

DK 530 295

BA_TH 1293

Université Montpellier II
Sciences et Techniques du Languedoc
Place Eugène Bataillon
34095 MONTPELLIER Cedex 5

CIRAD-EMVT
TA 30 / B
Campus International de Baillarguet
34398 MONTPELLIER Cedex

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

L'ORNITHOCHORIE :
COMMENT EVALUER
L'IMPACT DE CE PHENOMENE ?

par

Sylvain GOMEZ

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

BA
TH1293

Année universitaire 2004-2005



CIRAD

000073222

RESUME ET MOTS-CLES

L'ornithochorie est un des nombreux phénomènes de zoochorie participant à la dissémination des propagules des espèces végétales. Les oiseaux peuvent en effet propager les graines sur de longues distances. Combinée à d'autres phénomènes (anthropiques ou naturels), elle peut avoir une forte influence dans la régénération, l'établissement, la structuration ou la régulation de certains peuplements. Aussi est-il intéressant de se demander quel peut être le rôle des oiseaux frugivores (qu'ils soient indigènes ou introduits) sur la végétation d'un territoire.

Durant ces dernières décennies, de nombreuses études ont été menées en France et à l'étranger (Sénégal, Guyane, Chili, Australie, Ile d'Henderson, ...) pour évaluer l'impact de ce phénomène. Cette évaluation peut être décomposée en plusieurs parties :

- la définition des régimes alimentaires des oiseaux exploitants,
- l'appréciation de leur pouvoir disséminateur,
- et l'étude de l'impact de l'ingestion des graines sur la germination.

La définition des régimes alimentaires des oiseaux a été faite via des observations directes en milieu naturel, l'analyse des tractus digestifs et/ou une analyse des fientes. Dans les trois cas, il a été plus ou moins possible de confirmer la frugivorie de certains oiseaux, cerner la phénologie des espèces végétales et de mettre en évidence une sélection des fruits consommés et des préférences alimentaires. Ce dernier point a été expliqué par une caractérisation des fruits (forme, taille, poids, couleurs, disponibilité, abondance, ...).

Quant à la dissémination (assurée parfois par les oiseaux frugivores), elle s'avère très importante pour l'établissement des descendants d'une plante. En effet pour certaines espèces végétales, les graines transportées loin du semencier échappent à une mortalité plus sévère au niveau du pied mère et peuvent atteindre des sites plus favorables à sa germination. D'autres espèces en revanche n'ont pas d'intérêt à se faire disséminer : le temps de rétention dans l'appareil digestif des consommateurs doit donc être court. Ces différences peuvent être expliquées par la constitution chimique de la pulpe des fruits qui développent certaines caractéristiques accélérant ou ralentissant le temps passé dans l'organisme de l'oiseau. L'appréciation du pouvoir disséminateur de l'avifaune peut se faire en captivité avec la mesure du temps de rétention des graines dans l'appareil digestif des oiseaux qui peuvent les déféquer ou les régurgiter. Des résultats ont montré que ce dernier est fonction de l'espèce végétale et de l'espèce d'oiseau.

Outre la dissémination des graines, les oiseaux peuvent aussi améliorer la germination de ces dernières en les dépulpant. Ce dépulpage les libère en effet de substances inhibitrices et facilite les échanges avec le milieu extérieur. Mais les tests de germination réalisés lors des différentes études n'ont pas tous révélé une optimisation de la germination. Il semblerait que les effets de l'ingestion sur la germination diffèrent d'une région du globe à l'autre.

