fructification des espèces zoochores, en raison notamment d'une espèce dominante, *Panda oleosa*.

## II. — SAISONNALITE DE LA FRUCTIFICATION

### 1. Fructification de l'ensemble des espèces

La fructification de l'ensemble des espèces montre une variation saisonnière du nombre d'espèces fructifiant qui est encore plus prononcée pour le nombre de sites de fructification (Fig. 1). Le pic de production se situe en septembre avec 84 espèces en fruits et une moyenne de 4,2 sites de fructification par 100 m. Le minimum se situe en avril-mai, avec 2,5 fois moins d'espèces en fruits et 6,5 fois moins de sites de fructification. Cette allométrie dans l'évolution des deux courbes peut s'expliquer par des différences dans les densités relatives des espèces : dans cette perspective, les espèces les plus abondantes auraient globalement tendance à fructifier en fin d'année (Fig. 1) tandis que,

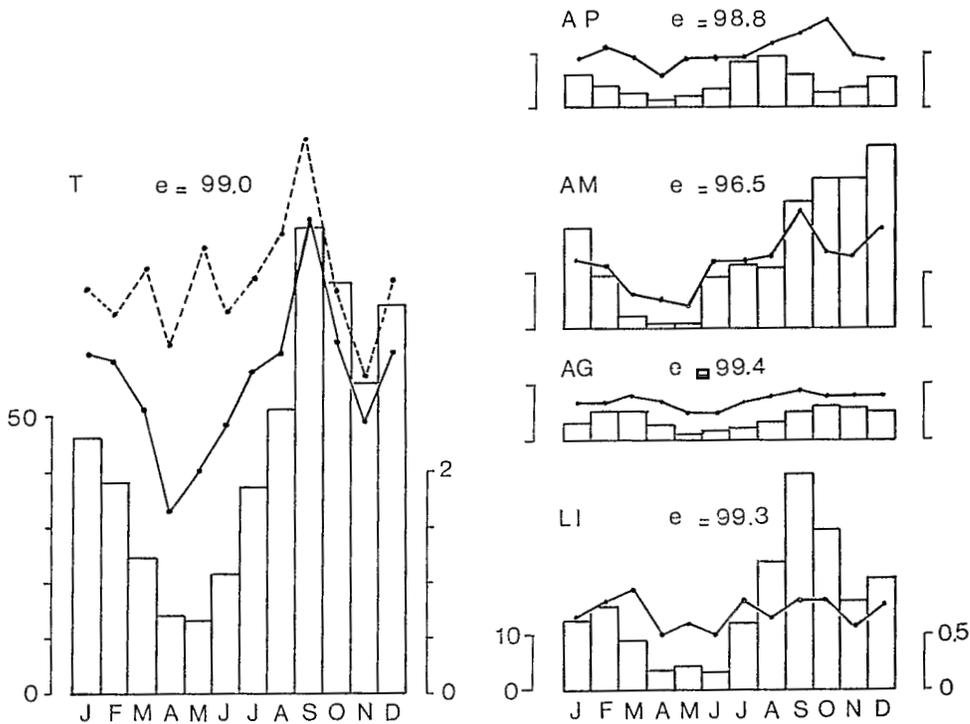


Figure 1. — Evolution mensuelle : a) du nombre de sites de fructification par 100 m (histogramme ; échelle à droite des graphiques) ; b) du nombre d'espèces fructifiant sur 6 km (courbes ; échelle à gauche des graphiques) ; en trait plein : fruits mûrs (N = 175) ; en trait discontinu : fruits mûrs, immatures et avancés (N = 191). T = total des espèces ; AP = arbustes et petits arbres ; AM = arbres moyens ; AG = grands arbres ; LI = lianes. L'équitabilité « e » est calculée sur le nombre d'espèces.

de mars à juillet, la fructification concernerait des espèces plus rares. Toutefois, cet élément densitaire n'est sans doute pas le seul à rendre compte de ce phénomène ; en effet pendant cette même période de mars à juillet, on observe une forte production de fruits immatures avortés, phénomène qui peut résulter des violentes tornades qui caractérisent les mois de mars et avril. Notons que la fructification accuse une deuxième baisse en novembre qui concerne surtout le nombre d'espèces.

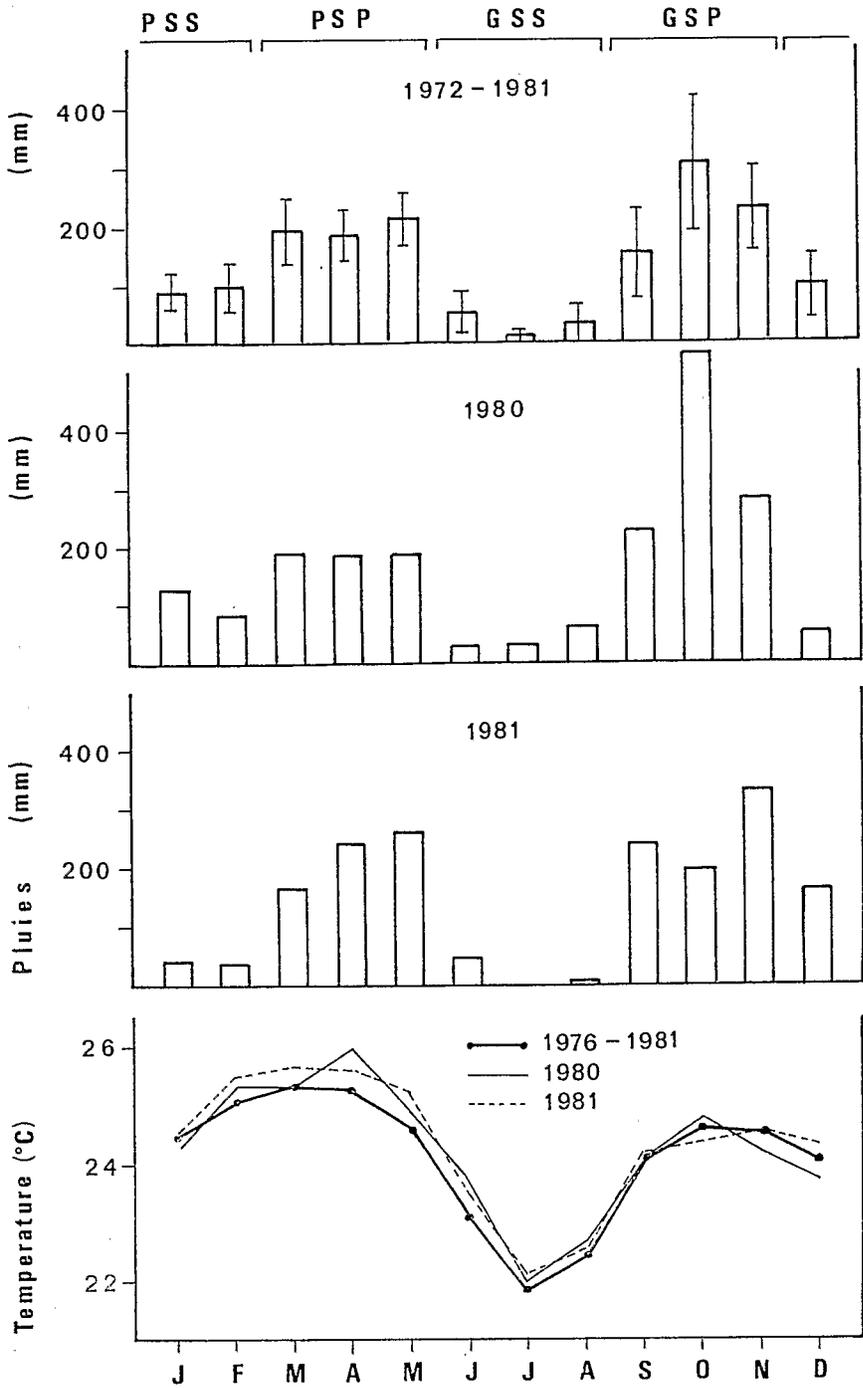


Figure 2. — Données climatiques pour la station de Makokou.

## 2. *Corrélation avec les précipitations*

La comparaison de l'évolution saisonnière de la fructification (Fig. 1) et des données climatiques (Fig. 2) montre que c'est en petite saison des pluies que s'amorce la baisse de fructification, tandis que la reprise a lieu en juillet, en l'absence de toute précipitation, pour atteindre un maximum au début de la saison des pluies et chuter à nouveau sensiblement pendant cette même saison.

En ce qui concerne la pluviométrie, l'année d'étude (1981) peut être considérée comme normale pour le total des pluies, mais la saisonnalité fut plus marquée que la moyenne en raison de la sévérité des saisons sèches (Fig. 2). Toutefois, l'année 1980 semble plus exceptionnelle : ce fut une année pluvieuse (1951,4 mm vs 1 621 mm en moyenne), caractérisée notamment par une grande saison des pluies très prononcée. Or les mois d'octobre et de novembre sont une période où la floraison est abondante (Hladik, 1978 ; Heckestweiler, *obs. pers.*) ; on peut donc concevoir que les fortes pluies d'octobre (520 mm) aient provoqué la chute ou l'avortement des fleurs de certaines espèces, ce qui pourrait rendre compte de la baisse importante de production de fruits en mars-avril de l'année suivante.

## 3. *Saisonnalité selon le type biologique des porteurs*

La saisonnalité du nombre d'espèces en fruits diffère sensiblement selon le type des porteurs. Les grands arbres et les lianes ont une saisonnalité peu marquée, les arbres moyens une saisonnalité plus prononcée, les petits arbres et arbustes semblant occuper une position intermédiaire (Tableau I).

Pour ces derniers, comme pour les arbres moyens, l'évolution du nombre d'espèces en fruits suit le mode général (Fig.1), tandis que le pic de septembre n'apparaît pas clairement chez les grands arbres, et que les fluctuations sont irrégulières toute l'année chez les lianes.

On note des différences importantes dans la saisonnalité du nombre de sites de fructification. Les arbres moyens et les lianes sont les plus saisonniers ; les premiers ont un maximum de production en grande saison des pluies et petite saison sèche tandis que chez les lianes, le pic est sensiblement plus précoce. Les petits arbres et arbustes fructifient nettement en grande saison sèche : cette fructification plus précoce en sous-bois est confirmée par une étude inédite réalisée par Duplantier et Emmons. Enfin, la production des grands arbres est un peu plus réduite en petite saison des pluies et grande saison sèche, mais leur saisonnalité est peu marquée.

Un décalage important existe entre l'évolution du nombre d'espèces fructifiant et celui du nombre de sites de fructification, notamment chez les arbres moyens et les lianes ; chez celles-ci, le nombre de sites de fructification fluctue d'un facteur 8 entre mai et août, tandis que celui du nombre d'espèces ne varie dans le même temps que d'un facteur 1,5.

## 4. *Saisonnalité selon le type morphologique des fruits et les modes de dissémination des graines*

Pour les trois modes de dispersion considérés, les courbes d'évolution annuelle du nombre d'espèces en fruits montrent un maximum en septembre et un minimum plus ou moins prononcé entre avril et juin (Fig. 3) ; l'ampleur de la saisonnalité diffère peu entre ces catégories (Tableau II).

