

LES FRUITS DANS LE RÉGIME ALIMENTAIRE
DE *PENELOPE MARAIL* (AVES, CRACIDAE) EN FORÊT GUYANAISE :
FRUGIVORIE STRICTE ET SÉLECTIVE ?

Marc THÉRY*, Christian ÉRARD** et Daniel SABATIER***

L'analyse des relations plantes-animaux constitue un thème important pour l'étude du fonctionnement des écosystèmes, et plus particulièrement des écosystèmes forestiers tropicaux. En effet, 70 % à 95 % des espèces végétales qui s'y développent sont disséminées par l'intermédiaire des animaux frugivores (Foster, 1973 ; Frankie, Baker & Opler, 1974 ; Hilty, 1980 ; Gautier-Hion *et al.*, 1985). En Guyane française, Charles-Dominique *et al.* (1981), Prévost (1983) et Sabatier (1985) ont montré que 72 % des espèces de forêt secondaire, 93 % des plantes pionnières et 84 % des espèces de forêt primaire produisent des fruits de type zoochore. Par ailleurs, une abondante littérature discute le rôle que jouent les animaux frugivores dans les processus de la régénération forestière, ainsi que dans la mise en place, la structuration et la régulation des peuplements (e.g. Estrada & Fleming, 1986 ; Ford & Paton, 1986 ; Howe, 1988 ; Malmborg & Willson, 1988 ; Pannell & White, 1988 ; Snow & Snow, 1988 ; Debussche & Isenmann, 1990 ; Théry & Larpin, sous presse ; cf. aussi références in Erard, Théry & Sabatier, 1989, 1991).

Bien que répandu dans les forêts du nord-ouest de l'Amérique du Sud, le Marail (*Penelope marail*) n'a, à notre connaissance, fait l'objet d'aucune étude particulière (Delacour et Amadon, 1973). Concernant le régime alimentaire des autres espèces de Cracidae, nous ne connaissons qu'une liste de 26 espèces végétales exploitées (11 communément, 10 plus rarement et 5 de manière occasionnelle) par *Chamaepetes unicolor* au Costa Rica (Wheelwright *et al.*, 1984). La présente recherche s'inscrit dans une analyse plus globale du rôle disséminateur des grands oiseaux frugivores en forêt guyanaise. Nous avons précédemment exposé des données, obtenues sur le même site avec les mêmes méthodes d'analyse, sur les espèces terrestres : le Grand Tinamou *Tinamus major* (Tinamidae), le Hocco alector *Crax alector* (Cracidae), et l'Agami trompette *Psophia crepitans* (Psophiidae ; Erard & Sabatier, 1989 ; Erard, Théry & Sabatier, 1991). Ces oiseaux consomment les fruits d'une large gamme d'espèces végétales dont ils

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

** Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, F-75005 Paris.

*** ORSTOM, Section Botanique, BP 165, F-97323, Cayenne Cedex.

disséminent (Agami) ou détruisent les graines (Tinamou, Hocco). Afin de préciser le rôle joué par le Marail dans les processus de régénération naturelle, nous proposons ici une définition de son régime alimentaire et de sa variabilité intra-annuelle, et caractérisons les fruits qu'il consomme et les espèces végétales qui les lui procurent.

I. — SITE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel analysé a été recueilli dans une zone de forêt sempervirente humide, naturelle, au saut Pararé sur l'Arataye, affluent de l'Approuague en Guyane française. Le site d'étude (4° 02' W, 52° 42' N) a été décrit dans plusieurs travaux : Guillotin, 1981 ; Sabatier, 1985 ; Gasc, 1986 ; Maury-Lechon & Poncy, 1986. La pluviométrie annuelle moyenne y est d'environ 3 m. La saison des pluies s'étend de décembre à juillet, avec une diminution des précipitations en février-mars, variable selon les années. Les productions animales et végétales sont réduites au cours de la saison sèche, d'août à novembre. Le peuplement avien y a été étudié par Erard, 1986 & 1989 ; voir aussi Erard, Théry & Sabatier, 1989 & 1991 ; Tostain *et al.*, 1992.

Penelope marail est un galliforme arboricole de la taille d'un faisan (poids moyen de 11 mâles \pm écart-type = 1,042 \pm 77 g, de 6 femelles = 940 \pm 90 g). Son gésier n'est que faiblement musculéux, contrairement à celui du Hocco *Crax alector* (Erard & Sabatier, 1989 ; Erard, Théry & Sabatier, 1991). Les graines ne sont donc pas écrasées mais transitent entières par le tube digestif.

Durant les missions effectuées de 1977 à 1983, les techniciens guyanais chassaient dans une zone d'environ 3 km² éloignée, à vol d'oiseau, de 5 km du camp. Les tractus digestifs (43 pour le Marail, récoltés aux diverses saisons, cf. Tab. II) ont été systématiquement prélevés du bec au sphincter anal, fixés et conservés dans une solution d'eau formolée à 10 %. Les contenus du jabot et de l'estomac ont été analysés sous loupe binoculaire, pesés après égouttage puis après étuvage à 80 °C pendant 48 h. La même méthode a été employée pour l'étude de *Tinamus major*, *Crax alector* et *Psophia crepitans* (Erard, Théry & Sabatier, 1991). Les identifications des fruits et des graines ont été faites à l'aide de la carpothèque et de l'herbier du Centre ORSTOM de Cayenne.

Les résultats bruts sont exprimés en pourcentage du poids total des fruits égouttés (« % PE »), ou du poids sec (« % PS »), ou en pourcentage du nombre de tractus digestifs examinés (« fréquence »). La diversité du régime alimentaire est caractérisée par l'indice de Simpson (Levins, 1968) $D = 1/\sum p_i^2$, où p_i représente la proportion de fruits de l'espèce i dans le régime ; i varie de 1 à N , N étant le nombre d'espèces végétales exploitées. Cet indice est standardisé en $D_s = (D - 1)/(N - 1)$, variant de 0 (régime très diversifié) à 1 (non diversifié).

Les similitudes entre régimes alimentaires sont mesurées par l'indice de Fleming (1979) $C = 2W/(A + B)$, où A et B représentent le nombre total d'espèces végétales exploitées par chacune des deux espèces comparées et W le nombre d'espèces végétales communes aux régimes de ces deux espèces. Cet indice varie de 0 (aucune espèce végétale commune) à 1 (toutes espèces communes).