Mots-clés : ornithochorie – frugivorie – fruit - oiseau

SOMMAIRE

Résumé et mots-clés

Sommaire	1
Introduction	2
I. La dispersion et ses modalités	3
1.1 - Définitions	3
1.2 - Dispersion par des agents passifs	3
1.3 - Dispersion par des agents actifs : la zoochorie	3
1.4 - Adaptation du propagule au mode de dispersion	4
1.5 - Rôle de l'ornithochorie dans les dynamiques	4
II. Evaluation de l'impact de l'ornithochorie	6
2.1 - <u>Cerner les espèces exploitées et les espèces exploitants</u>	6
2.1.1 - Au Sénégal	6
2.1.1.1 - L'observation	6
2.1.1.2 - Résultats : des objets d'étude bien définis	7
2.1.2 - En Guyane	8
2.1.2.1 - Analyse des tractus digestifs	8
2.1.2.2 - Résultats : confirmation d'une frugivorie orientée	9
2.1.3 - Sur l'île d'Henderson	9
2.1.3.1 - Observation, étude des fruits et analyse des fientes	9
2.1.3.2 - Résultats : une frugivorie sélective	11
2.2 - <u>Se rendre compte du pouvoir disséminateur des oiseaux</u>	11
2.2.1 - Mesure du « MRT »	13
2.2.2 - Résultats : des temps de rétention fonction des espèces	13
2.3 - <u>Définir l'impact de l'ingestion sur la germination</u>	14
2.3.1 - Au Sénégal	14
2.3.1.1 - Tests de germination et suivi d'une parcelle	14
2.3.1.2 - Résultats : une amélioration de la germination	15
2.3.2 - En France (Montpellier)	16
2.3.2.1 - Tests de germination	16
2.3.2.2 - Des résultats variant d'une zone à une autre ?	17
Conclusion	18
Bibliographie	19

INTRODUCTION

L'étude des interactions entre les plantes et les animaux est essentielle pour comprendre parfaitement le fonctionnement de certains écosystèmes, et plus particulièrement celui des écosystèmes tropicaux. En effet, il a été prouvé qu'entre 70 et 95 % des espèces végétales qui s'y développent sont dispersés par des animaux frugivores (FOSTER, 1973 ; FRANKIE *et al.*, 1974 ; HILTY, 1980 ; GAUTIER-HION *et al.*, 1985). Ces plantes développent en effet de nombreux stratagèmes pour bénéficier de ce service.

Les frugivores, et notamment les oiseaux, joueraient donc un rôle important dans les processus de régénération forestière, ainsi que dans la mise en place, la structuration et la régulation des peuplements.

Comment se situe l'ornithochorie parmi les autres modes de dissémination ? Quelle peut être son importance ? Comment évaluer le rôle que jouent les oiseaux dans le devenir des semences ?

Le présent document tente de répondre à ces questions en s'appuyant sur les méthodes et les résultats de différentes études menées sur le sujet durant ces trois dernières décennies, lesquelles donnent quelques pistes pour de futures études portant sur le sujet.

I. LA DISPERSION ET SES MODALITES

1.1 - Définitions

Le mode de dispersion d'une plante correspond à la façon dont ses propagules se dispersent à la surface du globe.

On entend par « propagule » l'unité de propagation d'une plante. Il peut s'agir d'une spore, d'une graine, d'un fruit, d'un cône ou d'une inflorescence, d'une partie végétative ou de la plante entière. Différents classements de propagules ont été proposés afin d'évaluer le pouvoir de dispersion de ces derniers. DANSEREAU (1957) effectue un classement selon leur morphologie (taille, appendices, constitution,...) dans l'espoir de refléter dans sa totalité leur potentiel de dispersion. Mais celui-ci est très dépendant de la façon dont le propagule est dispersé par les agents disperseurs (agents physiques, insectes, oiseaux, mammifères) qui peuvent considérablement augmenter la distance de propagation.

Une classification écologique (qui réfère directement à l'agent disperseur et/ou au mode d'expulsion) du mode de dispersion a donc été proposée. (VAN DER PIJL, 1982)

1.2 - Dispersion par des agents passifs

Les agents disperseurs ne recherchent pas activement le propagule. Ce sont essentiellement des agents physiques qui agissent au hasard. Les propagules sont souvent associés à une « stratégie r » (production d'unités de propagation petites et nombreuses dans l'optique d'une colonisation des milieux pionniers).

Quelques exemples :

- l'anémochorie, dispersion par le vent,
- l'hydrochorie, dispersion par l'eau,
- l'épi-zoochorie accidentelle sur la surface externe des animaux,
- l'autochorie, expulsion par la plante elle-même,
- la barochorie, chute sur place sous l'effet de la gravité (VANDER PIJL, 1982).