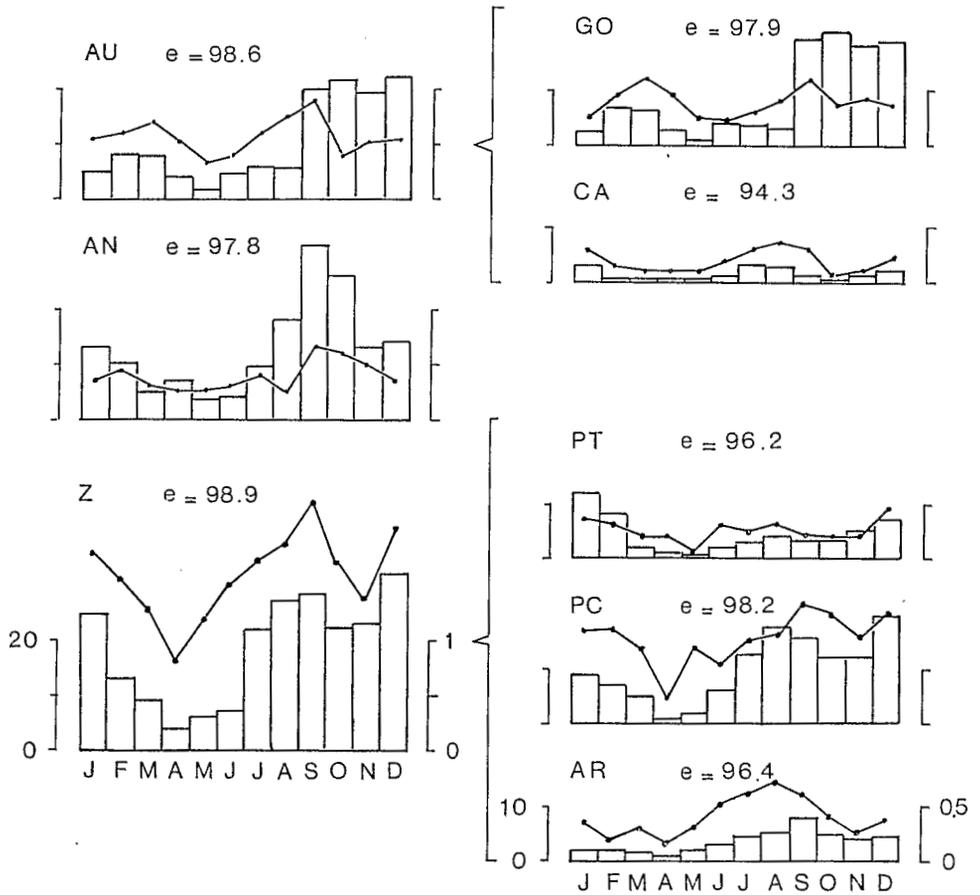


Figure 3. — Evolution mensuelle du nombre d'espèces fructifiant sur 6 km (fruits mûrs ; courbe ; échelle à gauche) et du nombre de sites de fructification sur 100 m (histogramme ; échelle à droite) selon le mode de dissémination des graines et le type de fruit. AU = autochores (N = 29) ; AN = anémochores (N = 18) ; Z = zoochores (N = 99) ; GO = gousses (N = 20) ; CA = capsules (N = 9) ; PT = pulpeux à coloration terne (N = 11) ; PC = pulpeux à coloration vive (N = 55) ; AR = arilles (N = 25).

La saisonnalité du nombre de sites de fructification est plus prononcée et les *patterns* diffèrent selon les modes de dispersion. Les espèces anémochores et autochores présentent un pic de production en septembre-octobre ou de septembre à décembre, précédé par un minimum en plateau sur le reste de l'année ; leur production n'est toutefois jamais nulle. Au contraire, les espèces zoochores, plus nombreuses, ont une fructification moyenne en plateau (juillet à janvier), interrompue par une diminution de durée limitée allant de février à juin (Fig. 3).

Au sein des trois types de fruits zoochores, l'amplitude de la saisonnalité en nombre d'espèces est du même ordre de grandeur (Tableau II), mais seuls les fruits pulpeux colorés, les plus nombreux, suivent le mode saisonnier de l'ensemble des espèces tandis que celles à graines arillées fructifient en abondance dès le début de la grande saison sèche et les fruits pulpeux ternes ont leur maximum en petite saison sèche.

Parmi les espèces autochlores, les fruits de type capsulaire ont deux pics de production centrés sur les deux saisons sèches, tandis que ceux de type gousse présentent deux pics en saisons des pluies pour le nombre d'espèces et un pic prononcé durant la seule grande saison des pluies pour le nombre de sites de fructification.

### 5. Fructification selon le poids des unités de dissémination

La saisonnalité en nombre d'espèces fructifiant est d'ampleur comparable pour les trois catégories, mais les *patterns* saisonniers diffèrent sensiblement (Fig. 4). Alors que les espèces à petites et moyennes unités de dissémination suivent le mode saisonnier de l'ensemble des espèces, celles à grosses unités ont une fructification maximale en petite saison sèche. En fait, ces résultats ne sont pas indépendants des précédents dans la mesure où les fruits pulpeux ternes possèdent le plus souvent quelques grosses graines protégées (Gautier-Hion *et al.*, 1985).

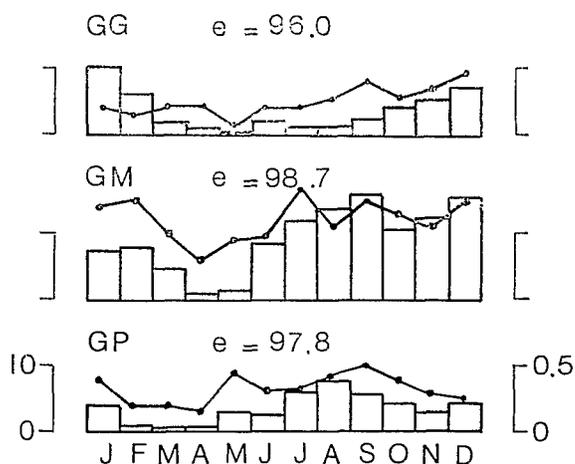


Figure 4. — Evolution mensuelle du nombre d'espèces fructifiant sur 6 km (courbe ; échelle à gauche) et du nombre de sites de fructification sur 100 m (histogramme ; échelle à droite), selon le poids des unités de dissémination. GG = grosses graines (N = 14) ; GM = graines moyennes (N = 33) ; GP = petites graines (N = 23).

## III. — ANALYSE DES MODES SPECIFIQUES DE FRUCTIFICATION

### 1. Espèces anémochores

Onze espèces représentant 95 % des sites de fructification des anémochores ont été analysées. La diversité des *patterns* spécifiques est importante ; on note soit une fructification à saisonnalité faible : c'est le cas chez une espèce abondante comme *Combretum bipendense*, soit une fructification bimodale (*Pycnobotrhia nitida*), soit plus généralement une fructification unimodale prononcée (autres espèces, Fig. 5).

Les maxima s'observent essentiellement en grande saison sèche et grande saison des pluies ; toutefois, certaines espèces produisent surtout en petite saison sèche (*Petersianthus macrocarpus*) ou en petite saison des pluies (*Pycnobotrhia nitida*).

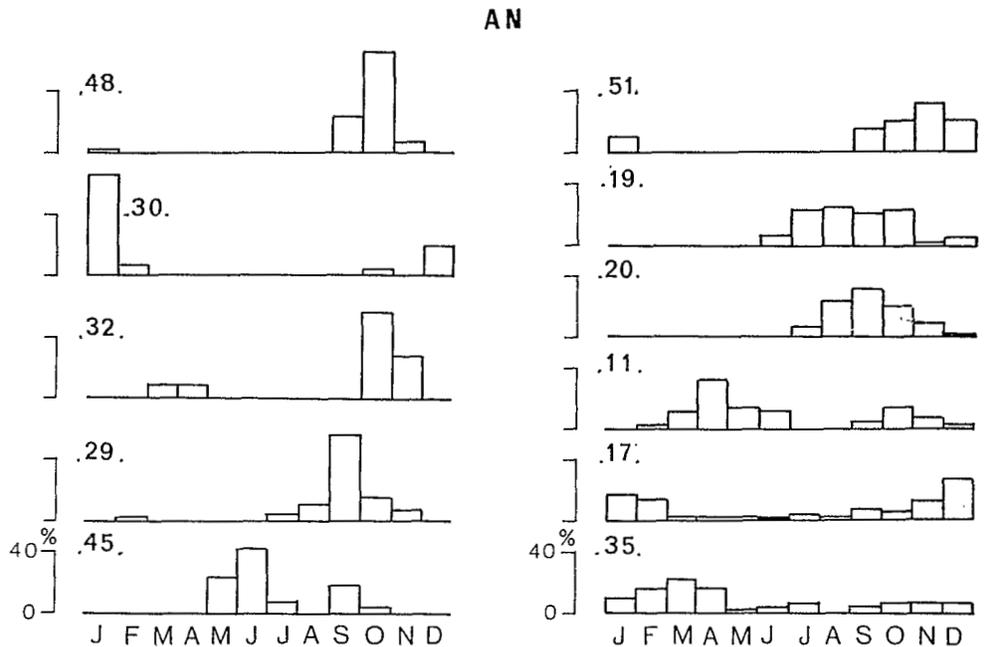


Figure 5. — Evolution mensuelle de la fréquence relative du nombre de sites de fructification sur 6 km pour les espèces anémochores (AN). Le numéro en haut et à gauche de chaque histogramme fait référence aux espèces dont la liste est donnée en appendice.

## 2. Espèces autochores

Parmi les fruits de type capsulaire, la fructification est soit très saisonnière et bimodale (4 espèces sur 6), soit étalée. Les pics s'observent surtout en saisons sèches (Fig. 6).

Les *patterns* sont plus variables pour les fruits de type gousse dont la fructification est souvent étalée, avec des maxima peu prononcés, se situant surtout en grande saison des pluies ou en petite saison sèche (Fig. 6).

## 3. Espèces zoochores

### a) Fruits pulpeux colorés

Chez les 18 espèces à fruits pulpeux colorés analysées (soit 80 % des sites de fructification de cette catégorie), on observe essentiellement deux *patterns* de fructification : soit une production très saisonnière avec des pics situés en grande saison des pluies et/ou en petite saison sèche ; soit plus rarement une production peu saisonnière, répartie sur une grande partie du cycle annuel (Fig. 7).

65 individus appartenant à 6 espèces zoochores à fruits pulpeux colorés ont été suivis pendant deux ans ; différents *patterns* sont mis en évidence (Fig. 8 ; seule la production de fruits mûrs est considérée).

