

ROLES DES OISEAUX FRUGIVORES TERRESTRES
DANS LA
DYNAMIQUE FORESTIERE EN GUYANE FRANCAISE

Christian ERARD

Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux)
Museum national d'Histoire naturelle
55, rue Buffon. 75005 Paris. FRANCE

Daniel SABATIER

Section Botanique
Centre ORSTOM
B.P. 165 - 97323 Cayenne Cedex. Guyane française

Congrès Ornithologique d'Ottawa, Juin 1986

19 FEV. 1996

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B48346 Ex: 1

Les années récentes ont vu se développer un intérêt pour les relations plantes - animaux frugivores, à la suite de travaux particulièrement stimulants comme ceux de Corner (1949), Van der Pijl (1969), Janzen (1970, 1971, 1980), Snow (1971), McKey (1975). Chez les oiseaux, les recherches ont essentiellement, pour ne pas dire en totalité, porté sur les espèces arboricoles, surtout celles qui dispersent les diaspores. Des relations mutualistes entre

se développait une théorie voyant dans ces interactions le résultat d'une co-évolution. Toutefois, l'engouement initial pour ces idées théoriques semble devoir être tempéré par divers arguments relatifs à des contraintes qui limitent sérieusement les possibilités de coévolution (cf. Wheelwright et Orians 1982, Howe 1984, Herrera 1985).

Les frugivores terrestres aviens ont été délaissés, sans doute parce que leur action ne se résume-t-elle qu'au ramassage des fruits tombés au sol,

Dans le présent travail, nous amorçons l'étude des gros frugivores terrestres et montrons que si certains sont des prédateurs de diaspores, d'autres dispersent efficacement ces dernières.

SITE ET METHODE D'ETUDE

LES FRUGIVORES TERRESTRES

9 espèces sont présentes, seules les grosses : Hocco alector (Crax alector, Cracidae), Agami trompette (Psophia crepitans, Psophiidae) et Grand Tinamou ou T. magoua (Tinamus major, Tinamidae) ont été systématiquement étudiées.

a) Caractéristiques morphologiques.

Crax alector : oiseau de grande taille : poids moyen 2985 g (N=40; $\sigma = 297,04g$), mâles un peu plus gros que femelles ($\bar{P}\sigma = 3075g$, N=14, $\sigma = 394,07g$; $\bar{P}\phi = 2846g$, N= 16, $\sigma = 239,77g$). Le tube digestif présente un jabot bien développé qui, plein, peut contenir 50g de matière alimentaire (62,2g ont été pesés sur un individu), représentant jusqu'à 126 graines de 13x8mm ou 80 graines de 17x11mm. Le gésier est muni d'une musculature puissante; les graines y sont écrasées. Le broyage se trouve mécaniquement renforcé par la présence régulière dans l'estomac de petits cailloux : en moyenne 7g par individu (14,6% du contenu du gésier). Ne sont épargnés que de rares graines de très petite taille.

(1 intestin sur 6).

Tinamus major : il affiche un poids moyen de 974,6g (N=14, $\sigma = 217,40g$). Le tube digestif présente les mêmes caractères que celui de Crax, à savoir un jabot qui peut contenir 15g d'aliments (soit 3 grosses graines de 30x20mm) et un estomac musculaire où les graines sont broyées, l'écrasement étant amplifié par les petits cailloux régulièrement présents dans le gésier (2,3g en moyenne, 18,2% du contenu). L'intestin ne reçoit que de rares petites graines intactes (ϕ 1mm), dans 1 cas sur 9.

Psophia crepitans : l'espèce possède un poids moyen de 1070,7g (N=36, $\sigma = 120,87g$). Contrairement aux deux autres, elle ne montre pas un jabot bien développé: la nourriture atteint rapidement l'estomac. Ce dernier n'est pas musculaire, de sorte que les aliments n'y sont pas broyés. En aucun cas les graines ne se trouvent cassées et elles transitent dans l'intestin sans subir de dommage mécanique.

b) Caractéristiques éco-éthologiques.