1.3 - Dispersion par des agents actifs : la zoochorie

Ce mode de dissémination est assuré par les animaux avec une recherche active (généralement pour la nourriture) et un transport délibéré des propagules. Il existe deux types de zoochorie :

- l'épizoochorie, lorsque le transport est externe après recherche délibérée du propagule (dans les bajoues d'un rongeur ou dans le bec d'un oiseau, et ce sans ingestion).
- l'endozoochorie, lorsque le propagule est avalé et soumis au traitement du tractus digestif).

Quelques exemples :

- la myrmécochorie assurée par les fourmis,
- la mammaliochorie assurée par les mammifères,
- la chiroptérochorie assurée par les chauves-souris,
- l'ichthyochorie assurée par les poissons,
- la saurochorie assurée par les reptiles,
- l'ornithochorie assurée par les oiseaux.

Remarque : un même propagule peut être soumis à plusieurs événements successifs de dispersion assurés par différents agents disperseurs (VAN DER PIJL, 1982).

1.4 - Adaptation du propagule au mode de dispersion

La morphologie du propagule est liée au mode de dispersion. Elle représente une adaptation aux conditions d'établissement des plantules que le taxon préfère : les plantes de milieux pionniers ont des propagules nombreux, petits, légers (avec peu de réserves de nourriture) et à germination rapide pour exploiter les opportunités que leur offrent les ouvertures du couvert végétal (stratégie r). A l'opposé, les propagules des plantes des milieux fermés sont peu nombreux, volumineux, lourds (présence de réserve) et lents à germer, la réserve nutritive leur permettant de croître malgré la photosynthèse réduite en milieu ombragé (stratégie k).

En ce qui concerne les plantes à fruits ayant recours à l'ornithochorie, ces dernières (notamment les angiospermes) ont développé des particularités ou des techniques permettant d'augmenter l'efficacité et la qualité de la dispersion telles qu'une teinte attractive des fruits (WILLSON et THOMPSON, 1982 ; WILLSON et WHELAN, 1990), une taille et un poids du fruit adaptés à l'oiseau consommateur (GREENE et JONHSON, 1992, 1993 ; LEVEY, 1987), des éléments nutritionnels intéressants stockés au niveau du péricarpe (HERRERA, 1982) ou un temps, une période de maturation du fruit particuliers (SMYTHE 1970, WILKANDER, 1984).

1.5 - Rôle de l'ornithochorie dans les dynamiques

La connaissance du mode de dispersion des propagules des espèces végétales est fondamentale pour évaluer les chances de survie à long terme d'une population isolée (VAN DER PIJL, 1972). En effet, les oiseaux peuvent maintenir voire optimiser la dynamique forestière du moment mais ils peuvent aussi encourager des scénarios influencés par les aléas climatiques (sécheresse occasionnant la diminution de certaines espèces) ou les activités humaines (diminution d'une espèce au profit d'autres, propagations d'espèces exogènes). Cette hypothèse fut évoquée lors de l'étude du rôle des oiseaux sur la régénération du ligneux *Boscia senegalensis* en savane sahélienne au nord du Sénégal (voir plus loin). L'avifaune joue certes un rôle non négligeable dans la dissémination des graines de *Boscia senegalensis*. Mais cela a-t-il toujours été le cas (d'autant plus que GILLON a noté qu'au centre du Sénégal, les oiseaux ne consommaient pas ou peu de fruits de *Boscia senegalensis*) ? MOREL fait remarquer qu'une végétation arborée bien plus riche (en espèces) occupait le site dans un passé récent et offrait donc à l'avifaune un panel de fruits plus important, certains devant même être davantage appréciés que ceux de *Boscia senegalensis*. La sécheresse qui a sévi au

Sahel a considérablement modifié l'importance et la structure du peuplement ligneux avec une augmentation de la mortalité pour de nombreuses espèces ligneuses. *Boscia senegalensis* fut peu touchée (moins de 3 % de mortalité ; ROUCHOUSE, 1996). Les activités humaines (coupe de bois, pression de pâturage) ont diminué très significativement les populations de grands arbres, et donc le nombre de semenciers et de fruits disponibles pour les oiseaux. Lesquels ont été contraints de consommer en plus grand nombre qu'auparavant les fruits de *Boscia senegalensis* plus abondants. Ce qui expliquerait l'expansion actuelle de cette espèce dans les savanes sahéliennes (AKPO, 1993).