— Fructification irrégulière et partiellement asynchrone

C'est le cas pour *Polyalthia suaveolens* (Annonaceae), arbre moyen à forte densité (52 arbres de Dbh supérieur à 5 cm, par hectare,  $n = 11$  hectares). 16 arbres sur les 20 suivis ont fructifié une année sur deux ( $n = 10$ ), ou chaque

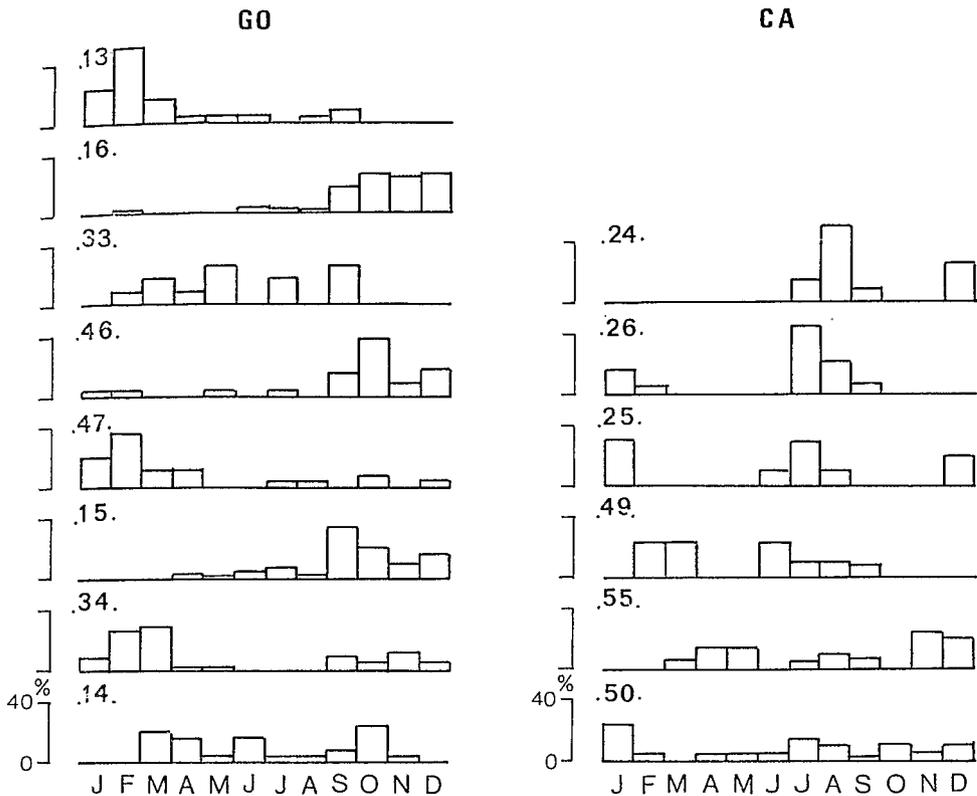


Figure 6. — Evolution mensuelle de la fréquence relative du nombre de sites de fructification sur 6 km pour les espèces autochores de type gousse (GO) et capsule (CA).  
Légende comme figure 5.

année ( $n = 6$ ), avec jusqu'à trois périodes de production de fruits mûrs par an pour un même individu. La synchronisation inter-individuelle fut faible ; néanmoins les deux saisons sèches furent les périodes de fructification maximale. En fait, l'observation montre que beaucoup de pieds peuvent être porteurs à la fois de boutons floraux, fleurs, fruits immatures et mûrs. Ces derniers, produits en petite quantité sur une période étalée, sont consommés très rapidement par divers oiseaux et singes.

*Cissus dinklagei* (Vitaceae) est une liane abondante dont 9 pieds sur 10 ont fructifié, soit une année sur deux ( $n = 5$ ), soit chaque année ( $n = 4$ ), à des périodes différentes couvrant les saisons sèches et humides. On a noté une synchronisation partielle entre certains individus.

— Fructification régulière et synchrone

*Ongokea gore* (Olacaceae) est un grand arbre, peu abondant. 5 pieds sur 9 ont fructifié, dont 4 selon un rythme bisannuel. La production fut centrée sur la fin de la grande saison des pluies, début de petite saison sèche, avec une forte synchronisation inter-individuelle.

Chez la liane *Hugonia platysepala* (Linaceae), on observa une fructification annuelle pour 5 pieds sur 9 et une fructification sur deux ans pour les quatre autres pieds. La synchronisation entre individus fut bonne et la production débuta régulièrement en grande saison sèche.

Pour la liane Apocynaceae (*Dictyophleba stipulosa*), 5 individus sur 10 ont fructifié, dont un seul chaque année. Il y eut synchronisation entre les pieds, la production se situant en petite saison sèche (1981) ou en petite saison des pluies (1982).

Seuls 2 pieds sur les 7 arbres de *Uapaca paludosa* (Euphorbiaceae) suivis ont donné des fruits mûrs et de manière synchrone. Le rythme de fructification de cette espèce paraît, de manière générale, dépasser deux ans.

b) Fruits colorés, à graines arillées

Cinq espèces sur les 7 représentées (soit 75 % des sites de fructification de la catégorie) eurent une saisonnalité marquée, avec une production en grande saison sèche et/ou en grande saison des pluies (Fig. 9). La fructification des deux espèces restantes au contraire fut peu saisonnière.

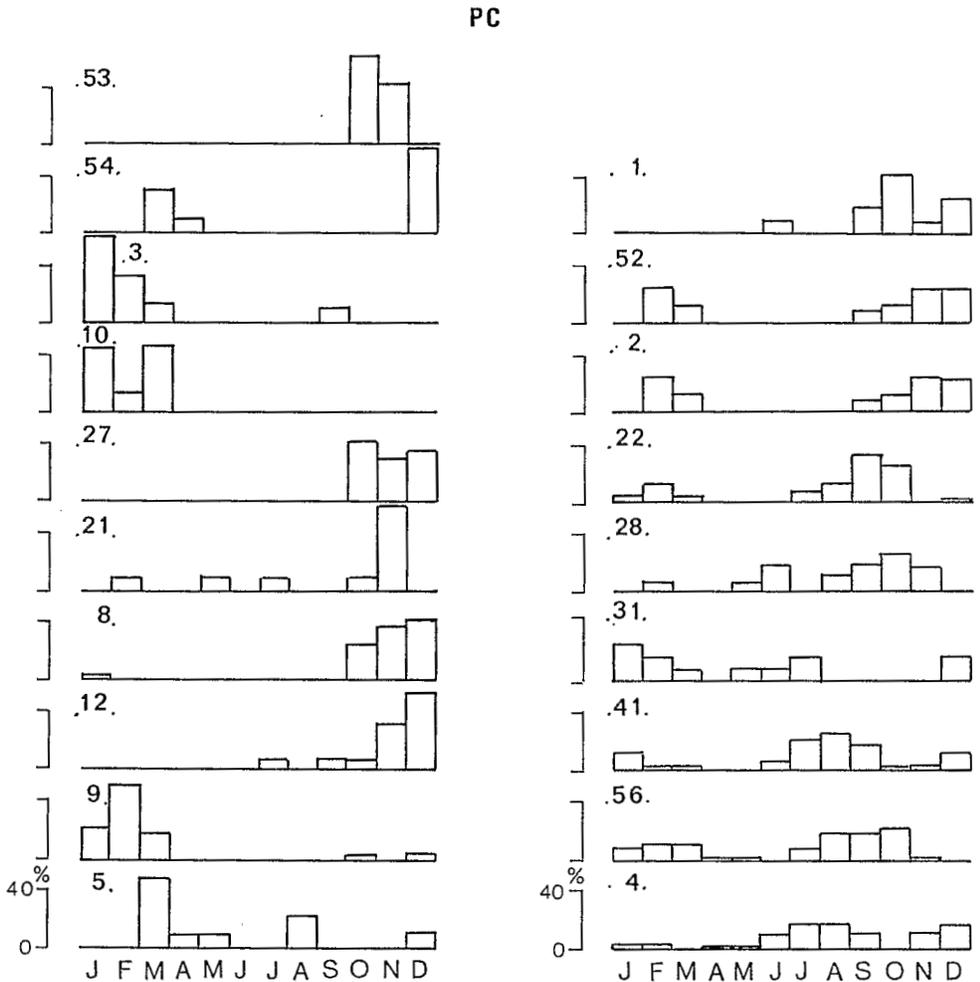
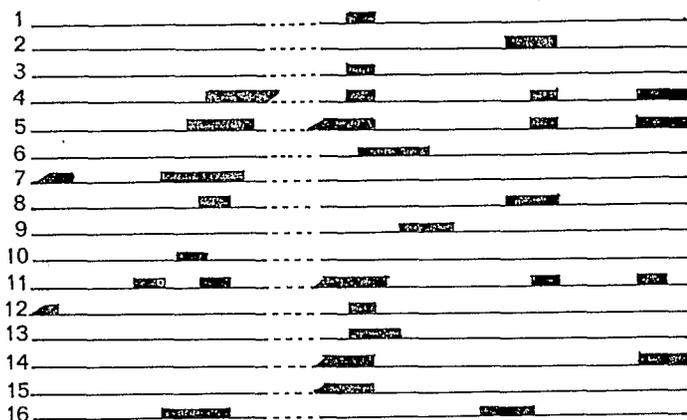


Figure 7. — Evolution mensuelle de la fréquence relative du nombre de sites de fructification sur 6 km pour les fruits zoochores pulpeux à coloration vive (PC).  
Légende comme figure 5.

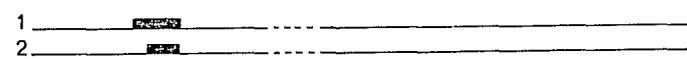
FRUITS A PULPE SUCCULENTE, COLORES

*Polyalthia suaveolens*

N = 20

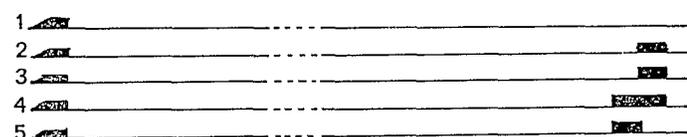


*Uapaca paludosa* N=7



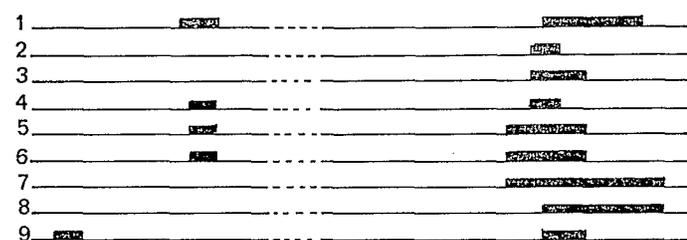
*Ongokea gore*

N = 9



*Hugonia platysepala*

N = 9



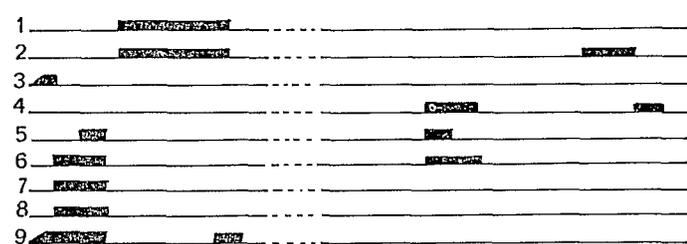
*Dictyophleba stipulosa*

N = 10



*Cissus dinklagei*

N = 10



1 9 8 1 | 1 9 8 2  
J F M A M J J A S O N D J F M A M J J A S O N D J

Figure 8. — Rythme de fructification pour différentes espèces de fruits zoochores à pulpe succulente, de coloration vive. Chaque ligne correspond à un individu ; les traits épais indiquent la présence de fruits mûrs dans l'arbre ou la liane.