Ces oiseaux se rencontrent sur le sol, ne se perchent que la nuit et quand ils ,
sont effrayés. Les Hocos se perchent toutefois pendant le repos diurne, surtout en
début d'après - midi. Ils se rencontrent par couples ou en familles, circulant sur

uniquement les fruits, paraissant même plutôt opportuniste dans son comportement alimentaire : elle picore des fruits de ci de là mais se gave lorsqu'elle arrive dans une zone où plusieurs pieds d'une même espèce produisent en même temps (cf. les 4 premières espèces du tableau 3). Dans le cas de Crax, en revanche, la recherche de pieds gros producteurs est systématique : l'oiseau vient donc se gaver à points fixes.

Quant à Fiscula, son comportement est celui de l'Agami mais avec une spécialisation

sur les fruits.

Le tableau 2 montre que chaque espèce avienne consomme un grand nombre d'espèces de fruits (rappelons ici que notre échantillon ne porte que sur les deux-tiers du cycle annuel) mais qu'elle en partage certaines avec les autres grands frugivores : 31,1% pour le Hocco, 44,7% pour l'Agami et 45,5% pour le Gd Tinamou. Nous pouvons calculer un indice de similitude $C = 2W / (A + B)$ (cf. Fleming 1979) qui varie entre 0 (régimes différents) et 1 (régimes identiques) et où $A =$ nombre d'espèces végétales consommées par chaque frugivore et $W =$ nombre d'espèces en commun. Nous obtenons ainsi 0,26

p_{ij} et p_{ik} représentent respectivement les proportions de l'item i dans le régime de l'espèce j ou k . Nous obtenons des indices de 0,41 entre Crax et Psophia, de 0,18 entre Ceryx et Tinamus et de 0,06 entre Psophia et Tinamus. Il est certain que si nous

des arbrisseaux de quelques décimètres de hauteur et qui ne sont guère dispersés par d'autres oiseaux, hormi ceux du genre Turdus (i.e. T. albicollis, obs. pers.) et peut-être quelques Pipridés.

3) selon le type de fruit.

Dix catégories ont été distinguées : A = fruits mous à plusieurs graines noyées dans la pulpe (type baies), les graines étant minuscule (<2mm) (A1), petites (2-6mm) (A2) ou grosses (>6mm) (A3); ^{B =} fruits plus ou moins mous (type drupes) à pulpe externe entourant une seule unité de dissémination de taille <6mm (B1) ou >6mm (B2); C = fruits à enveloppe externe indurée déhiscente (type capsule), libérant des graines <2mm (C1) ou de 2 à 6mm (C2) ou >6mm (C3), noyées dans une pulpe ou au moins garnies d'un tissu pulpeux; D = fruits (type cabosses) à enveloppe externe indurée non déhiscente, renfermant des graines de >6mm; E = fruits indéhiscentes et sans pulpe (type akène). Le tableau 6 montre la répartition des ces types de fruits selon les consommateurs. Il indique des différences dans les choix des fruits entre Crax (A2, C3, D et E), Psophia (A2, B2) et Tinamus (B2, C3). Il souligne aussi que tous mangent des fruits durs (capsules) mais ont une préférence pour les fruits mous, que si l'Agami consomme en gros autant de baies que de drupes (15 vs 11 sp.), le Hocco est plus baccivore que le Tinamou (16 vs 8 sp.) qui en revanche absorbe plus de drupes (14 vs 7 sp.). On remarque aussi que seul le Hocco ingère des fruits très durs (6 sp.). Si nous classons les fruits en fonction de la taille des graines : petites (A1 + C1), moyennes (A2+B1+C2) et grosses (A3+B2+C3+D+E), nous trouvons, dans l'ordre, 5, 15 et 30 espèces pour Crax, 5, 17 et 16 pour Psophia, 1, 7 et 25 pour Tinamus; ce qui montre à l'évidence que les destructeurs de graines recherchent bien les fruits à grosses graines.