Le recouvrement entre les régimes des différentes espèces étudiées est exprimé par l'indice de Pianka (1973) $R = \sum (p_{ij} \cdot p_{ik}) / \sqrt{\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2}$, p_{ij} représentant la

proportion de fruits de l'espèce i consommés par l'espèce j et p_{ik} la proportion de fruits de l'espèce i consommés par l'espèce k . Cet indice varie de 0 (régimes différents) à 1 (régimes identiques).

Pour définir les caractéristiques des fruits et des espèces végétales qui entrent dans la composition du régime alimentaire du Marail, nous avons retenu : le type de fruit, sa coloration, le nombre de graines qu'il contient, sa protection et celle des graines, le tissu consommé, le type biologique, la production et l'abondance de l'espèce végétale (cf. Tab. VI). La distinction entre les types de fruits bacciformes, drupiformes, capsuliformes et cabossiformes suit les critères physiologiques utilisés pour l'étude de *Rupicola rupicola* (Erard, Théry & Sabatier, 1989 : 58). L'évaluation des classes de production et d'abondance des espèces végétales suit la méthode de Sabatier (1983).

II. — RÉSULTATS

1. — NATURE ET DIVERSITÉ DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Les fruits constituent plus de 95 % de l'alimentation du Marail (Tab. I). Les proies animales, insectes et autres invertébrés, n'ont été trouvées que chez un individu au mois de mai (sur 43 étudiés, Tab. II). Une faible quantité de graviers était contenue dans les gésiers de 5 individus collectés en mai et d'un individu collecté en octobre, sans avoir endommagé les graines qui étaient restées intactes après le transit digestif. Ces individus collectés en mai avaient tous ingéré les fruits à pulpe ferme et épaisse d'*Euterpe oleracea*, dont la dilacération peut être facilitée par la présence de grit dans le gésier.

TABLEAU I

Analyse globale du régime alimentaire de *Penelope marail*.

	Fruits	Invertébrés	Graviers
% PE total (1) (1 267,3 g)	97,42	0,20	2,38
% PS total (2) (606,9 g)	95,02	0,15	4,83
Fréquence (N = 43 tractus)	42	1	6

1,54 espèces végétales par tractus digestif.
(1) PE = poids égoutté ; (2) PS = poids sec.

Chaque tractus digestif contient en moyenne les fruits de 1,5 espèce végétale. Les graines de 24 espèces appartenant à 17 familles ont été identifiées, dont 8 seulement au niveau du genre et 2 restent totalement indéterminées (Tab. II). L'abondance des fruits dans le régime varie peu avec les saisons (Tab. III) ; l'écart

TABLEAU II

Analyse saisonnière de l'abondance et de la fréquence des espèces végétales dans le régime alimentaire de Penelope marail.

Espèces végétales	SAISONS									ANNÉE		
	SÈCHE Août-Novembre			PLUIE 1 Décembre-Mars			PLUIE 2 Avril-Juillet			PE en g (%)	PS en g (%)	Nt
	PE (%)	PS (%)	Nt	PE (%)	PS (%)	Nt	PE (%)	PS (%)	Nt			
ANNONACEAE <i>Guatteria</i> sp. nov.	18,1	30,7	1							93,3 (7,36)	76,6 (12,63)	1
ARECACEAE <i>Euterpe oleracea</i>				20,8	35,3	1	51,6	56,0	9	351,3 (27,73)	188,3 (31,04)	10
<i>Geonoma stricta</i>							2,2	2,8	1	13,8 (1,09)	8,4 (1,38)	1
BURSERACEAE <i>Tetragastris</i> sp.				20,7	20,5	2				24,9 (1,96)	12,0 (1,98)	2
CECROPIACEAE <i>Coussapoa latifolia</i>				7,1	2,9	1				8,6 (0,68)	1,7 (0,28)	1
<i>Coussapoa microcephala</i>				21,9	8,9	2				26,3 (2,07)	5,2 (0,86)	2
CHRYSOBALANACEAE Cf. <i>Licania</i> sp.							3,2	1,9	1	20,0 (1,58)	5,6 (0,92)	1
CONNARACEAE <i>Conarus</i> sp.							1,3	0,7	1	8,4 (0,66)	2,2 (0,36)	1
HIPPOCRATEACEAE <i>Cheiloclignum</i> sp.							7,7	7,4	3	49,0 (3,87)	22,0 (3,63)	3
HUMIRIACEAE <i>Sacoglottis guianensis</i>	0,3	0,2	1							1,5 (0,12)	0,6 (0,09)	1
LAURACEAE Cf. <i>Aniba</i> sp.				1,1	1,4	1				1,3 (0,10)	0,8 (0,10)	1
MENISPERMACEAE <i>Orthomene</i> sp.							0,4	0,5	1	2,3 (0,18)	1,4 (0,23)	1
MIMOSACEAE <i>Inga</i> sp.							3,6	2,5	1	22,7 (1,79)	7,6 (1,25)	1
MORACEAE <i>Brosimum parinarioides</i>				21,6	26,1	1				25,9 (2,04)	15,3 (2,52)	1
MYRTACEAE <i>Eugenia coffeifolia</i>	76,9	63,9	16	6,8	4,9	1				404,2 (31,90)	162,1 (26,72)	17
OLACACEAE <i>Mimquartia guianensis</i>							16,6	13,2	5	104,8 (8,27)	39,6 (6,53)	5
RHAMNACEAE <i>Ziziphus</i> cf. <i>cinnamomum</i>	2,9	1,2	1							15,1 (1,19)	2,9 (0,48)	1
RUBIACEAE <i>Guettarda acreana</i>	1,4	2,8	1							7,3 (0,58)	7,1 (1,17)	1
<i>Psychotria bahiensis</i>							0,1	0,1	1	0,5 (0,04)	0,2 (0,03)	1
<i>Psychotria kappleri</i>							0,1	0,1	1	0,7 (0,05)	0,3 (0,05)	1
<i>Psychotria oblonga</i>							0,1	0,1	1	0,6 (0,05)	0,3 (0,05)	1
VITACEAE <i>Cissus</i> sp.							0,1	0,1	1	0,3 (0,02)	0,1 (0,02)	1
INDÉTERMINÉES <i>sp</i> 1							6,6	4,4	1	41,8 (3,30)	13,1 (2,16)	1
<i>sp</i> 2							1,6	1,1	3	10,0 (0,79)	3,3 (0,54)	3
INSECTES							0,4	0,3	1	2,5 (0,20)	0,9 (0,15)	1
GRIT							4,4	8,8	4	30,2 (2,38)	29,3 (4,83)	6
Σ	100,0	100,0	16	100,0	100,0	5	100,0	100,0	22	1 267,3 (100)	606,9 (100)	43

PE = poids égoutté ; PS = poids sec ; Nt = nombre de tractus digestifs dans lesquels l'élément a été observé.

observé entre la saison des pluies 2 (avril-juillet) et les autres ne traduit que le fait qu'un individu (sur 22) s'était alimenté d'insectes à cette saison. Par contre, le nombre d'espèces végétales exploitées varie de manière saisonnière : 5 espèces sont exploitées durant la saison sèche et 21 durant celle des pluies (7 entre décembre et mars, 14 entre avril et juillet, Tab. II et IV). La diversité des fruits dans le régime est plus importante au cours de la saison des pluies, surtout entre décembre et mars (Tab. IV).