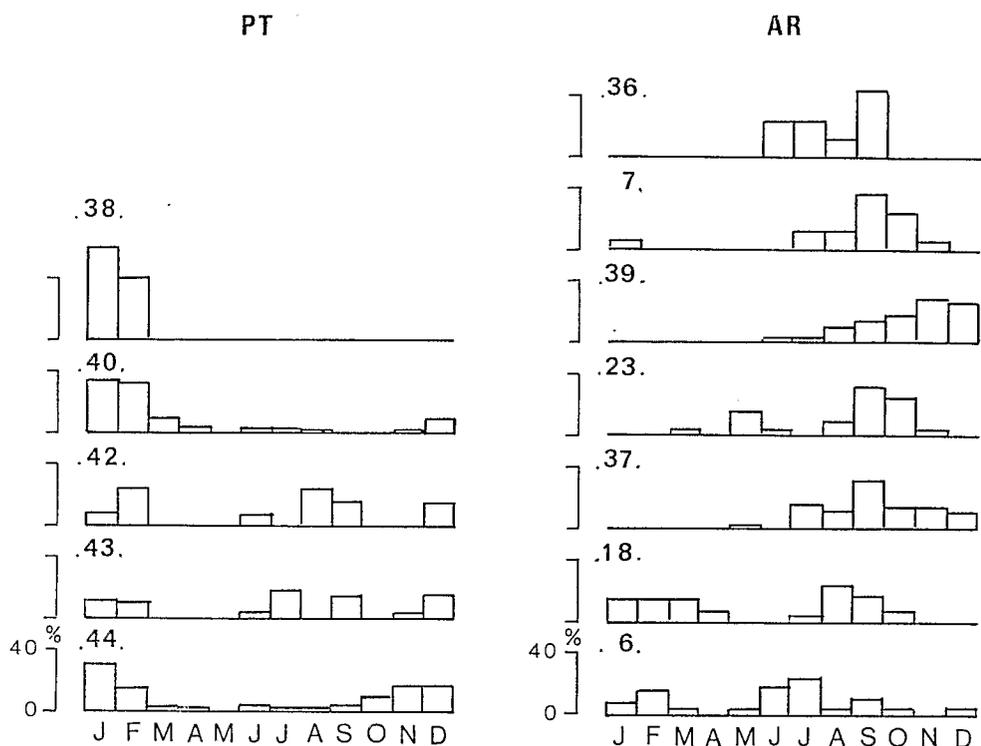


Figure 9. — Evolution mensuelle de la fréquence relative du nombre de sites de fructification sur 6 km pour les espèces à fruits pulpeux de coloration terne (PT) et à graines arillées (AR). Légende comme figure 5.

Le suivi individuel de 5 espèces illustre ces deux *patterns* (Fig. 10). La fructification fut saisonnière et régulière pour les trois espèces de Myristicaceae (*Coelocaryon preusii*, *Pycnanthus angolensis* et *Staudtia gabonensis*). Les périodes de production se chevauchèrent largement mais l'on nota une légère désynchronisation temporelle entre les espèces. La synchronisation intra-spécifique fut étroite.

Au contraire, la fructification fut étalée et irrégulière, sans synchronisation intraspécifique, chez *Xylopia aethiopica* et *X. hypolampra* (Annonaceae). Tous les individus suivis fructifièrent chaque année.

### c) Fruits pulpeux ternes

Parmi les 5 espèces représentées (soit 81 % des points de collecte de la catégorie), dont trois appartiennent à la famille des Olacaceae, deux montrèrent une saisonnalité bi-modale avec un pic dans chacune des saisons sèches ; les trois autres ont eu un seul pic de production en petite saison sèche (Fig. 9).

Les individus de deux espèces ont été suivis (Fig. 10). *Coula edulis* (Olacaceae) est un arbre de taille moyenne, abondant : 6 individus sur 10 ont fructifié chaque année, à la même période et de façon hautement synchrone. *Panda oleosa* (Pandaceae) est un arbre moyen ou grand, très abondant (4,4 individus femelles/ha,  $n = 11$  ha). 6 individus sur les 10 (femelles) suivis ont fructifié chaque année, à la même période, de façon synchrone ; par ailleurs, 5 pieds ont

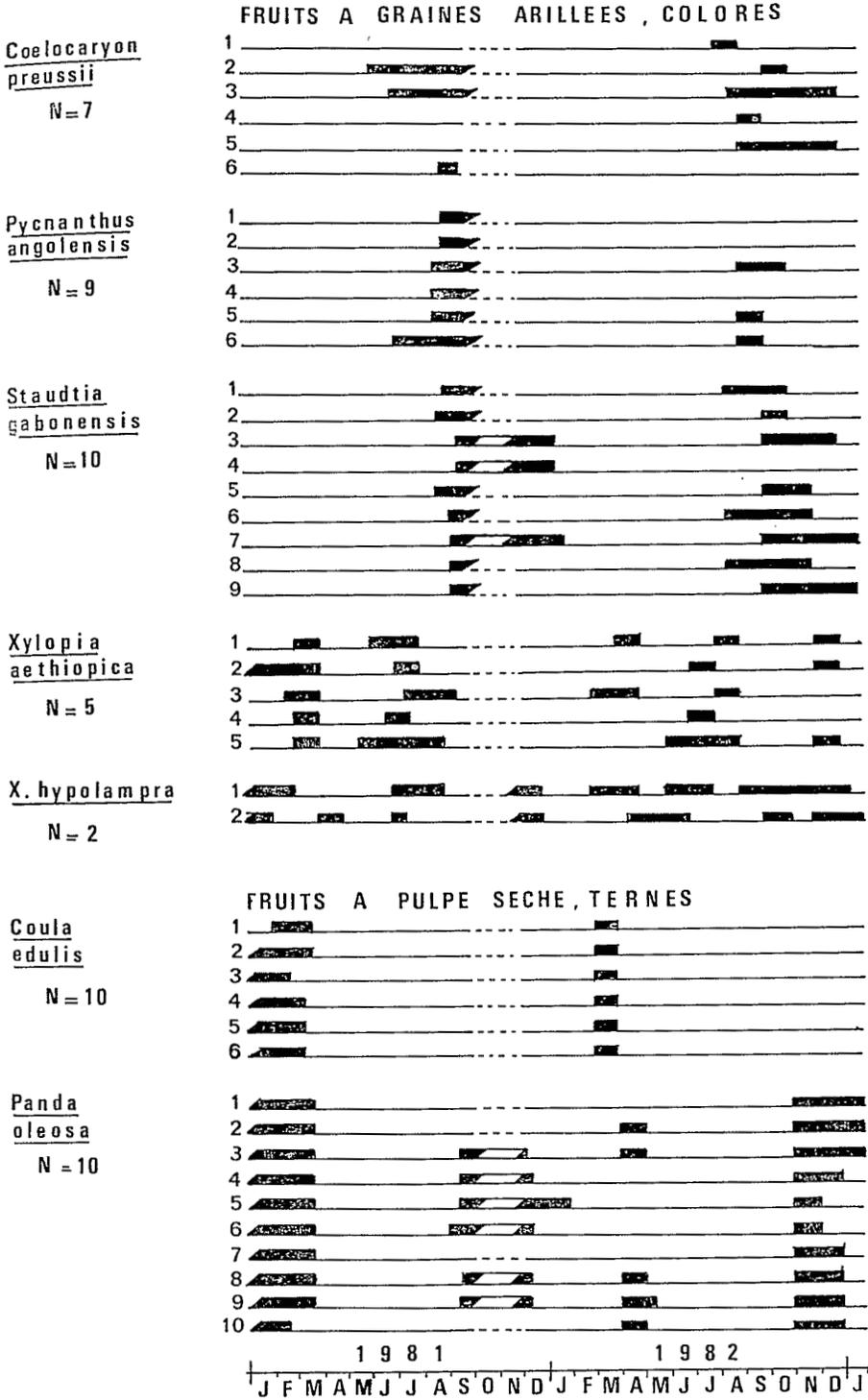


Figure 10. — Rythme de fructification pour différentes espèces de fruits zoochores à graines arillées ou à pulpe sèche. Légende comme figure 8.

présenté une courte période de production supplémentaire en avril 1982, de manière également synchrone.

Ainsi, au sein des fruits zoochores, l'examen de ces cas d'espèces met en lumière la diversité des *patterns* ; on trouve des rythmes de fructification annuels, bisannuels ou plus, une saisonnalité régulière ou irrégulière ou une absence de saisonnalité, enfin une synchronisation ou une désynchronisation intraspécifique. Les plus grandes parentés s'observent entre espèces de la même famille, comme c'est le cas par exemple entre *Polyalthia suaveolens* (fruit pulpeux), *Xylopia aethiopica* et *X. hypolampra* (fruits déhiscent à graines arillées), trois espèces de la famille des Annonaceae (fig. 8 et 10), ou encore deux Olacaceae : *Ongokea gore* (fruit pulpeux coloré) et *Coula edulis* (fruit pulpeux terne, Fig. 8 et 10). Il en est de même des trois Myristicaceae.

## DISCUSSION ET COMPARAISON

### 1. Saisonnalité de la fructification et climat

#### — Au Gabon

Divers écologistes ont tenté des analyses de la fructification dans la région de Makokou. Charles-Dominique (1971) a compté le nombre d'arbres en fruits sur un itinéraire de 3 km pendant 9 mois (mars à novembre). Malgré des fluctuations irrégulières, les résultats semblent montrer un minimum de fructification en fin de grande saison sèche.

Dubost (*in* Gautier-Hion, 1980) a fait collecter au sol, chaque mois, tous les fruits sur un parcours de 2 km, de juillet 1975 à juin 1976 : il trouve un minimum d'espèces en fruits en grande saison sèche et un maximum en grande saison des pluies et petite saison des pluies. Emmons (1981) a fait le même type de relevé sur 10 km pendant deux cycles annuels (1973-1974). Les résultats diffèrent d'une année à l'autre mais la moyenne des deux années fait toutefois apparaître un maximum d'espèces fructifiant d'octobre à décembre.

Feer et Heckestweiler (*inédit*) ont poursuivi le relevé au sol sur les 6 km de layon utilisés dans la présente étude, de juillet 1982 à février 1983 et de janvier à juillet 1984. Leurs données montrent un pic de production en grande saison des pluies et petite saison sèche, et une baisse de production s'amorçant en petite saison des pluies et atteignant un minimum en grande saison sèche.

L'addition de ces données, tout en mettant en évidence l'amplitude des variations inter-annuelles, fait apparaître un pic de fructification d'octobre à février et un minimum en juin-juillet (Fig. 11).

Ces résultats sont confirmés indirectement par divers travaux sur la consommation de fruits. Ainsi le Singe *Miopithecus talapoin* consomme deux fois moins d'espèces de fruits en grande saison sèche (Gautier-Hion, 1971) ; de même la frugivorie moyenne de trois espèces de *Cercopithecus* est minimale en grande saison sèche ainsi que le nombre d'espèces consommées chaque jour (Gautier-Hion, 1980). Enfin, Gautier-Hion *et al.* (1981), en relevant chaque semaine sur 6 hectares, tous les pieds porteurs de fruits mûrs, pour un lot d'espèces consommées par *Cercopithecus cephus*, montrent que la production en fruits est plus faible en grande saison sèche qu'en grande saison des pluies.

La grande saison sèche pendant laquelle l'ensoleillement est réduit apparaît donc au Gabon comme une période préférentielle de moindre production en fruits mûrs, tandis que les maxima s'observent en grande saison des pluies et en petite saison sèche.