D'autres hypothèses sont possibles. Par exemple, on peut supposer qu'il est nécessaire d'avoir une certaine abondance de fruits d'une espèce végétale (en l'occurrence *Boscia senegalensis*) pour que la recherche de nourriture soit rentable pour les oiseaux. Ainsi, l'impact de ces derniers sur le paysage se serait accentué au fur et à mesure de l'augmentation des *Boscia senegalensis* adultes, pour les raisons citées un peu plus haut.

Le lien entre l'évolution des paysages/des structures végétales et celle des régimes alimentaires de l'avifaune peut donc s'intensifier dans certaines conditions (interventions humaines ou aléas climatiques) et modifier, bouleverser les dynamiques des écosystèmes (TRECA et TAMBA, 1997).

Il apparaît donc important de bien connaître le fonctionnement d'un écosystème (comprenant les interactions oiseaux-végétation) afin d'expliquer ou prévoir l'évolution de ce dernier.

II. EVALUATION DE L'IMPACT DE L'ORNITHOCHORIE

2.1 - Cerner les espèces exploitées et les espèces exploitants

2.1.1 - Au Sénégal (TRECA et TAMBA, 1997)

2.1.1.1 - L'observation

L'étude de l'ornithochorie implique une bonne connaissance de l'écologie de l'avifaune étudiée et d'évaluer la place des fruits dans son régime alimentaire (frugivorie stricte ou pas) tout en repérant les espèces végétales directement concernées par le phénomène.

Pour cette étude réalisée dans le Ferlo sénégalais, l'observation a été effectuée sur 118 espèces d'oiseaux, et ce pendant un an (trois jours par mois de 8h à midi et de 15h à 19h). Deux observateurs suivant à pied un rayon de cinq kilomètres à partir d'une parcelle expérimentale d'un hectare, ont recensé à l'aide de jumelles les oiseaux qui consommaient des fruits et leur comportement au niveau des végétaux à fruits charnus. Des arrêts d'1/2 heure près d'arbres portant des fruits ont été réalisés. Tout oiseau observé en train de manger un fruit était identifié et comptabilisé (Cf. Tableau I).

TABLEAU I

Nombre d'oiseaux observés en train de manger les fruits des six espèces végétales (un même individu peut fréquenter deux espèces différentes)

<u>Espèces d'oiseaux</u>	<i>Espèce 1</i>	<i>Espèce 2</i>	<i>Espèce 3</i>	<i>Espèce 4</i>
<i>Espèce A</i>				
<i>Espèce B</i>				
<i>Espèce C</i>				
Total/espèce végétale				

Une attention particulière était accordée au comportement de l'oiseau : sortait-il le fruit de son enveloppe ? L'avalait-il sur place ? Le décortiquait-il pour ne consommer que la pulpe ? Y avait-il transport ? Sur quelle espèce se posait l'oiseau après exploitation de la plante porteuse de fruits ?

Parallèlement à ces observations de terrain, une description des oiseaux observés en train de consommer des fruits a été effectuée (Cf. Tableau II).

TABLEAU II

Caractéristiques des principaux oiseaux consommateurs de fruits

	Famille	Poids (g)	Taille (cm)	Taille du bec (mm)	Forme du bec	Régime
<i>Espèce A</i>						
<i>Espèce B</i>						
<i>Espèce C</i>						

En ce qui concerne les plantes et leurs fruits, ont été notés la famille, le type de plante, le type et la taille des fruits, leurs couleurs, leurs périodes de maturation ainsi que le nombre de graines par fruit (Cf. Tableau III).

TABLEAU III

Caractères des végétaux portant des fruits intéressants pour l'avifaune dans la zone d'étude au moment de l'étude

	Famille	Type de plante	Type et taille du fruit (mm)	Couleur du fruit mûr	Maturation des fruits	Nombre de graines/fruits
<i>Espèce 1</i>						
<i>Espèce 2</i>						
<i>Espèce 3</i>						

2.1.1.2 - Résultats : des objets d'étude bien définis

Sur les 118 espèces observées, 11 ont été définies comme consommatrices (au moins occasionnellement) de fruits et 3 ont été considérés comme de vrais frugivores. Il a aussi été noté que la période d'exploitation n'était pas la même, certaines espèces préférant le matin, d'autre l'après-midi, d'autres encore la soirée.