TABLEAU III

Variation saisonnière de l'abondance des fruits dans le régime alimentaire de Penelope marail.

	SAISONS (1)			ANNÉE
	SÈCHE (08-11)	PLUIE 1 (12-03)	PLUIE 2 (04-07)	
% PE total (2)	99,59 (515,3)	100 (120,2)	95,16 (631,8)	97,42 (1 267,3)
% PS total	98,84 (249,3)	100 (58,6)	90,87 (299,0)	95,02 (606,9)
Fréquence (3)	100 (16/16)	100 (5/5)	95,45 (21/22)	97,67 (42/43)

(1) Pour les saisons, les mois sont indiqués entre parenthèses ; (2) Les valeurs (en g) des poids égouttés (PE) et des poids secs (PS) sont données entre parenthèses sous les pourcentages correspondants ; (3) Les nombres de tractus digestifs examinés sont indiqués entre parenthèses sous les pourcentages concernés.

TABLEAU IV

Variation saisonnière de la diversité des fruits dans le régime alimentaire de Penelope marail.

		PE (1)	PS (2)	N (3)	Nt (4)
Saison sèche	D (5)	1,60	1,99	5	16
	Ds (6)	0,15	0,25		
Saison Pluies 1	D	5,25	4,06	7	5
	Ds	0,71	0,51		
Saison Pluies 2	D	3,25	2,93	14	22
	Ds	0,17	0,15		
Année	D	5,11	5,22	24	43
	Ds	0,18	0,18		

(1) PE = poids égoutté ; (2) PS = poids sec ; (3) N = nombre d'espèces végétales exploitées ; (4) Nt = nombre de tractus digestifs examinés ; (5) D = indice de diversité de Simpson ; (6) Ds = indice standardisé (cf. site, matériel et méthodes).

Les fruits de Myrtaceae et d'Arecaceae constituent 60 % du régime alimentaire ; cette proportion dépasse 75 % si l'on ajoute les 2 familles végétales suivantes dans l'ordre d'abondance : Olacaceae et Annonaceae (Tab. V). Trois espèces végétales jouent un rôle-clé dans l'alimentation du Marail : *Eugenia coffeifolia* (Myrtaceae) en saison sèche, *Euterpe oleracea* (Arecaceae) et *Minqartia guianensis* (Olacaceae) durant les pluies (Tab. II).

TABLEAU V

Abondance relative des familles de plantes dominantes dans le régime alimentaire de Penelope marail.

	% PE (1)	% PS (2)	Fréquence (3)
Myrtaceae	31,90	26,72	39,53
Arecaceae	28,82	32,42	25,58
Σ	60,72	59,14	65,11
Olacaceae	8,27	6,53	11,63
Annonaceae	7,36	12,63	2,32
Σ	76,35	78,30	79,06

(1) PE = poids égoutté ; (2) PS = poids sec ; (3) Fréquence = pourcentage du nombre de tractus dans lesquels l'élément a été trouvé.

2. — CARACTÉRISTIQUES DES FRUITS CONSOMMÉS (Tab. VI)

a) Coloration des fruits

La gamme des colorations est large, avec 9 combinaisons de couleurs représentées (Fig. 1). Les espèces végétales à fruits monochromes jaunes ou noirs sont les plus nombreuses, mais les fruits noirs constituent plus de 75 % des quantités ingérées.

b) Type physiologique des fruits

Les espèces végétales à fruits drupiformes et bacciformes sont les plus fréquentes dans le régime. Les fruits drupiformes représentent plus de 80 % des quantités ingérées (Fig. 2).

c) Type biologique des espèces végétales exploitées

Le Marail exploite de manière inégale les différentes strates forestières (Fig. 3). L'alimentation est essentiellement recherchée dans les arbres de la voûte (58 % du régime) et les arbustes du sous-bois (33 %). L'espèce fréquente souvent les rideaux et nappes de lianes, mais n'en consomme que rarement les fruits : ces

TABLEAU VI

Liste et caractéristiques des végétaux dont les fruits entrent dans le régime alimentaire de Penelope marail.

FAMILLES Espèces végétales	Type fruit, couleur (1)	Type biologique (2)	Production (3)	Abondance de l'espèce (4)	Nombre de diaspores	Tissu consommé (5)	Protection fruit/ graines (6)
ANNONACEAE <i>Guatteria</i> Ruiz & Pavon sp. nov.	B, N	GA	4	2	1	a	b/d
ARECACEAE <i>Euterpe oleracea</i> Martius	B, N	GA	4	3	1	c	a/d+
<i>Geonoma stricta</i> (Poiteau) Kunth	B, BLE	a	1	3	1	a	a/d
BURSERACEAE <i>Tetragastris</i> J. Gaertner	C, BLA/R	GA	4	?	1	a	c/d
CECROPIACEAE <i>Coussapoa latifolia</i> Aublet	A, J	E	4	3	50-100	a	a/d
<i>Coussapoa</i> cf. <i>microcephala</i> Trecul	A, J	E	4	?	40	a	a/d
CHRYSOBALANACEAE Cf. <i>Licania</i> Aublet	B, Br	GA	3	?	?	?	?
CONNARACEAE <i>Connarus</i> Linnaeus	C, J/N/R	L	4	2	1	b	c/b
HIPPOCRATEACEAE <i>Cheiloglinum</i> Miers	D, J?	L	2	2	≈ 4	a	c/c?
HUMIRIACEAE <i>Sacoglottis guianensis</i> Bentham	B, J	GA	4	2	1	a	a/d+