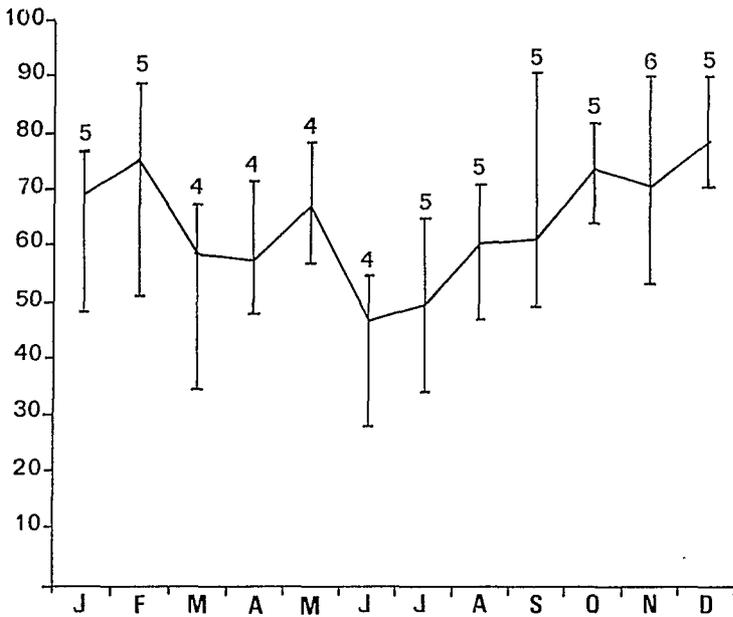


Figure 11. — Rythme saisonnier moyen de la fructification (en terme de nombre d'espèces fructifiant; courbe) et variations interannuelles extrêmes (traits verticaux) sur le site de Makokou (les chiffres au-dessus des traits verticaux indiquent le nombre d'années d'observation; voir texte).

Notre étude ne correspond pas totalement à ce schéma moyen puisque la baisse de fructification en nombre d'espèces et nombre de sites s'y amorce plus précocément pour atteindre un minimum en avril-mai, tandis que la reprise est également plus précoce et commence dès la grande saison sèche.

Ceci semble pouvoir résulter d'un déficit de la floraison en 1980 durant la période favorable d'octobre-novembre, en raison peut-être des trop fortes pluies. Plusieurs arguments soutiennent cette hypothèse. Heckestweiler (*inédit*) a noté en effet un pic inhabituel de floraison en mars-avril qui pourrait compenser le déficit d'octobre et rendrait compte de la reprise précoce de la fructification en juillet. Plusieurs anomalies relevées au niveau spécifique vont dans ce sens. Ainsi deux espèces abondantes, *Heisteria parvifolia* (Olacaceae) et *Santaria trimera* (Burseraceae), connues comme fructifiant abondamment en petite saison sèche, ont eu une fructification réduite ou nulle en début 1981. *H. parvifolia* a, par contre, produit abondamment et de façon inhabituelle en grande saison sèche, tandis que quelques pieds de *S. trimera* ont fructifié dès juillet, la fructification devenant importante dès octobre.

Soulignons que d'importantes anomalies ont été également observées dans la saisonnalité de la reproduction de certains oiseaux (Erard, *com. pers.*), de rongeurs (Duplantier, 1982), et de singes (Sourd, *com. pers.*), avec notamment des naissances inhabituelles en grande saison sèche, venant compenser un faible taux de reproduction en petite saison sèche.

#### — En forêt tropicale humide

Sabatier (1983), dans une revue exhaustive réalisée sur la saisonnalité de la végétation en forêts tropicales humide et sèche, montre la quasi-impossibilité

de généraliser en raison tant de la diversité des méthodes que des résultats. Un certain nombre de travaux tendrait cependant à montrer qu'en forêt tropicale sèche, la fructification est maximale en saison sèche, alors qu'en forêt tropicale humide, elle l'est en saison des pluies.

Mais les exceptions sont nombreuses. La plus pertinente pour notre étude a trait à la fructification en forêt tropicale humide de Taï en Côte-d'Ivoire (Alexandre, 1980). Cette forêt présente un aspect assez comparable à celui de la forêt de Makokou, beaucoup d'essences y sont communes et deux saisons sèches alternent avec deux saisons des pluies, avec une pluviométrie totale comparable dans les deux stations. Or Alexandre a noté un pic de fructification en grande saison sèche. Toutefois, ceci peut résulter de la forte représentation des petits arbres et arbustes dans l'échantillon analysé.

En forêt tropicale humide guyanaise par contre, bien que la pluviométrie soit nettement supérieure à celle de Makokou et qu'il n'existe qu'une seule saison sèche, la fructification est maximale pendant les pluies (Sabatier, 1983).

Les calculs d'équitabilité tendraient cependant à montrer que la saisonnalité serait d'amplitude plus faible au Gabon ( $e = 99,0$ ), moyenne en Guyane ( $e = 95,9$ ) et plus marquée en Côte-d'Ivoire ( $e = 91,3$ ).

En comparant un grand nombre de sites, Sabatier (1983) a recherché des corrélations entre saisonnalité de la pluviométrie et de la fructification. Dans cette classification, Makokou apparaît comme une localité où la saisonnalité de la pluviométrie est moyenne, et celle de la fructification faible. Or une telle corrélation n'est observée par Sabatier que pour des forêts de transition, notamment les forêts de montagne.

La pluviométrie totale de Makokou est effectivement plus comparable à celle de forêts tropicales de montagne ou de forêts semi-décidues (ex. : 1 620 mm à Makokou ; 1 538 mm et 1 928 mm au Costa Rica, Daubenmire, 1972 ; Frankie *et al.*, 1974) qu'à celle de forêts humides de plaine (3 238 mm en Guyane, Sabatier, 1985). Malgré cette pluviométrie relativement faible, la forêt de Makokou reste sempervirente en raison notamment de l'absence d'ensoleillement en grande saison sèche, conduisant à une faible évaporation, et à une faible amplitude thermique annuelle ( $3^\circ$ ). Le rôle tampon joué par le vaste bloc forestier congolais dans lequel s'insère la forêt de Makokou, contribue sans doute à renforcer cet aspect « tempéré » du climat de la région.

## 2. Fructification selon le type biologique

Au Gabon, les arbres moyens diffèrent des autres types de porteurs par une saisonnalité plus marquée, tandis que les grands arbres fructifient de façon plus régulière. Les petits arbres sont également peu saisonniers et le nombre d'espèces de lianes en fruits fluctue toute l'année selon une courbe en dents de scie. Sabatier (1983) note, quant à lui, une saisonnalité croissante de la fructification avec la taille de l'arbre mais l'examen des équitabilités données par l'auteur montre qu'elles sont du même ordre de grandeur, tout en faisant apparaître pendant la seconde année d'étude, une saisonnalité plus grande des arbres moyens. Les résultats d'Alexandre (1980) pour la forêt de Taï vont dans le même sens.

En outre, en Guyane comme au Gabon, la fructification des lianes est irrégulière et les petits arbres sont peu saisonniers ; dans les deux sites également, les différents types de porteurs ont des pics de production synchrones en ce qui concerne le nombre d'espèces. Cette synchronisation ne se retrouve pas au

Gabon lorsque l'on considère le nombre de sites de fructification, ce qui peut être dû à un décalage de fructification de quelques espèces abondantes dans certaines catégories de porteurs (lianes notamment). On ne peut cependant exclure que l'allométrie rencontrée entre l'évolution des courbes du nombre d'espèces et du nombre de sites de fructification résulte, pour partie, d'un raccourcissement du délai de maturation des fruits chez certains individus au fur et à mesure que l'on approche de la période favorable. Ce phénomène a été clairement mis en évidence par Sabatier (1985) pour la forêt guyanaise.

### 3. *Fructification et modes de dissémination*

Au Gabon comme en Guyane, les maxima du nombre d'espèces fructifiant sont globalement synchrones, quel que soit le mode de dissémination des espèces. En Côte-d'Ivoire par contre, Alexandre (1980) note une désynchronisation temporelle, les espèces autochores fructifiant les premières, suivies des zoochores puis des anémochores. Une désynchronisation extrême a, en outre, été observée en forêt secondaire de Guyane (Charles-Dominique *et al.*, 1981), où les espèces zoochores fructifient en saison des pluies et les anémochores en saison sèche.

Au Gabon, l'amplitude de la saisonnalité de la fructification est sensiblement la même pour les trois modes de dissémination envisagés et, contrairement à ce qui se passe en Guyane et en Côte-d'Ivoire, les anémochores et les autochores produisent toute l'année. Toutefois, dans ces pays, le petit nombre d'espèces en cause suffit à expliquer en partie la discontinuité de la production et ne permet pas d'utiliser les calculs d'équitabilité.

On n'observe pas non plus, au Gabon, de différences évidentes de l'amplitude de la saisonnalité de la fructification selon le type morphologique des fruits ni la taille des unités de dissémination pour les espèces zoochores. Par contre, les pics de production ne sont pas synchrones puisque les fruits pulpeux de coloration terne et à grosses graines ont leur maximum de production décalé de plusieurs mois par rapport à l'ensemble des espèces. Sabatier (1983) fait état d'une saisonnalité croissante lorsque l'on passe de fruits pulpeux à coloration vive (classes V et VII) aux fruits à graines arillées (classe III) et aux fruits pulpeux à coloration terne (classe VI et X). Mais ses calculs d'équitabilité reposent sur de trop petits échantillons pour que les différences soient significatives. Par contre, une légère tendance à une plus grande saisonnalité des espèces à grosses unités de dissémination fut observée par Sabatier (1985) mais, contrairement à ce que l'on observe au Gabon, les pics de production sont les mêmes quelle que soit la taille des graines.

## CONCLUSION GENERALE :

### COADAPTATION FRUCTIFICATION-FRUGIVORIE ?

L'ensemble des points abordés ci-dessus tend à montrer que :

1. — Comme dans la majorité des forêts tropicales étudiées, il existe dans la forêt tropicale humide de basse altitude de Makokou, une saisonnalité de la fructification : la grande saison des pluies et, dans une moindre mesure, la petite saison sèche (septembre à janvier) apparaissent comme des périodes de plus grande abondance, la grande saison sèche et éventuellement la petite saison des pluies (avril à août) pouvant constituer des périodes critiques.

2. — A Makokou, il existe des différences de l'amplitude de la saisonnalité de la fructification selon le type biologique du porteur, tandis qu'on ne note pas de différence marquée selon le mode de dissémination des graines, ni selon le type morphologique du fruit.

3. — Les pics de production se situent aux mêmes périodes quelque soit le type de dissémination des graines, mais peuvent varier selon le type biologique du porteur et surtout selon le type morphologique des fruits (déhiscent vs indéhiscent, pulpeux terne vs pulpeux coloré).

4. — Les modalités de fructification des espèces sont tout aussi variées quel que soit le mode de dissémination des graines. Dans les trois modes, on trouve des espèces peu saisonnières et des espèces très saisonnières, à rythme annuel ou supra-annuel, uni-modal ou bi-modal.

Compte-tenu de ces résultats, il paraît difficile d'invoquer l'influence des agents disperseurs ou prédateurs de graines pour rendre compte des *patterns* de fructification des espèces zoochores ; globalement, ces dernières seraient sensibles aux mêmes facteurs abiotiques, et notamment aux facteurs macroclimatiques, que les anémochores et les autochores.