L'importance de l'exploitation de chaque espèce végétale (en nombre d'espèces) varie au cours des saisons en raison des productions (et des maturations) différées de fruits. Néanmoins, il a été remarqué que l'espèce *Boscia senegalensis* (arbuste à baies monochromes jaunes à 1 à 4 graines par fruit et disponibles de mai à septembre) a été beaucoup plus visitée par les oiseaux recherchant des fruits que les autres végétaux porteurs de fruits charnus. Elle a donc été choisie comme « objet végétal principal » de l'étude.

2.1.2 - En Guyane (THERY *et al.*, 1992)

2.1.2.1 - Analyse des tractus digestifs

Une étude a été menée sur le rôle disséminateur de plusieurs grands oiseaux frugivores en forêt guyanaise, avec une attention plus particulière portée sur le marail (*Penelope marail*). Afin de préciser le rôle de cet oiseau dans les processus de régénération naturelle, l'étude de la consommation de fruits par cet oiseau a été découpée en trois volets qui sont :

- la définition du régime alimentaire de l'espèce étudiée,
- la variabilité intra-annuelle de ce régime,
- une typologie des fruits consommés et des espèces végétales les produisant.

Le gésier du marail étant faiblement musculeux, les graines ingérées ne sont pas écrasées et demeurent entières lors du transit intestinal. Il fut donc intéressant de procéder à des analyses des tractus digestifs. Des missions de chasse ont donc été effectuées de 1977 à 1983 sur une zone d'environ 3 km². 43 tractus digestifs ont été prélevés du bec au sphincter anal, et ce à différentes saisons. 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. L'identification des fruits et des graines a pu être réalisée à l'aide de la carpothèque et de l'herbier du Centre ORSTOM de Cayenne (THERY *et al.*, 1992).

Les résultats bruts ont été exprimés en pourcentage du poids total des fruits égouttés ou du poids sec ou en pourcentage du nombre de tractus digestifs examinés.

Trois paramètres ont été mesurés :

- la diversité du régime alimentaire avec 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 (régime non diversifié).

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

- le recouvrement entre les régimes des différentes espèces étudiées 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 des fruits de l'espèce i consommés par l'espèce j et p_{ik} représentant la proportion de fruits de l'espèce i consommés par l'espèce k . Cet indice varie de 0 (régimes différents) à 1 (régimes identiques).

En ce qui concerne la typologie des fruits et des espèces végétales participant au régime alimentaire du marail, une attention particulière a été portée au type de fruit, à sa coloration, au nombre de graine qu'il contient, à sa protection et à celle des graines, au tissu consommé, au type biologique, à la production et à l'abondance de l'espèce végétale. Nous rejoignons alors en partie les mêmes caractéristiques recensées pour l'étude menée au Sénégal, avec comme indication supplémentaire la production et l'abondance des espèces végétales.

2.1.2.2 - Résultats : confirmation d'une frugivorie orientée

L'analyse des tractus digestifs a permis de confirmer la frugivorie du marail dont les fruits constituent plus de 95 % de l'alimentation (Cf. tableau IV).

TABLEAU IV

Analyse globale du régime alimentaire de Penelope marail

	Fruits	Invertébrés	Graviers
% poids égoutté total	97,42	0,20	2,38
% poids sec total	95,02	0,15	4,83
Fréquence	42	1	6

Le marail demeure un frugivore strict tout le long de l'année. Chaque tractus digestif contient en moyenne les fruits de 1,5 espèce végétale. L'abondance des fruits dans le régime varie peu avec les saisons (variabilité faible). En revanche, le nombre d'espèces végétales exploitées n'est pas le même tout le long de l'année : 5 espèces sont exploitées durant la saison sèche et 21 durant la saison des pluies. La diversité des fruits dans le régime alimentaire est donc plus importante au cours de la saison des pluies.

Trois espèces végétales prédominent dans l'alimentation du marail : *Eugenia coffeifolia* (60% du régime alimentaire, surtout en saison sèche), *Euterpe oleracea* et *Minquartia guianensis* (plus de 15 % du régime alimentaire à elles deux, surtout exploitées en saison des pluies).