LAURACEAE Cf. <i>Aniba</i> Aublet	B?, N/R?	A?	4	?	1	a	a/b
MENISPERMACEAE <i>Orthomene</i> Barneby & Krukoff	D, J?	L	3	1	1	a	c/d
MIMOSACEAE <i>Inga</i> P. Miller	D, J?	A	4	?	6-10	a	c/a
MORACEAE <i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	B, Vrt	GA	4	2	1-2	c	a/b
MYRTACEAE <i>Eugenia coffeifolia</i> de Candolle	B, N	GA	4	2	1	a	a/d++
OLACACEAE <i>Minquartia guianensis</i> Aublet	B, N	GA	4	2	1	a	a/d++
RHAMNACEAE <i>Ziziphus</i> P. Miller cf. <i>cinnamomum</i>	D, J	GA	4	1	1	a	c/d
RUBIACEAE <i>Gnettarda acreana</i> Krause	B, N	A	3	1	1	a	a/c
<i>Psychotria bahiensis</i> A. de Candolle	A, BLA	a	2	2	2	a	a/d
<i>Psychotria kappleri</i> (Miquel) Mueller-Argoviensis	A, BLE	a	1	3	2	a	a/d
<i>Psychotria oblonga</i> (de Candolle) Steyermark	A, BLA	a	2	3	2	a	a/d
VITACEAE <i>Cissus</i> Linnaeus	A, N	L	3	1	1	a	a/d

(1) Type physiologique du fruit : A = bacciforme, B = drupiforme, C = capsuliforme, D = cabossiforme. Couleur du fruit : N = noir, J = jaune, Vrt = vert, Br = brun, BLE = bleu, BLA = blanc, R = rouge.

(2) Type biologique : GA = grand arbre, A = arbre moyen, AR = petit arbre ou arbuste, a = arbrisseau, E = épiphyte, L = liane atteignant la voûte.

(3) Production : 1 = < 10 fruits, 2 = 10-100 fruits, 3 = 100-1 000 fruits, 4 = > 1 000 fruits, simultanément sur le même pied.

(4) Abondance de l'espèce : 1 = rare, 2 = assez fréquente, 3 = abondante.

(5) Type de tissu consommé : a = pulpe juteuse molle, b = pulpe charnue mince, c = tissu charnu ferme épais.

(6) Protection des fruits/protection des diaspores : a = mou, b = facile à ouvrir, c = s'ouvre difficilement à l'ongle, d = s'ouvre au couteau, d+ = s'ouvre difficilement au couteau, d++ = ne s'ouvre pas au couteau.

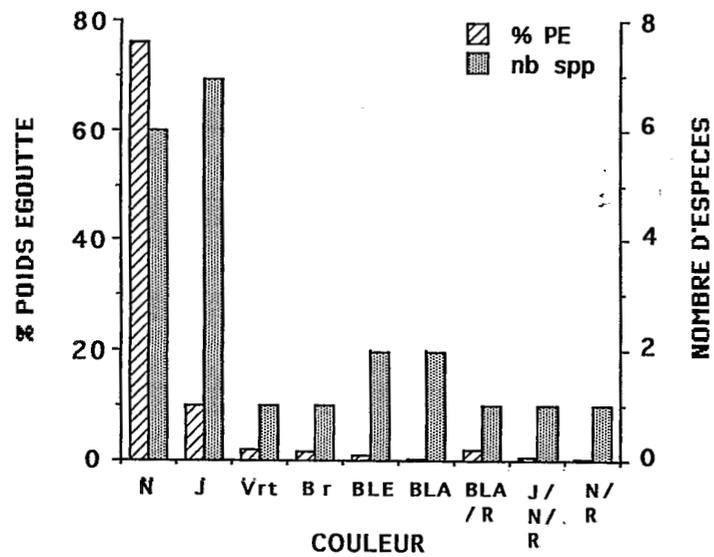


Figure 1. — Coloration des fruits consommés par *Penelope marail*. Pour la signification des lettres, cf. Tab. VI.

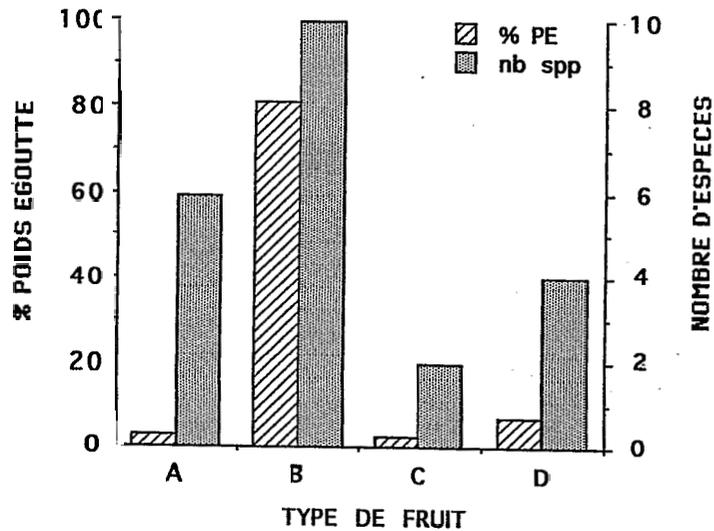


Figure 2. — Type physiognomique des fruits consommés par *Penelope marail*. Pour la signification des lettres, cf. Tab. VI.

sites constituent en fait des lieux de repos à l'abri des prédateurs diurnes. Les adultes descendent au sol avec les jeunes récemment sortis du nid et ramassent des graviers au bord des criques.

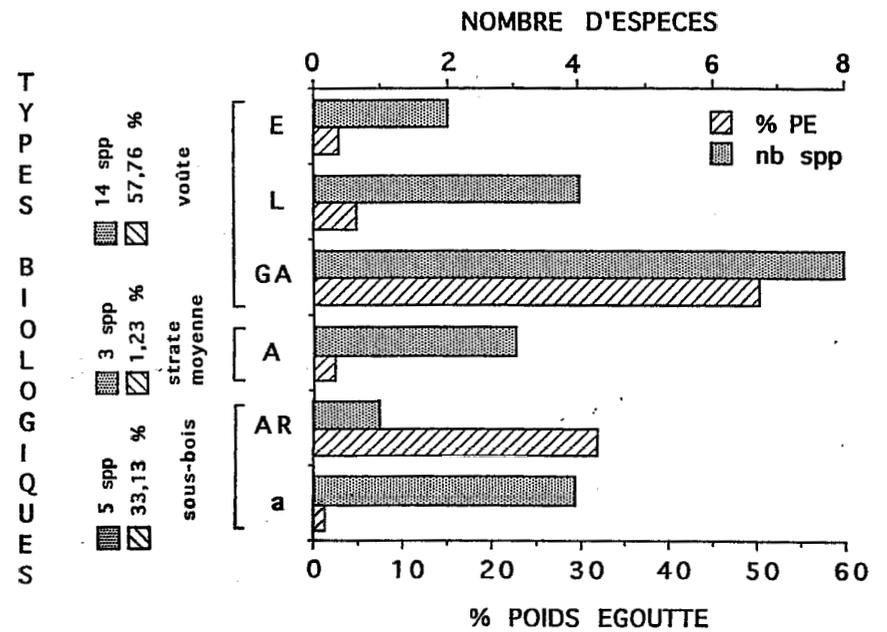


Figure 3. — Types biologiques des espèces végétales exploitées par *Penelope marail*. Pour la signification des lettres, cf. Tab. VI.