Par contre, le fait que l'amplitude et les *patterns* de la saisonnalité diffèrent selon que l'on s'adresse aux lianes ou aux différents ligneux érigés tend à faire appel à l'existence de contraintes microclimatiques (ensoleillement, température, hygrométrie notamment) différentes selon la taille et l'architecture du porteur. Notons également que l'importance du marcottage et du clonage comme modes de reproduction des lianes (Caballé, 1984) peut expliquer leur « indifférence » à l'égard des consommateurs disperseurs. Par ailleurs, le fait que les fruits déhiscent, pourvus ou non d'arilles, aient leur pic de production en saison sèche tandis que les fruits pulpeux colorés, à forte teneur en eau (Sourd et Gautier-Hion, 1985) l'ont en saison des pluies, et les fruits pulpeux ternes à plus faible teneur en eau en petite saison sèche, permet d'avancer que les besoins en eau nécessaires à la maturation des fruits constituent un facteur contraignant de la fructification.

Enfin, les similitudes mises en évidence dans la fructification d'espèces appartenant à la même famille montrent qu'il convient sans doute parfois de faire appel à des contraintes phylogénétiques.

Certes au sein des espèces zoochores, les plus nombreuses, la multiplicité des *patterns* de production de graines est telle qu'il est possible, en choisissant adéquatement quelques espèces, de rendre compte des phénomènes décrits par d'autres auteurs, dans le cadre conceptuel d'une coadaptation entre fructification et frugivorie. Toutefois il semble bien le plus souvent que d'autres explications soient tout aussi plausibles.

1. — Minimiser la compétition pour les disperseurs en évitant un surplus de graines à un moment donné (Snow, 1965 ; Smythe, 1970 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981).

Cette hypothèse ne prend généralement en compte que les fruits à petites graines. Dans notre échantillon, on trouve un tel *pattern* d'étalement de la production grainière chez *Xylopia aethiopica* ou *X. hypolampra* par exemple, dont les graines arillées sont recherchées par un vaste cortège de consommateurs, oiseaux et singes notamment, ou encore chez une espèce abondante comme *Polyalthia suaveolens* aux fruits pulpeux, également très prisés par les vertébrés frugivores (Fig. 8 et 10). Mais ces trois espèces appartiennent à la même famille.

Par ailleurs, un même étalement de la fructification s'observe, par exemple, chez deux espèces à fruits capsulaires dont les petites graines sont dépourvues d'arilles et qui subissent une forte prédation par les petits rongeurs (*Paropsia grewoides* et *Rinorea* sp., Fig. 6) et même chez des espèces anémochores (Fig. 5).

2. Minimiser la compétition pour les disperseurs en décalant temporellement la fructification de différentes espèces ; ce phénomène de relais inter-spécifique a été décrit au sein de quelques familles (Melastomaceae, Snow, 1966 et Hilty, 1980 ; Chrysobalanaceae, Sabatier, 1985).

On peut considérer qu'un tel phénomène rend compte de la légère désynchronisation entre les pics de production de fruits des trois espèces de Myristicaceae à fruits capsulaires contenant une grosse graine dont les arilles sont très prisées par de nombreux oiseaux et mammifères (Gautier-Hion *et al.*, 1985, Fig. 9). Cette désynchronisation semble un phénomène régulier puisqu'il a été observé d'autres années (Gautier-Hion *et al.*, 1981).

Toutefois, l'hypothèse la plus simple est que de tels relais entre genres voisins d'une même famille relèvent d'affinités phylogénétiques. D'ailleurs la valeur adaptative d'une telle désynchronisation n'apparaît pas clairement. Chez les trois Myristicaceae citées, la production de fruits reste largement superposée. La compétition entre consommateurs, très forte lorsque les premiers pieds produisent, diminue rapidement et l'on a pu montrer chez les cercopitèques notamment (Gautier-Hion *et al.*, 1981 ; Sourd, 1983) que l'appétence pour les arilles diminue au fur et à mesure que la saison s'avance et devient faible lorsque de nombreuses espèces à fruits pulpeux fructifient en grande saison des pluies. De ce fait, alors que *Coelocaryon preusii* est largement consommé, *Pycnanthus angolensis* l'est beaucoup moins et *Staudtia gabonensis* n'est qu'occasionnellement prélevé. Un phénomène assez comparable s'observe pour les gros oiseaux frugivores, notamment chez les calaos.

Des phénomènes de relais entre fruits sucrés et fruits gras ont par ailleurs été signalés par Charles-Dominique *et al.* (1981). Au Gabon, les fruits à graines arillées, riches en lipides et protides (Sourd et Gautier-Hion, 1985) ont un maximum de production en grande saison sèche, soit plus précocement que les fruits succulents à pulpe riche en sucres. Mais la majorité de ces fruits sont déhiscent ; or un maximum de fructification en grande saison sèche est également observé chez les fruits secs déhiscent dépourvus d'arilles (Fig. 3). Ne doit-on pas alors faire l'hypothèse que la déhiscence est favorisée en l'absence de pluies lorsque le taux d'humidité relative est minimum, alors que la maturation des fruits pulpeux succulents nécessite au contraire un bon ensoleillement et une plus forte hygrométrie ?

3. Minimiser la destruction des graines par les prédateurs en les rassasiant par une production massive (Janzen, 1969).

Parmi les espèces zoochores, les espèces à grosses drupes, dont la pulpe fibreuse sèche entoure quelques graines fortement protégées par un noyau, sont les plus soumises à la prédation avant dispersion (Gautier-Hion *et al.*, 1985). Nous avons vu que, contrairement à toutes les autres catégories de fruits, ces drupes sont principalement produites en petite saison sèche (Fig. 3). Leur production est fortement synchronisée au niveau inter-individuel et même au niveau inter-spécifique dans certains cas. Par ailleurs, la biomasse produite est souvent importante comme c'est le cas chez *Panda oleosa* pour lequel de nombreux fruits peuvent ainsi persister sous l'arbre plusieurs mois. Les fruits dont

le péricarpe est pourri attirent d'ailleurs sélectivement certains consommateurs, tel l'Écureuil terrestre *Epixerus ebii* et certains muridés qui s'attaquent sélectivement aux graines.

Si le mode de production de ces fruits répond à un phénomène de satiacion il ne correspond toutefois pas au modèle proposé par Janzen (1969) qui suppose une imprévisibilité de la production alors que des observations antérieures ont montré la régularité de la période de production des drupes de *Panda oleosa* et *Coula edulis* notamment (Emmons et Gautier-Hion, *inédit*). Par ailleurs, on ne comprend pas pourquoi le pic de production se produit en dehors de celui des autres espèces zoochores. Il serait en effet plus aisé de rassasier les consommateurs en synchronisant l'ensemble des productions consommables. De plus, il faut remarquer que deux autres espèces à fruits de même type, dont les graines ont les mêmes prédateurs-disperseurs (*Klainedoxa gabonensis* et *K. microphylla*) ont une production beaucoup plus étalée.

Enfin que dire d'une espèce anémochore telle *Petersianthus macrocarpus* dont la fructification se situe hors du pic de production des anémochores, et dont 90 % des fruits sont produits en janvier et attirent ainsi une large population de perroquets qui détruisent la quasi-totalité des graines avant de disparaître du secteur dès la fin de la fructification ?

Il semble donc que l'on ait à faire à un véritable puzzle. Si, en ne s'intéressant qu'à quelques espèces zoochores, on peut établir certaines corrélations susceptibles de rendre compte tour à tour de tel ou tel type d'influence exercée par les animaux consommateurs, plus le nombre d'espèces considérées est grand, plus les *patterns* spécifiques de fructification se diversifient et moins il devient évident de trouver des hypothèses explicatives convaincantes, relevant de la coadaptation.

Avant d'aller plus loin dans l'établissement de telles corrélations, il convient sans doute d'analyser point par point les différents facteurs susceptibles d'agir sur la plante elle-même et notamment les modalités de pollinisation et de germination, mais aussi les conditions nécessaires à son développement et au développement et à la maturation des fruits.

Sans doute aussi serait-il nécessaire de s'intéresser aux animaux parasites ou prédateurs que sont les insectes, dont l'origine est moins récente et l'action plus spécifique que celles des consommateurs-disperseurs que sont les vertébrés. L'absence relative de spécificité entre fruit et consommateur frugivore fait que la plupart des espèces végétales zoochores possèdent une vaste gamme de consommateurs susceptibles de prendre le relais de la dispersion. On a ainsi pu montrer que plus de 40 % des espèces de fruits consommés par les gros oiseaux frugivores et les singes sont communes ; il en est de même entre ceux-ci et les ruminants et entre ces derniers et les rongeurs (Gautier-Hion *et al.*, 1985).

En outre, parmi ces frugivores, il n'existe pas de spécialiste (au sens de McKey, 1975) : tous les consommateurs ajoutent à leur régime frugivore, soit des insectes, soit des feuilles, soit les deux à la fois et sont susceptibles à tout moment de modifier sensiblement leur régime en augmentant l'apport de ces derniers aliments quand la production en fruits diminue (Emmons, 1980 ; Gautier-Hion, 1980 ; Duplantier, 1983 ; Dubost, 1985).

Par ailleurs, dans la forêt primaire du Gabon, les populations de vertébrés frugivores sont stables : il n'existe aucun oiseau frugivore migrateur (Brosset, *com. pers.*) qui viendrait gonfler la densité des consommateurs dans une période donnée, comme c'est le cas en pays tempéré (Thompson et Wilson, 1979) ; seules les espèces à large déplacement comme les merles métalliques ou les per-

roquets sont susceptibles d'augmenter temporairement le nombre des consommateurs. Quant aux populations de ruminants, singes ou rongeurs, elles sont essentiellement sédentaires ; seules quelques rares espèces comme les éléphants et les mandrils ont un vaste rayon d'action et peuvent être assimilées à des migrants.

Ainsi, bien qu'ayant montré dans un travail parallèle qu'il existait de grands syndromes morphologiques des fruits correspondant à de grandes catégories de consommateurs, l'analyse comparée des modes de fructification d'espèces à modes de dispersion différents ne nous autorise pas à faire appel de façon privilégiée au concept de coadaptation plantes-animaux consommateurs pour rendre compte de la périodicité de la fructification des espèces zoochores. Comme l'a noté Foster (1982), beaucoup d'informations complémentaires sont nécessaires pour conforter l'idée que la disponibilité des agents disperseurs est susceptible de modeler les rythmes de fructification.

### SUMMARY

Fruiting patterns were studied for a year in lowland evergreen forest at Makokou, Gabon. Temporal patterns of fruiting were analysed according to vegetative life-form of the parent, morphological fruit type, seed dispersal mode and seed weight. In addition, fruiting cycles of 109 individuals of 13 species were monitored for two years. The results are summarized as follows :

1. Fruiting at Makokou is seasonal : fruiting peaks occur during the major rainy season and minor dry season, while the major dry season and minor rainy season are periods of fruit scarcity. A comparison with data from earlier years shows that there can be large inter-year variations in fruiting patterns.

2. There are some differences in the amplitude of fruiting seasonality depending on the parental life-form : as a group, medium-sized trees are the most strongly seasonal, emergent trees are less so. The monthly patterns of numbers individuals fruiting also differ between life-forms, as does the timing of fruiting peaks.