En ce qui concerne la caractérisation des fruits et des espèces végétales exploitées, une préférence pour les espèces végétales à fruits monochromes jaunes ou noirs a été observée, avec une préférence plus marquée pour les fruits noirs (plus de 75 % des quantités ingérées). 67 % des espèces végétales exploitées présentent des fruits à pulpe juteuse molle ou charnue et épaisse. Les espèces à fruits drupiformes (plus de 80 % des quantités ingérées) et à une seule graine (88 % des quantités ingérées) sont préférées, ces deux caractères étant corrélés positivement.

D'un point de vue éthologique, le marail exploite de manière inégale les différentes strates forestières en accordant une préférence aux espèces abondantes dans la zone d'étude et à production massive.

2.1.3 - Sur l'île d'Henderson (BROOKE et JONES, 1995)

2.1.3.1 - Observation, étude des fruits et analyse des fientes

L'étude du régime alimentaire du pigeon frugivore, *Ptilinopus insularis* (Ptilope insulaire) sur l'île d'Henderson (Pacifique Sud) demandait des connaissances sur la phénologie (périodes de floraison/fructification, disponibilité des fruits) des espèces végétales, sur les fruits étudiés et sur le comportement de l'oiseau. Cette étude s'est étalée sur treize mois et a tenté de répondre aux questions suivantes:

- Quelle est la phénologie pour chaque espèce végétale ?
- Quelles sont les quantités de fruits disponibles au cours d'une année ?
- Quelles sont les caractéristiques de ces fruits ?
- Quel est le régime alimentaire du pigeon ?
- Montre-t-il une préférence pour certains fruits ?

Le suivi de la phénologie a permis de déterminer les variations d'abondance en fruits, tandis que l'analyse des fientes et l'observation directe des oiseaux ont permis de définir le comportement alimentaire du pigeon. Par la suite, il a pu être mis en évidence quelles caractéristiques des fruits faisaient qu'ils étaient plus ou moins présents (ou absents) du régime alimentaire du pigeon.

En ce qui concerne la phénologie, son suivi (sur un an) s'est basé sur cinq individus pour chaque espèce végétale. Pour chaque individu impliqué dans le suivi, deux branches furent choisies et marquées. Pour les individus petits (buissonnants), le houppier entier était considéré. Dans le cas d'espèces à feuilles et fruits tombant au sol très rapidement (« matforming species »), un quadrat de un mètre fut mis en place au sol.

Une fois marqués, les individus étaient « visités » une fois tous les jours (soit trois fois par mois), et ce pendant un an ; ce qui aboutit au total à 36 relevés. A chaque visite, le nombre de fleurs et de fruits présents sur les parties marquées était compté ou estimé (si le nombre de fruits ou de fleurs par branche dépassait cinquante). Aucune distinction ne fut faite entre les fruits mûrs et les fruits immatures, cette dernière s'avérant difficile à l'œil nu (il en fut de même pour les différents degrés de floraison).

Le suivi de la phénologie a permis de repérer les différentes périodes de fructification. Pour évaluer la production fruitière mensuelle de chaque espèce végétale, les branches de taille équivalente à celle qui ont été marquées pour étudier la phénologie ont été dénombrées pour chaque individu objet du suivi, puis multipliées par le nombre de fruits produits sur une branche. La place occupée par chaque espèce sur l'île (dont la végétation est relativement uniforme, homogène) fut évaluée par transects.

Cette dernière indication couplée à la production fruitière mensuelle permet d'indiquer la disponibilité en fruits pour chaque espèce végétale au cours de l'année.

Pour effectuer une description des fruits de chaque espèce végétale, ces derniers furent récoltés, pesés et mesurés (le « diamètre polaire » correspondant à la distance entre le point d'attache du fruit et son extrémité diamétralement opposée ; le « diamètre équatorial » correspondant au diamètre du fruit dans le plan perpendiculaire au diamètre polaire).

Les graines une fois extraites des tissus, furent comptées et pesées. Le pourcentage d'eau dans les tissus fut déterminé.