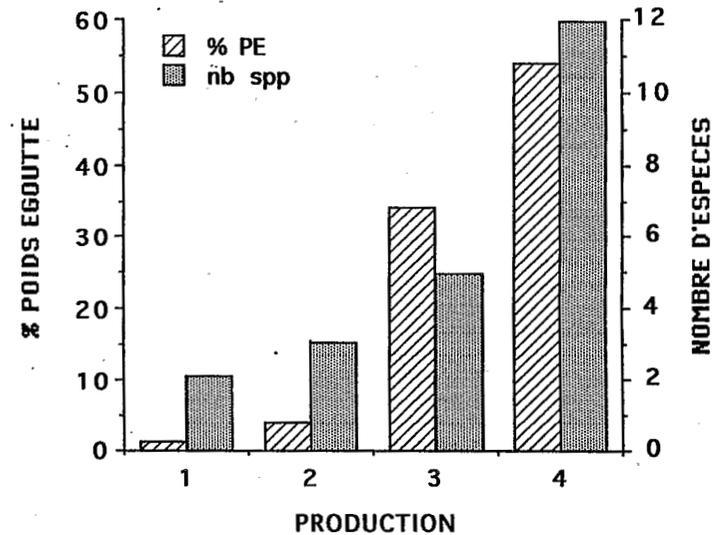
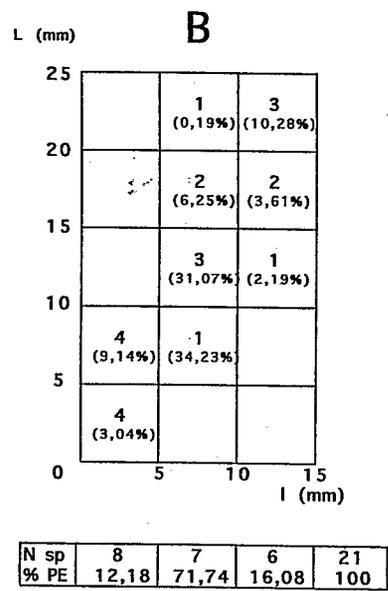
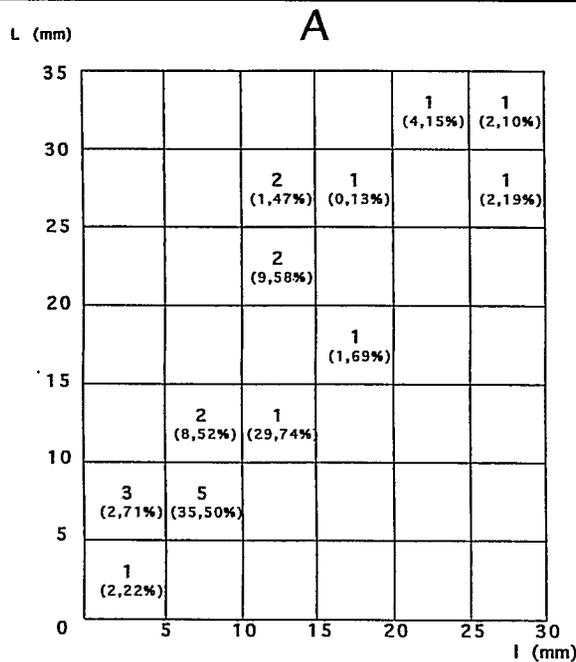


Figure 4. — Classe de production des espèces végétales exploitées par *Penelope marail*. Pour la signification des chiffres, cf. Tab. VI.

d) Production et abondance des espèces végétales exploitées

Parmi les 22 espèces végétales exploitées, 17 (77 %) sont des plantes produisant plus de 100 fruits mûrs simultanément (Fig. 4). Les plantes produisant plus



N sp	4	7	5	2	1	2	21
% PE	4,93	44,02	40,79	1,82	4,15	4,29	100

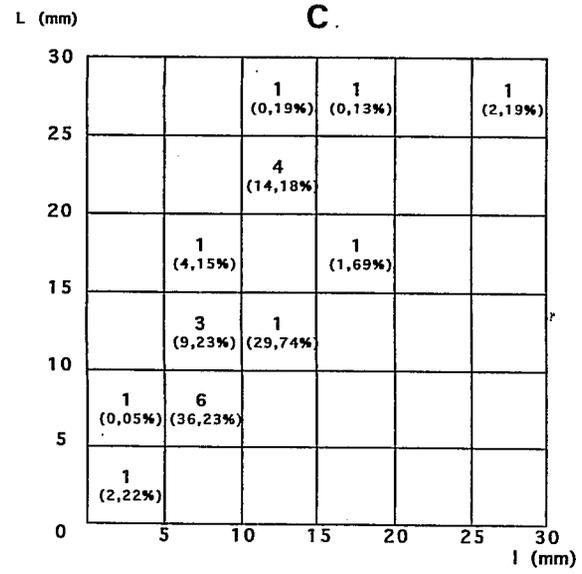


Figure 5. — Dimensions (longueur L et largeur l) des fruits consommés (A), des graines de ces fruits (B) et des parties ingérées (C). Dans chaque case figure le nombre d'espèces végétales pour la classe de taille et, entre parenthèses, le % PE correspondant.

de 1 000 fruits mûrs simultanément représentent plus de 50 % des quantités ingérées et du nombre d'espèces. Le Marail exploite donc une majorité d'espèces végétales à production massive.