3. There is no clear seasonal difference in the amplitude of fruiting seasonality for different morphological types of fruits, or seed dispersal modes. Moreover, the yearly maxima in numbers of fruiting species are the same for anemochores, zoochores and autochores ; however, seasonal patterns differ depending on the fruit type (dehiscent vs indehiscent ; dull-colored fleshy fruit vs brightly-colored fleshy fruit).

4. There is no clear difference in amplitude of seasonality for fruits with different seed weights.

5. Analysis by species shows that regardless of dispersal mode, there is a complete gradient from species with strong seasonality, either annually unimodal, or bi-modal, to those with weak seasonality and fruit production throughout most of the year.

6. Monitoring individual trees showed that among zoochorous species there can be annual, biennial or multiannual cycles, with regular, irregular or without obvious periodicity, and with fruiting synchrony or asynchrony among individuals of the same species.

These results are compared to those reported for other tropical rainforests. Although we showed in a simultaneous study that there are broad suites of morphological fruit characters associated with broad categories of consumers (Gautier-Hion *and al.*, 1985), the results presented here do not suggest an evolutionary influence of consumers on the timing of fruiting. While it is possible by selecting appropriate species subsets to suggest correlations demonstrating the influence of dispersal agents on phenology, it is likewise possible by choosing different subsets to formulate hypotheses about fruiting phenology in which coadaptation with dispersers does not play any role.

#### REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants au Dr P. Posso, Directeur de l'Institut de Recherche en Ecologie Tropicale de Makokou et au personnel du laboratoire d'avoir permis et soutenu ce travail. Cette recherche a été financée par le Centre National de la Recherche Scientifique. La participation de L. Emmons a été soutenue par des bourses de la National Geographic Society et de la Smithsonian Institution.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE, D.Y. (1980). — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 335-360.
- CABALLÉ, G. (1984). — Essai sur la dynamique des peuplements de lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39 : 3-36.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biol. Gabon.*, 7 : 121-228.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.M. et PRÉVOST, M.F. (1981). — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : interrelations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 341-436.
- DAUBENMIRE, R. (1972). — Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.*, 60 : 141-170.
- DUBOST, G. (1985). — Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *J. Mammal.*, 65 : 298-316.
- DUPLANTIER, J.M. (1982). — *Les rongeurs myomorphes forestiers du N.-E. Gabon*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle. Université de Montpellier, 129 pp.
- EMMONS, L. (1981). — Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecol. Monogr.*, 50 : 31-54.
- FOSTER, R.B. (1982). — The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In : *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long term changes*. Leigh E.G., Stanley Rand A. et Windsor D.M. (Eds), Smithsonian Inst. Press, Washington D.C., pp. 151-172.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. et OPLER, P.A. (1974). — Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62 : 881-919.
- GAUTIER-HION, A. (1971). — L'écologie du Talapoin du Gabon (*Miopithecus talapoin*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 25 : 427-490.
- GAUTIER-HION, A. (1980). — Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *J. anim. Ecol.*, 49 : 237-269.
- GAUTIER-HION, A., GAUTIER, J.-P. et QURIS, R. (1981). — Forest structure and fruit availability as complementary factors influencing the habitat use by a troop of *C. cephus*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 511-536.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUS-SILHON, C. et THIOLLAY, J.-M. (1985). — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest Vertebrate community. *Oecologia*, 65 : 324-337.

- HILTY, S.L. (1980). — Flowering and fruiting in a premontane forest in Pacific Columbia. *Biotropica*, 12 : 292-306.
- HLADIK, A. (1978). — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon : distribution and composition of food for folivores. In : *The ecology of arboreal folivores*. G.G. Montgomery (Ed.), Smithsonian Institution Press, Washington DC., pp. 51-71.
- HOWE, H.F. et SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.
- JANZEN, D.H. (1969). — Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23 : 1-27.
- JANZEN, D.H. (1974). — Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6 : 69-103.
- JANZEN, D.H. (1978). — Seeding patterns of tropical trees. In : *Tropical trees as living systems*. Towlinson P.B. et Zimmerman M.H. Eds.), Cambridge Univ. Press, pp. 445-464.
- MACKEY, D. (1975). — The ecology of coevolved seed dispersal systems. In : *Coevolution of animals and plants*. Gilbert L.E. et Raven P.H. (Eds.), University of Texas Press, pp. 159-191.
- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Montpellier, 238 pp.
- SABATIER, D. (1985). — Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 289-320.
- SMYTHE, N. (1970). — Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist*, 104 : 25-36.
- SNOW, D.W. (1966). — A possible selection factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.
- SOURD, C. (1983). — *Etude des modes d'exploitation des ressources fruitières par C. cephus au cours d'un cycle annuel*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Rennes, 125 pp.
- SOURD, C. et GAUTIER-HION, A. (sous presse). — Fruit selection by a forest guenon. *J. anim. Ecol.*
- THOMPSON, J.N. et WILSON, M.F. (1979). — Evolution of temperate fruit/bird interactions : phenological strategies. *Evolution*, 33 : 973-982.

APPENDICE

Liste des espèces végétales et de leur numéro de référence dans les figures.

Anacardiaceae	1. <i>Pseudospondias longifolia</i> Engl.
Annonaceae	2. <i>Artabotrys</i> sp.
	3. <i>Pachypodanthium</i> sp.
	4. <i>Polyalthia suaveolens</i> Engl. et Diels
	5. <i>Uvaria klaineana</i> Engl. et Diels
	6. <i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A. Rich
	7. <i>Xylopia quintasii</i> Engl.
Apocynaceae	8. <i>Cylindropsis parvifolia</i> Pierre
	9. <i>Dictyophleba stipulosa</i> (S. Moore et Wernh.) Pichon
	10. <i>Picalima nitida</i> (Staph) Th et Dur.
	11. <i>Pycnobotrya nitida</i> Benth.
Burseraceae	12. <i>Santiria trimera</i> (Oliv.) Aubrév.
Caesalpinaceae	13. <i>Crudia gabonensis</i> Pierre ex De Wild.
	14. <i>Distemonanthus benthamianus</i> Baill.
	15. <i>Griffonia physocarpa</i> Baill.
	16. <i>Scorodophloeus zenkeri</i> Harms
Combretaceae	17. <i>Combretum bipendense</i> Engl. et Diels
Connaraceae	18. <i>Castanola paradoxa</i> (Gilg) Schelleb.
Convolvulaceae	19. <i>Dipteropeltis poranoides</i> Hallier
	20. <i>Neuropeltis acuminata</i> (P. Beauv.) Benth.
Dichapetalaceae	21. <i>Dichapetalum integripetalum</i> Engl.
	22. <i>Dichapetalum monbuttense</i> Engl.
Dilleniaceae	23. <i>Tetracera alnifolia</i> Wild.
Euphorbiaceae	24. <i>Alchornea floribunda</i> Muell. Arg.
	25. <i>Croton oligandrus</i> Pierre
	26. <i>Macaranga barteri</i> Muell. Arg.
	27. <i>Plagiostyles africana</i> (Muell. Arg.) Prain
	28. <i>Uapaca paludosa</i> Aubr. et Leandri
	29. <i>Illigera pentaphylla</i> Welw.
Hernandiaceae	30. <i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. Beauv.) Liben
Lecythidaceae	31. <i>Strychnos aculeata</i> Solered
Loganiaceae	32. <i>Cylicodiscus gabunensis</i>
Mimosaceae	33. <i>Entada gigas</i> Fawcett et Rendle
	34. <i>Entada scelerata</i> (A. Chev.) Gilbert et Boutique
	35. <i>Piptadeniastrum africanum</i> Brenan
Myristicaceae	36. <i>Coelocaryon preussii</i> Warb
	37. <i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Exell
	38. <i>Scyphocephalium ochococa</i> Warb.
	39. <i>Staudtia gabonensis</i> Warb.
Olacaceae	40. <i>Coula edulis</i> Baill.
	41. <i>Heisteria parvifolia</i> Sm.
	42. <i>Strombosia grandifolia</i> Hook. f.
	43. <i>Strombosiopsis tetrandra</i> (Engl.) Engl.
Pandaceae	44. <i>Panda oleosa</i> Pierre
Papilionaceae	45. <i>Dalbergia hostilis</i> Benth.
	46. <i>Dalhousiea africana</i> S. Moore
	47. <i>Milletia laurentii</i> De Wild.
	48. <i>Pterocarpus soyauxii</i> Taub.
Passifloraceae	49. <i>Adenia</i> sp.
	50. <i>Paropsis grewoides</i> Welw. ex Mast.
Rhizophoraceae	51. <i>Anopyxis klaineana</i> (Pierre) Engl.
Rubiaceae	52. <i>Tarenna</i> sp.
Sapindaceae	53. <i>Pancovia pedicellaris</i> Radkl. et Gilg
Tiliaceae	54. <i>Grewia coriacea</i> Mast.
Violaceae	55. <i>Rinorea</i> sp.
Vitaceae	56. <i>Cissus dinklagei</i> Gilg. et Brandt

## ANNEXE METHODOLOGIQUE

R. QURIS

La saisonnalité est un paramètre important de l'étude phénologique. Pour en mesurer l'amplitude, divers auteurs (cf. Sabatier, 1983) ont utilisé la notion d'équitabilité, dérivée du calcul de la diversité de Shannon.

Ainsi pour mesurer le caractère plus ou moins saisonnier de la fructification, à partir des relevés mensuels des sites de fructification sur un transect donné, on utilise la formule :

$$H = - \sum_{i=1}^m Ni/N \text{ Log } (Ni/N) \text{ où}$$

$m$  = le nombre de mois dont le relevé est différent de 0.

$N_i$  = le nombre d'arbres ou bien d'espèces observés en fructification le mois  $i$ .

$N$  = la somme des  $N_i$  i.e. le total des arbres-mois ou bien des espèces-mois.

L'indice de diversité  $H$  peut varier de 0 à 12.  $H_{\min} = 0$  si tous les arbres (ou toutes les espèces) fructifient le même mois,  $H_{\max} = 12$  si un même nombre d'arbres (ou d'espèces) fructifie chaque mois.

En théorie si les  $N$  données sont indépendantes on peut estimer la variance de l'indice et donc tester statistiquement la différence de deux indices (Hutchinson, 1970).

L'équitabilité ( $e$ ) correspond à la diversité relative obtenue par le rapport  $H/H_{\max}$  : elle varie de 0 à 1. Plus la valeur est élevée, moins le phénomène analysé est saisonnier.

A. — *L'équitabilité comme mesure du caractère saisonnier de la fructification d'une espèce donnée.*

L'équitabilité pourrait permettre de comparer les espèces entre elles et, par exemple, de les classer selon un ordre de saisonnalité croissante.

En tentant une telle analyse sur notre échantillon de 175 espèces, nous nous sommes aperçus qu'il existait une relation entre la valeur de l'équitabilité et l'abondance relative des espèces. Pour savoir si cette relation n'était pas inhérente à l'indice lui-même, nous avons réalisé un programme simple de simulation qui suppose connue pour une espèce donnée, la probabilité de fructification chaque mois de l'année et qui fait varier l'abondance.

La loi de probabilité est appliquée par tirage aléatoire aux  $N$  arbres d'un lot hypothétique et l'équitabilité est calculée sur le résultat de ces tirages. En répétant dix fois la simulation, on obtient une valeur moyenne de  $e$  et ses valeurs extrêmes pour un effectif  $N$  donné. Cette opération est effectuée pour un certain nombre de valeurs de  $N$  croissant de 8 à 128.