4) selon les caractéristiques de production, d'abondance et de répartition des plantes

Dans le tableau 7, les producteurs de fruits ont été classés en fonction de l'importance de leur production (faible (+) = fruits isolés; réduite (++) = moins d'une centaine de fruits; importante (+++) = quelques centaines de fruits; volumineuse (++++) = plusieurs centaines ou milliers de fruits), de leur abondance en forêt primaire (+ = rare ou peu fréquent; ++ = fréquent; +++ = abondant) et selon qu'ils sont isolés ou en agrégats. Ces catégories sont certes grossières, en raison de l'insuffisance de la con-

naissance actuelle de ces plantes. Néanmoins le tableau 7 fait ressortir que les végétaux à production importante ou volumineuse tendent à être un peu plus recherchés par les destructeurs de graines que sont Crax et Tinamus que par Psophia qui apparaît plus généraliste. On remarquera la tendance de Crax à consommer les fruits des espèces très abondantes et celle de Psophia, plus marquée, à se nourrir de fruits d'espèces distribuées en agrégats. Si nous combinons les caractéristiques d'abondance et de production des plantes, nous remarquons que 67,5% des fruits de Crax sont issus de plantes à production volumineuse, rares (21,6%) ou fréquentes (24,3%) et de plantes à production réduite mais fréquentes (21,6%). Les fruits de Psophia proviennent pour 65,6% de plantes fréquentes à production réduite (31,2%) ou volumineuse (18,7%) et de plantes rares à production volumineuse (15,6%); ceux de Tinamus, pour 67,9% concernent des plantes fréquentes à production volumineuse (32,1%) ou réduite (17,9%) et de plantes

parfois de minuscules dans leurs fientes. Nous avons trouvé des graines intactes (germination en pot) de Moraceae (Cecropia obtusa, Coussapoa latifolia^o et microcephala) et Araliaceae (Oreopanax capitatum) chez Crax et Tinamus (°). Les Hocos et Tinamous pourraient limiter la compétition entre les plantules ou la propagation des parasites en éclaircissant le tapis de graines sous ou au voisinage de la couronne des arbres gros producteurs. En détruisant les graines et/ou plantules d'espèces données, ils favoriseraient les végétaux délaissés ou dégageraient des sites de germination. 5°) Psophia est bon disséminateur de diaspores et principal disperseur des graines des plantes du sous-bois. Sur 13 arbrisseaux distribués en agrégats, 10 sont dispersés par les bandes d'Agamis et sur les 15 espèces à fruits bleus, violets ou noirs, 13 ont des fruits mous et 8 sont dispersées par ce même oiseau (2 Arécaceae, 1 Humiriaceae, 1 Myrsinaceae et 4 Rubiaceae). L'Agami favorise les végétaux en dispersant les graines par rapport au pied producteur : d'une part simplement en les éloignant de la couronne (modèle de Janzen-Connell, validé par ex. par Platt 1976, Salomonson 1978, Clark et Clark 1981, 1984, Howe et Smallwood 1982, Beuret, Dubost, Erard et Lehoucq inédit), et d'autre part en les déposant dans des sites prévisibles (par ex. Ardisia quiensis Myrsinaceae, qui a besoin de la proximité de l'eau ou Euterpe oleracea Arécaceae, des bas-fonds humides). Il entre dans le cadre de l' "Escape Hypothesis" (Howe et Smallwood 1982) en permettant aux diaspores de s'éloigner du pied-mère et d'augmenter leurs chances de survie. Il répond aussi à la "Colonization Hypothesis" en dispersant les diaspores dans de nombreux sites où elles peuvent trouver des conditions adéquates pour leur germination ou entrer dans la "banque de graines" (potentiel séminal édaphique d'Alexandre 1982) et attendre une situation favorable à leur développement. Beaucoup des fruits consommés et dispersés par Psophia le sont également par certains oiseaux et mammifères arboricoles. Le rôle de l'Agami n'est pas uniquement de disperser ce qui est "gâché" par les consommateurs-disperseurs arboricoles mais aussi de disséminer les diaspores des pieds producteurs qui n'ont pas ou peu reçu la visite des arboricoles. Cette remarque est importante car notre expérience - tant en Afrique qu'en Guyane - nous a toujours enseigné qu'un arbre en fruits, même très productif, n'attire pas obligatoirement les consommateurs, ceci en raison des risques de prédation selon la struc-