Des 17 espèces végétales exploitées et dont l'abondance en forêt est connue, 8 (47 %) sont des espèces assez fréquentes, 5 (29 %) des espèces fréquentes et 4 (24 %) des espèces rares. La recherche alimentaire est donc principalement dirigée vers des espèces abondantes dans la zone d'étude.

e) *Nombre de diaspores par fruit*

Parmi les 21 espèces végétales dont les fruits sont consommés et dont le nombre de diaspores est connu, 12 n'ont qu'une seule graine, 17 en ont 1, 1-2, 2 ou 4 (Tab. VI). Les espèces à une seule graine représentent 88 % des quantités ingérées et celles comportant 1 à 4 graines 95 %. Cette très forte proportion de fruits à une seule graine est liée au type physiologique principalement représenté dans le régime : les fruits drupiformes.

f) *Type de tissu consommé*

Suivant un gradient de dureté du tissu ingéré, 18 (86 %) espèces végétales présentent des fruits à pulpe juteuse molle, 1 (5 %) des fruits à pulpe charnue mince, et 2 (10 %) des fruits à pulpe charnue épaisse (Tab. VI). Les tissus juteux et mous, du type cerise, représentent 67 % des quantités ingérées, pour 32 % de fruits à pulpe charnue épaisse et 1 % de fruits à pulpe mince.

g) *Protection du fruit et des graines*

Parmi les 21 espèces végétales pour lesquelles la protection du fruit est connue, 14 espèces sont d'un type mou (67 %), 1 est facile à ouvrir (5 %) et 6 s'ouvrent difficilement (28 %), ce qui représente respectivement 82 %, 8 % et 10 % des quantités ingérées (Tab. VI). Alors que la protection mécanique des fruits est faible, la protection des graines est importante pour 15 espèces (types d, d+, d++), marquée pour 2 espèces (type c) et réduite pour seulement 3 espèces (types a et b), soit respectivement 90 %, 5 % et 5 % des quantités ingérées.

h) *Dimensions des fruits, des graines et des parties ingérées*

Ces dimensions sont connues pour 21 espèces végétales représentant 93 % du régime alimentaire (Fig. 5). Le Marail ingère des fruits ou des parties de fruits ronds ou ovales de moins de 30 mm de large ; 85 % des fruits ingérés mesurent entre 5 mm et 15 mm de large. Ces fruits renferment des graines de moins de 15 mm de largeur ; 72 % sont d'une largeur comprise entre 5 mm et 10 mm, et transitent donc aisément dans le tube digestif.

i) *Récapitulation*

Le Marail s'alimente essentiellement dans la voûte et dans le sous-bois forestiers, de fruits mous, de moins de 30 mm de large, noirs ou jaunes, à pulpe

juteuse molle ou charnue et épaisse. Ces fruits sont principalement drupiformes et bacciformes, contenant 1 à 4 graines (surtout une seule), de moins de 15 mm de large, protégées par une enveloppe très indurée. Ils appartiennent à des espèces végétales fréquentes et abondantes en forêt guyanaise, et dont les semenciers produisent beaucoup de fruits mûrs simultanément.

III. DISCUSSION

A. — LE MARAIL ET LES AUTRES GRANDS OISEAUX FRUGIVORES : UN FRUGIVORE SÉLECTIF

Comparativement aux autres grands oiseaux frugivores syntopiques mais terrestres *Tinamus major*, *Crax alector* et *Psophia crepitans*, *Penelope marail* présente un régime faiblement diversifié, et concentre sa recherche des fruits sur un petit nombre d'espèces végétales (Tab. VII ; Erard, Théry & Sabatier, 1991). Nos observations de terrain rejoignent cette constatation : nous avons toujours vu le Marail s'alimenter sur un nombre réduit de plantes comparativement aux oiseaux précités ou à d'autres espèces étudiées comme le Coq-de-roche *Rupicola rupicola* (Erard, Théry & Sabatier, 1989 ; Théry & Larpin, sous presse), ou les Pipridae (Théry, 1990).

Sur le plan écologique, les indices de similitude entre régimes sont faibles, et ceci plus particulièrement durant la saison sèche (Tab. VIII). *Penelope marail* n'exploite qu'un petit nombre d'espèces bien souvent différentes de celles exploitées par *Tinamus*, *Crax* ou *Psophia*. Cependant, un recouvrement plus important des régimes intervient en saison sèche, écologiquement contraignante puisque les productions de fruits y sont minimales (Sabatier, 1985) ; la même relation a été décrite entre *Crax* et *Psophia* et *Crax* et *Tinamus* (Erard, Théry & Sabatier, 1991). Contrairement aux autres espèces qui, à cette saison, complètent leur régime par des proies animales, des fleurs ou d'autres éléments végétaux, le Marail demeure un frugivore strict.

Entre *Penelope* et *Crax*, le recouvrement des régimes est plus important au niveau annuel qu'à celui des saisons, traduisant un certain décalage dans la consommation des mêmes fruits, *Penelope* les consommant massivement dans l'arbre dès qu'ils commencent à mûrir, *Crax* picorant au sol ce qui tombe lors de l'exploitation (ou qui n'a pas été exploité) par les consommateurs arboricoles. Le recouvrement des régimes est très grand en saison sèche entre *Penelope* et *Psophia*, mais cela ne concerne que les fruits car, durant cette saison, *Psophia* capture beaucoup d'invertébrés (36 % du régime).

B. — SIGNIFICATION DE CETTE FRUGIVORIE SÉLECTIVE

Le Marail ne consomme donc en grande quantité que les fruits de 2-4 espèces végétales (cf. Tab. II) et, comparativement aux autres frugivores de même taille sur le même site et dans la même période, la liste des essences fruitières sur lesquelles il s'alimente est relativement courte. Une telle spécialisation est-elle plus apparente que réelle ?

TABLEAU VII

Nombre d'espèces végétales identifiées, nombre de tractus digestifs analysés, nombre moyen d'espèces végétales par tractus, indice de diversité de Simpson et importance des espèces dominantes dans les régimes alimentaires de quatre espèces de grands oiseaux frugivores en forêt guyanaise.

Espèce avienne	N (1)	Nt (2)	Nv (3)	D (4)	Espèces dominantes (5) n (% PE)
<i>Penelope marail</i>	24	43	1,5	5,1	2 (60 %)
<i>Tinamus major</i>	38	17	3,8	9,0	4 (55 %)
<i>Psophia crepitans</i>	55	76	1,6	7,5	3 (53 %)
<i>Crax alector</i>	80	69	3,4	14,0	5 (51 %)

(1) N = nombre d'espèces végétales exploitées ; (2) Nt = nombre de tractus digestifs examinés ; (3) Nv = nombre moyen d'espèces végétales par tractus digestif ; (4) D = indice de diversité de Simpson, cf. site, matériel et méthodes ; (5) n (% PE) = nombre d'espèces végétales dominantes dont l'importance quantitative dans le régime alimentaire est donnée entre parenthèses.