On a testé le modèle en utilisant comme probabilité de fructification les fréquences relatives observées pour certaines des espèces les plus abondantes de notre échantillon ; les résultats sont analogues pour toutes. La figure A illustre un exemple de simulation à partir des données observées pour *Polyalthia suaveolens*.

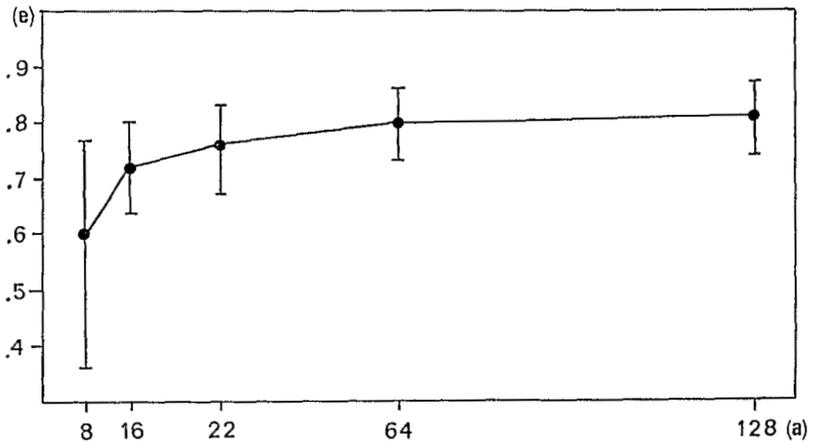


Figure A. — Exemple de simulation montrant pour une espèce dont le rythme de fructification serait celui de *Polyalthia suaveolens*, la relation entre l'équitabilité ( $e$ ) et l'abondance ( $a$ ). Pour différentes abondances on a représenté la moyenne de 10 simulations et les valeurs extrêmes.

On constate :

1. — Que l'équitabilité croît avec la taille de l'effectif et ne se stabilise que lorsque celui-ci atteint environ une cinquantaine d'individus.

2. — Que la variabilité de l'équitabilité est d'autant plus importante que l'effectif est faible : alors que pour un nombre petit d'individus, l'équitabilité peut être faible ou forte, pour un grand nombre d'individus, elle est toujours proche du maximum.

Par ailleurs, contrairement aux hypothèses du modèle simulé, qui impliquent l'indépendance des données, nos relevés sur un transect font qu'un même arbre peut être pris en compte plusieurs mois successifs si sa durée de fructification est supérieure à l'intervalle entre les relevés. Ceci entraîne une certaine dépendance des données entre les classes temporelles. La variance de l'indice d'équitabilité ne peut donc pas être estimée.

Le calcul de l'équitabilité appliqué à la fructification des espèces est donc difficile à utiliser puisqu'il nécessite, pour être un bon estimateur de la saisonnalité, des effectifs qui sont rarement atteints par les espèces (même sur notre layon de 6 km) ; l'équitabilité est d'autre part impropre à tout test de comparaison puisqu'on ne peut en estimer la variance.

B. — L'équitabilité comme mesure du caractère saisonnier de la fructification d'un groupe d'espèces.

L'équitabilité pourrait aussi permettre de comparer entre elles des catégories d'espèces fondées sur des critères comme leur forme biologique, leur mode de dissémination des graines, etc.

Dans ce cas, l'équitabilité peut être calculée en considérant pour chaque mois, soit le nombre d'espèces, soit le nombre d'arbres fructifiant.

Pour savoir si les valeurs prises par l'indice étaient ou non indépendantes du nombre d'espèces regroupées dans une catégorie, nous avons recherché comment évoluait l'équitabilité sur des lots arbitraires d'effectif croissant, en choisissant au hasard les espèces au sein de l'échantillon total de 175. La figure B représente les résultats de vingt simulations réalisées pour certains effectifs échelonné entre 10 et 80.

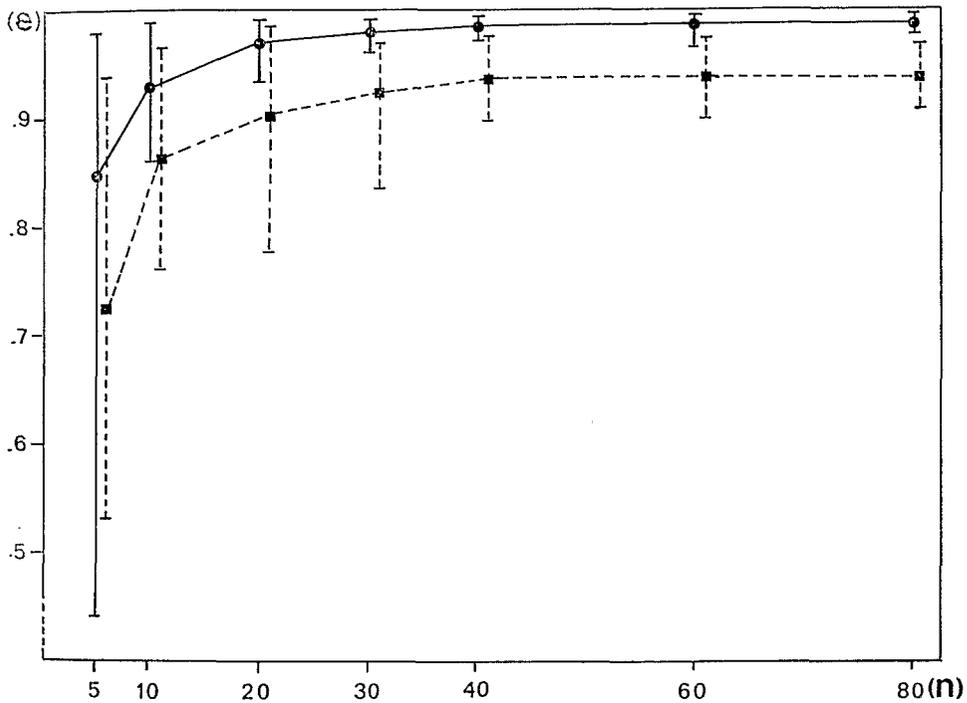


Figure B. — Résultats de simulations montrant pour des groupes d'espèces choisies aléatoirement la relation entre l'équitabilité (e) et le nombre d'espèces prises en considération (n). La courbe en pointillé concerne l'indice calculé à partir du nombre d'arbres, celle en trait plein l'indice calculé à partir du nombre d'espèces fructifiant chaque mois. On a représenté la moyenne de 20 simulations et les valeurs extrêmes.

On constate :

1. — Que l'équitabilité croît avec le nombre d'espèces prises en compte dans chaque lot. Pour notre échantillon, un plateau n'est atteint que lorsque le lot comprend au moins 30 ou 40 espèces ; la variabilité devient alors faible et la valeur de l'indice reste toujours élevé. Au contraire pour un petit nombre d'espèces (ex. :  $N = 5$ ) l'équitabilité peut varier de 0,44 à 0,97.

2. — Le biais est encore plus important lorsque le calcul de l'équitabilité est effectué sur le nombre d'individus fructifiant et la variabilité reste très forte même pour de grands effectifs. Ceci tient au fait que la présence ou l'absence d'une espèce abondante influe exagérément sur le résultat global.

Par ailleurs, comme dans l'exemple précédent, les valeurs des différentes classes temporelles des données, ne sont pas totalement indépendantes dans la mesure où, au sein d'une catégorie, certaines espèces peuvent fructifier plusieurs mois consécutifs. Là encore la variance ne peut donc pas être estimée et les différences ne peuvent pas être testées statistiquement.

En conclusion, si le calcul de l'équitabilité peut se concevoir pour comparer des groupes d'espèces dont les effectifs sont élevés, la comparaison reste qualitative. Par contre le calcul est parfaitement impropre à toute comparaison lorsqu'il est effectué sur le nombre de sites de fructification.

C. — *Tentative d'évaluation de l'importance des différences d'équitabilité entre les catégories d'espèces de la présente étude.*

Dans l'article qui précède l'une des plus grandes différences d'équitabilité est enregistrée entre le groupe des arbres moyens et celui des lianes ( $e = 0,965$  vs.  $e = 0,993$ ) dont les nombres d'espèces sont sensiblement équivalents et supérieurs à 30 ( $n = 33$  vs.  $n = 32$ ) ce qui justifierait une tentative de comparaison.

Ne pouvant estimer la variance vraie de ces mesures nous pouvons toutefois essayer d'évaluer le degré de variabilité sur des groupes de 32 ou 33 espèces choisies aléatoirement dans les 175 de l'échantillon.

Sur 500 simulations effectuées sur des lots de 32 ou 33 espèces, 9 % peuvent atteindre des valeurs aussi faibles que 0,965 et 4 % des valeurs aussi fortes que 0,993. Il n'est donc pas sûr que la différence observée ait un caractère significatif, tout au plus peut-elle indiquer une tendance. Les autres différences moins importantes, ou bien calculées sur des lots d'espèces plus petits, n'ont donc quant à elles très probablement pas de signification statistique.

## BIBLIOGRAPHIE

- HUTCHESON (1970). — A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. theor. Biol.*, 29, 151-154.

LA TERRE ET LA VIE  
REVUE D'ÉCOLOGIE  
APPLIQUÉE A LA PROTECTION DE LA NATURE

---

TOME XL - N° 4, OCTOBRE-DECEMBRE 1985

---

SOMMAIRE

GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., EMMONS, L., FEER, F., HECKESTWEILER, P., MOUNGAZI, A., QURIS, R. & SOURD, C. — <i>Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : Mythe ou réalité?</i> .....	405
TRÉMOLIÈRES, M. & CARBIENER, R. — <i>Quelques aspects des interactions entre litières forestières et écosystèmes aquatiques ou terrestres</i> ..	435
MÉNARD, N. — <i>Le régime alimentaire de Macaca sylvanus dans différents habitats d'Algérie, 1. Régime en chênaie décidue</i> .....	451
HARMELIN-VIVIEN, M.L., HARMELIN, J.G., CHAUVET, C., DUVAL, C., GALZIN, R., LEJEUNE, P., BARNABÉ, G., BLANC, F., CHEVALIER, R., DUCLERC, J. & LASSERRE, G. — <i>Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons. Méthodes et problèmes</i> .....	467
LES LIVRES NOUVEAUX .....	541

---

Rédacteur en chef : Professeur F. BOURLIÈRE,  
15, avenue de Tourville, F. 75007 Paris

Secrétaires de rédaction

R. BARBAULT (Paris), J. BLONDEL (Montpellier), A. GAUTIER-HION (Paimpont),  
F. HALIÉ (Montpellier), M. HARMELIN-VIVIEN (Endoume)

COMITE SCIENTIFIQUE

C. BARRETTE (Québec), A. BROSSET (Brunoy), P. CHARLES-DOMINIQUE (Brunoy), J. DORST (Paris), C. ERARD (Paris), C. FERRY (Dijon), J.P. GAUTIER (Paimpont), Y. GILLON (Orsay), M.J. HADLEY (Paris), M. LAMOTTE (Paris), P. LE MASNE (Marseille), G. LEMÉE (Orsay), R.M. MARTIN (London), A. MEYLAN (Nyon), G. MOREL (Richard-Toll), R. OLDEMAN (Wageningen), P. PEEFER (Paris), G. PASTEUR (Montpellier), F. PÉREZ (Orsay), J.C. PUYOT (Orsay)