ture forestière de son environnement immédiat et de la répartition, de la diversité et des potentialités nutritives des pieds producteurs du moment (cf. aussi McAtee 1947, Howe et Primack 1975, Pratt et Stiles 1983, Herrera 1985). La coloration et le type des fruits ainsi que les caractéristiques biologiques des plantes du sous-bois répondent bien aux divers traits du comportement alimentaire de l'Agami qui peut ainsi assurer la dissémination des diaspores. S'il existe des relations de mutualisme entre l'Agami et des plantes, il ne peut s'agir de coévolution au sens de Janzen (1980). Nous ne pourrions que répéter ici l'argumentation théorique de Wheelwright et Orians (1982) et de Herrera (1985) sur les diverses contraintes qui peuvent contrecarrer la mise en place de relations coévolutives étroites entre une plante et un animal.

Tableau 1.- Composition globale (en %) du régime alimentaire des

grands frugivores terrestres de forêt guyanaise.

et Pousses

large

Tableau 2.- Richesse spécifique des fruits consommés
 et répartition des espèces selon qu'elles
 sont ou non partagées avec l'un ou avec
 les deux autres gros frugivores terrestres
 de forêt guyanaise

Partage	avec le Toucan	avec Crax	avec Tinamus	avec Psophia	avec aucun
---------	----------------------	--------------	-----------------	-----------------	---------------

Tableau 3.- Composition quantitative de la partie relative aux fruits dans le régime alimentaire des gros frugivores terrestres de forêt guyanaise.

<u>CRAX ALECTOR</u>		<u>PSOPHIA CREPITANS</u>		<u>TINAMUS MAJOR</u>	
Guarea Kunthiana (Ml)	23,82%	+Euterpe oleracea (Ar)	36,84%	Guarea gomma (MI)	15,79%
Eugenia coffeifolia (Mr)	16,83%	+Eugenia coffeifolia (Mr)	29,17%	Virola sp (My)	15,19%
Guarea gomma (Ml)	9,86%	+Ind. sp. 3	7,71%	" surinamensis (My)	14,07%
+Coussapoa latifolia (Mo)	8,78%	+Renealmia quianensis (Zi)	3,98%	Licania sp (Ch)	12,82%
Dussia discolor (Pa)	6,99%	+Humiria balsamifera (Hu)	3,01%	Virola multicostata (My)	6,71%
Pouteria sp (Sp)	6,18%	+Ind. sp. 11	2,39%	Guatteria sp. 1 (An)	4,73%

Tableau 4.- Types biologiques des plantes produisant les
fruits consommés par les gros frugivores terrestres.

	GA	A	AR	a	E	L	1	N
<i>Crax alector</i>	17	4	5	7	3	1	1	38
<i>Psophia crepitans</i>	6	3	4	12	3	4	—	32
<i>Tinamus major</i>	12	2	7	6	1	1	—	29
Ensemble	30	8	11	16	4	4	1	74

Tableau 5.- Coloration des fruits consommés par les gros
frugivores terrestres de forêt guyanaise.

	Cryptique	Blanc	Jaune/ Rouge	Rouge	Bleu/ Violet	Noir	TOTAL
<i>Crax alector</i>	7	4	9	13	2	3	38
<i>Psophia crepitans</i>	2	2	7	13	4	4	32
<i>Tinamus major</i>	5	2	4	11	2	5	29
Ensemble	14	5	14	26	6	9	74

Tableau 6 .- Types des fruits consommés par les gros frugivores terrestres de forêt guyanaise.