TABLEAU VIII

Similitude et recouvrement de la partie relative aux fruits dans le régime alimentaire de *Penelope marail*, comparé à ceux de *Crax alector*, *Psophia crepitans* et *Tinamus major*.

		SAISONS						ANNÉE	
		SÈCHE (08-11)		PLUIE 1 (12-03)		PLUIE 2 (04-07)		PE	PS
		PE (1)	PS (2)	PE	PS	PE	PS		
<i>Penelope/Crax</i>	C (3)		0,07		0,09		0,36		0,27
	R (4)	0,451	0,415	0,119	0,076	0,005	0,004	0,578	0,447
<i>Penelope/Psophia</i>	C		0,11		0,21		0,15		0,25
	R	0,945	0,716	0,101	0,326	0,010	0,008	0,367	0,309
<i>Penelope/Tinamus</i>	C		0,07		0,18		0,22		0,23
	R	0,130	0,259	0,155	0,098	0,010	0,006	0,109	0,115

(1) PE = poids égoutté ; (2) PS = poids sec ; (3) C = indice de similitude de Fleming ; (4) R = indice de recouvrement de Pianka (cf. site, matériel et méthodes).

Il est certain que nous manquons de données pour formuler une réponse bien étayée et tranchée. Notamment, nous ne possédons pas d'informations quantitatives sur les disponibilités en fruits (tant en richesse spécifique qu'en biomasse et répartition spatiale) durant la période d'étude. Plutôt que de voir dans cette sélectivité apparente un choix délibéré du Marail, nous sommes tentés de l'interpréter comme un effet des modalités de la quête alimentaire de l'oiseau qui doit concilier localisation, qualité et quantité des fruits et sécurité vis-à-vis des prédateurs. Au vu de sa taille et de ses mœurs arboricoles, il est énergétiquement

plus avantageux pour le Marail de venir dans un endroit précis se gaver de fruits riches en sucres (ex. *Eugenia*) ou en lipides (ex. *Euterpe*), produits massivement par des espèces à peuplements denses. Si l'on considère les deux espèces majeures du régime alimentaire du Marail, il apparaît qu'*Eugenia coffeifolia* est un arbuste abondant dans le sous-bois (43 ind./ha de DBH > 4 cm dans la zone d'étude) qui produit 5 000 à 12 000 fruits par pied en plusieurs mois (Sabatier, 1983). *Euterpe oleracea* constitue d'importantes formations dans les bas-fonds marécageux et produit ses fruits massivement (obs. pers.). Le Marail se déplace directement entre remises diurnes et d'importantes ressources en fruits, sans s'alimenter le long de son trajet. Par contre le Hocco, dont la taille de dindon réduit la gamme des prédateurs potentiels, s'alimente des fruits tombés au sol entre les mêmes arbres gros producteurs.

L'activité du Marail est concentrée dans une zone présentant un très petit nombre d'espèces végétales produisant leurs fruits en masse. Dans un autre type de forêt, ou au même endroit mais à une autre saison, on observe le même comportement mais sur des espèces végétales différentes. Le Marail profite donc des circonstances et n'est pas véritablement inféodé à certaines plantes. Nous ne pensons donc pas, mais des études complémentaires sont nécessaires, qu'il faille voir dans cette frugivorie restrictive une sélection ni même l'indice de relations coévolutives marquées entre le Marail et les espèces végétales dont il consomme les fruits. Les plantes les plus représentées dans son régime ont d'ailleurs leurs fruits consommés par d'autres espèces animales (Sabatier, 1983; Erard & Sabatier, 1989; Erard, Théry & Sabatier, 1989 & 1991; Sist, 1989; obs. pers.). Ainsi, dans le cas d'*Eugenia coffeifolia* (Sabatier, 1983; obs. pers.), sur les 17 consommateurs observés (9 oiseaux et 3 mammifères arboricoles, 5 oiseaux terrestres), 11 sont des disséminateurs (9 oiseaux dont 1 terrestre et 2 mammifères arboricoles). Le Marail est toutefois le consommateur le plus régulier et son rôle est sans doute — avec peut-être celui de *Turdus albicollis* (Turdidae) — le plus important dans la dissémination des graines de cette espèce végétale (dont 21 % à 35 % sont éloignées du semencier, Sabatier, 1983).

C. — LE RÔLE DU MARAIL DANS LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE

Le Marail est un disséminateur efficace des espèces végétales exploitées. Les graviers contenus dans le gésier n'altèrent pas les capacités de germination des graines, comme c'est le cas chez le Grand Tinamou *Tinamus major* et le Hocco *Crax alector* (Erard & Sabatier, 1989; Erard, Théry & Sabatier, 1991). La mise en terre systématique des graines prélevées dans l'ampoule rectale est suivie de germinations, montrant que celles-ci conservent leurs potentialités de développement (obs. pers., G. Maury-Lechon com. pers.).

Le Marail est un oiseau solitaire ou qui vit en paires ou familles. Il est peu mobile en ce sens qu'il ne circule pas en permanence ni même en continu sur son domaine, contrairement à d'autres frugivores arboricoles comme les Cotingidae et les Pipridae (Erard, Théry & Sabatier, 1989; Théry, 1990, 1992; obs. pers.). Les individus des deux sexes se tiennent dans un secteur donné à proximité d'une source de nourriture. Ils effectuent des navettes entre le gagnage et le site de repos, généralement situé en bordure d'un chablis ou dans un rideau de lianes. Leur progression ne s'effectue qu'au cours de brefs vols et surtout de déplacements rapides le long des branches. Ils effectuent ainsi quotidiennement des mouvements

réguliers de va-et-vient sur une série de parcours précis de 100 à 300 mètres, qui suivent les cheminements de la végétation et le long desquels ils disséminent les graines des fruits qu'ils consomment. La dissémination a bien sûr lieu aussi sous les sites de repos. Le Marail joue donc un rôle certain en éloignant les graines du semencier, en les disséminant en bordure de chablis, c'est-à-dire dans des sites où la régénération est active (« escape hypothesis » et « colonization hypothesis » de Howe & Smallwood, 1982), et en alimentant la banque de graines du sol. Dans le cas précis des *Euterpe* qui constituent une part importante de son alimentation, il pourrait contribuer à leur dissémination et à leur colonisation des bas-fonds humides qui représentent un biotope majeur pour ces palmiers.

SUMMARY

The diet of the Marail Guan (*Penelope marail*) was studied by analysis of the digestive tract contents of birds hunted at different seasons, from 1977 to 1983, in a pristine lowland rainforest along the Arataye river in French Guiana. The characteristics of the fruits consumed, and of the fruiting plants, were given special attention.