	FRUITS MOUS			FRUITS DURS			FRUITS TRES DURS			N	
	Baies			Drupes		Capsules			Cabosses		Akènes
	A1	A2	A3	B1	B2	C1	C2	C3	D		E
Crax alector	5	8	3	2	5	-	1	8	5	1	38
Psophia crepitans	4	9	2	4	7	1	2	3	-	-	32
Tinamus major	1	4	3	3	11	-	-	7	-	-	29
Ensemble	7	12	6	6	18	1	3	15	5	1	74

Tableau . 7 .- Caractéristiques des plantes dont les fruits sont consommés par les gros frugivores terrestres en forêt guyanaise.

Plante Consommateur	Production				Abondance en Iaire			Répartition des pieds	
	+	++	+++	++++	+	++	+++	isolés	agrégats
Crax alector (N = 37)	0	10	7	20	11	19	7	29	8
Psophia crepitans (N = 32)	2	13	6	11	8	20	4	19	13
Tinamus major (N = 28)	1	8	5	14	8	16	4	21	7
Ensemble (N = 72)	2	22	12	36	21	41	10	54	18

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE, D. Y. (1982).-- Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, 37 : 579-588.
- CLARK, D.A. et CLARK, D.B. (1981).-- Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of Bursera graveolens (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia (Berl.)*, 49 : 73-75.
- CLARK, D.A. et CLARK, D.B. (1984).-- Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.*, 124 : 769-788.
- CONNELL, J.H. (1971).-- On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. p. 298-310 in P. J. den Boer et G.R. Gradwell (edit.) "Dynamics of population". Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, 1970. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CORNER, E.J.H. (1949).-- The Durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot.* 13 : 317-414.
- ERARD, C. (1986).-- Richesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux : une comparaison Gabon-Guyane. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, A, Zool., 132 : 53-66.
- FLEMING, T.H. (1979).-- Do tropical frugivores compete for food ? *Amer. Zool.*, 19 : 1157-1172.
- GASC, J.P. (1986).-- Le peuplement hérapétologique d'Astrocaryum paramaca (Arecacées), un palmier important dans la structure de la forêt en Guyane française. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, A, Zool., 132 : 97-107.
- 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., ROUSSILHON, C. et THIOLLAY, J.-M. (1985).-- Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia (Berl.)*, 65 : 324-337.

GUILLOTIN, M. (1981).- Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers terrestres de Guyane française. Thèse, Montpellier.

HERRERA, C.M. (1985).- Determinants of plant-animal coevolution : the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44 : 132-141.

- bavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. In P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely et F.G. Buckley (edit.) "Neotropical ornithology". Ornithol. Monogr., 36 : 865-897.
- PIANKÁ, E.R. (1973).- The structure of lizards communities. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4 : 53-74.
- PLATT, W.J. (1976).- The natural history of a fugitive prairie plant (Mirabilis hirsuta (Pursh) MacM.). Oecologia (Berl.), 22 : 399-409.
- PRATT, T.K. et STILES, E.W. (1983).- How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed : implications for seed dispersal. Am. Nat., 122 : 797-805.
- SABATIER, D. (1983).- Fructification et dissémination en forêt guyanaise : l'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse, Montpellier.
- SALCMONSON, M.G. (1978).- Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper fruit. Oecologia (Berl.), 32 : 333-339.
- SNOW, D.W. (1971).- Evolutionary aspects of fruit eating by birds. Ibis, 113 : 194-202.
- TURCEK, F.J. (1963).- Color preferences in fruit and seed-eating birds. Proc. Int. Orn. Congr., 13 : 285-292.
- VAN der PIJL, L. (1969).- Principles of dispersion in higher plants. Berlin : Springer Verlag.
- WHEELWRIGHT, N.T. et JANSON, C.H. (1985).- Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. Am. Nat., 126 : 777-799.
- WHEELWRIGHT, N.T. et ORIAN, G.H. (1982).- Seed dispersal by animals : contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat., 119 : 402-413.