This guan preys only occasionally upon insects or other invertebrates and feeds almost exclusively on fruits the seeds of which it disseminates. It looks for fruits both in the canopy and in the understorey. Most ingested fruits are black or yellow, soft-skinned, thick fleshy or with a juicy soft pulp, and less than 30 mm wide. They are mostly drupes or berries which enclose 1-4 seeds (usually a single one) less than 15 mm wide and protected within a very hard envelope. They belong to high standing crop plants that are frequent to abundant in the forest.

By comparison with the three other large frugivorous bird species (*Tinamus major*, *Crax alector* and *Psophia crepitans*) which were studied at the same time on the same spot, *Penelope marail* appears to be a selective frugivore. Four plant species account for 75 % of its diet (two of them representing 60 %) which includes 23 plant species, against 80 for the Black Curassow, 55 for the Common Trumpeter, and at least 38 for the Great Tinamou. This selectivity and the role the guan plays in forest dynamics are discussed, particularly in term of foraging behaviour.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre gratitude au Muséum National d'Histoire Naturelle qui a financé les diverses missions sur l'Arataye. Le CNRS, l'ORSTOM et l'Office National de la Chasse ont participé au bon déroulement de ces missions et à l'exploitation des données. Nous remercions également les participants de ces missions qui ont veillé au prélèvement et à la préservation des tractus digestifs des animaux chassés, plus particulièrement S. Barrier, G. Dubost, J.-P. Gasc, M. Guillotin et G. Maury-Lechon, ainsi que M. Atramentowicz, A. Brosset, P. Charles-Dominique, L. Granjon et M. Perret pour leurs critiques constructives du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.M. & PRÉVOST, M.F. (1981). — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 341-435.

- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. (1990). — Introduced and cultivated fleshy fruited plants : consequences for a mutualistic Mediterranean plant-bird system. Pages 399-416 in F. di Castri, A. Hansen & M. Debussche (eds) *Biological Invasions in Europe and in the Mediterranean Basin*. Kluwer, Dordrecht.
- DELACOUR, J. & AMADON, D. (1973). — *Curassows and Related Birds*. American Museum of Natural History, New York.
- ÉRARD, C. (1986). — Richesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux : une comparaison Gabon-Guyane. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., A (Zool.)*, 132 : 53-66.
- ÉRARD, C. (1989). — Bird community structure in two rainforests : Africa (Gabon) and south America (French Guiana). A comparison. Pages 89-122 in M. Harmelin-Vivien & F. Bourlière (eds) *Vertebrates in Complex Tropical Systems, Ecological Studies*, 69. Springer Verlag, New York.
- ÉRARD, C. & SABATIER, D. (1989). — Rôle des oiseaux frugivores terrestres dans la dynamique forestière en Guyane française. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 19 : 803-815.
- ÉRARD, C., THÉRY, M. & SABATIER, D. (1989). — Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane française. Relations avec la frugivorie et la zoochorie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 47-74.
- ÉRARD, C., THÉRY, M. & SABATIER, D. (1991). — Régime alimentaire de *Tinamus major* (Tinamidae), *Crax alector* (Cracidae) et *Psophia crepitans* (Psophiidae) en forêt guyanaise. *Gibier Faune Sauvage*, 8 : 183-210.
- ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (eds) (1986). — *Frugivores and Seed Dispersal*. W. Junk Publ., Dordrecht, Boston & Lancaster.
- FLEMING, T.H. (1979). — Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.*, 19 : 1157-1172.
- FORD, H.A. & PATON, D.C. (eds) (1986). — *The Dynamic Partnership : Birds and Plants in Southern Australia*. Govt Printer, Adelaide.
- FOSTER, R.B. (1973). — *Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama*. Ph. D. dissertation, Duke University, Durham, North Carolina.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. (1974). — Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 63 : 881-919.
- GASC, J.-P. (1986). — Le peuplement herpétologique d'*Astrocaryum paramaca* (Arécacées), un palmier important dans la structure de la forêt en Guyane française. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., A (Zool.)*, 132 : 97-107.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., EMMONS, L., FEER, F., HECKESTWEILER, P., MOUNGAZI, A., QURIS, R. & SOURD, C. (1985). — Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 405-434.
- GUILLOTIN, M. (1981). — *Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers terrestres de Guyane française*. Thèse de 3^e Cycle. Montpellier.
- HILTY, S.L. (1980). — Flowering and fruiting in a premontane rain forest in Pacific Columbia. *Biotropica*, 12 : 292-306.
- HOWE, H.F. (1988). — *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press, New York & Oxford.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.
- LEVINS, R. (1968). — *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- MALMBORG, P.K. & WILLSON, M.F. (1988). — Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor*, 90 : 173-186.
- MAURY-LECHON, G. & PONCY, O. (1986). — Dynamique forestière sur six hectares de forêt dense humide de Guyane française, à partir de quelques espèces de forêt primaire et de cicatrisation. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., A (Zool.)*, 132 : 211-242.
- PANNELL, C.M. & WHITE, F. (1988). — Patterns of speciation in Africa, Madagascar, and the tropical Far East : regional faunas and cryptic evolution in vertebrate-dispersed plants. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 25 : 639-659.
- PIANKA, E.R. (1973). — The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 53-74.
- PRÉVOST, M.F. (1983). — Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 121-145.

- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3^e Cycle. Montpellier.
- SABATIER, D. (1985). — Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 289-320.
- SIST, P. (1989). — *Stratégies de régénération de quelques palmiers en forêt guyanaise (phénologie, dissémination, démographie)*. Thèse Doctorale, Université de Paris VI.
- SNOW, B. & SNOW, D. (1988). — *Birds and Berries*. Poyser T. & A.D., Calton, GB.
- THÉRY, M. (1990). — *Ecologie et comportement des oiseaux Pipridae en Guyane : leks, frugivorie et dissémination des graines*. Thèse Doctorale, Université de Paris VI.
- THÉRY, M. (1992). — The evolution of leks through female choice : differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30 : 227-237.
- THÉRY, M. & LARPIN, D. (sous presse). — Seed dispersal and vegetation dynamics at a Coq-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *J. Trop. Ecol.*
- TOSTAIN, O., DUJARDIN, J.-L., ÉRARD, C. & THIOLLAY, J.-M. (1992). — *Oiseaux de Guyane*. Société d'Etudes Ornithologiques, Paris.
- WHEELWRIGHT, N.T., HABER, W.A., MURRAY, K.G. & GUINDON, C. (1984). — Tropical fruit-eating birds and their food plants : a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, 16 : 173-192.