L'observation directe de *Ptilinopus insularis* (chaque observation d'un oiseau en train de piquer, cueillir ou consommer un fruit a été notée) permet de rassembler des informations sur le comportement de l'oiseau mais s'avéra difficile en forêt (environ cinq observations par mois). L'étude des fientes compléta les observations. Chaque fois qu'un oiseau était vu en train de déféquer, le matériel fienté était recherché et récupéré en vue d'une étude de son contenu (récupération d'environ 20 matériels fientés par mois).

Les données récoltées sur la disponibilité en fruits couplées à celles issues de l'analyse des fientes ont permis de mettre en évidence un lien entre la disponibilité mensuelle en fruits et le régime alimentaire du pigeon (BROOKE et JONES, 1995).

2.1.3.2 - Résultats : une frugivorie sélective

L'observation et l'analyse des fientes ont confirmé la spécialisation de *Ptilinopus insularis* dans la frugivorie. Dix-neuf espèces végétales ont leurs fruits qui entrent dans le régime alimentaire du pigeon.

Il a été mis en évidence que le pigeon réalise un véritable choix en sélectionnant les fruits les plus mûrs. Cette sélection a été constatée avec l'observation de l'oiseau devant une quantité de fruits (mûrs et immatures) disponibles : l'oiseau grimpe ou vole à travers le houppier, cherchant apparemment des fruits mûrs ou bien il effectue des mouvements de tête face à des fruits pour bien repérer ceux qui sont mûrs avant de les cueillir. Dans le cas où la distinction entre fruits mûrs et fruits immatures s'avère difficile par la vue (pas de différence de couleurs évidente entre les fruits mûrs et les fruits immatures), l'oiseau saisit délicatement le fruit (sans le décrocher) pour juger s'il est bon à consommer ou pas (THIBAUT et VARNEY, 1991 ; SALLABANKS, 1993).

Par ailleurs, entre le moment où, après une période de pénurie, les fruits habituellement consommés « réapparaissent » et se font nombreux sur les individus, il s'écoule un temps avant de les voir réapparaître dans le régime alimentaire du pigeon (dans les fientes). L'explication la plus probable est que ce temps représente la période entre l'apparition des fruits et le stade de maturation pour lequel les fruits sont jugés consommables par les oiseaux.

Il a été démontré que la taille des fruits est un élément déterminant dans le choix des espèces végétales dont les fruits sont consommés : au delà de 17-18 mm de diamètre (le diamètre équatorial étant le plus déterminant), les fruits ne sont pas consommés. En plus de leur grande taille, certains fruits sont durs et/ou fibreux, d'autres sécrètent un latex blanc, ce qui les rend impropres à la consommation des frugivores. Enfin, la pulpe des fruits consommés présente une teneur en eau élevée, ceci afin de pallier le fait que l'île d'Henderson ne possède pas de ressources en eau disponibles constantes tout le long de l'année (BROOKE et JONES, 1995).

2.2 - Se rendre compte du pouvoir disséminateur des oiseaux

Lors de déplacements ou de migrations (HERNANDEZ, 1993), l'avifaune restitue et dissémine par régurgitation ou défécation la totalité ou une partie des semences déulpées, intactes et aptes à germer (JANZEN, 1981 ; RIDLEY, 1930). L'existence de cette pluie de graines a été mise évidence lors d'études antérieures (en région méditerranéenne, dans l'Illinois) avec la mise en place de transects de bacs posés au sol autour des semenciers pour récolter les graines disséminées par les oiseaux. Il a été démontré que la densité des graines décroît exponentiellement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la source de graines, avec une concentration au niveau des perchoirs. Par ailleurs, la distance de dispersion croît avec la complexité de la structure de la végétation. Enfin, l'importance de la production en fruits et leur localisation peut modifier la pluie des graines (DEBUSSCHE, 1985 ; HOPPES, 1988).

Expatriées loin du pied mère (LIERBERMAN & LIERBERMAN, 1986 ; ERARD et THERY, 1994), les semences échappent à une mortalité plus sévère (LEMEN, 1981 ; PUIG *et al.*, 1989) occasionnée par des phénomènes de compétition entre plantules et d'inhibition par la plante mère (AUGSPURGER, 1983a ; MURRAY *et al.*, 1994). Par ailleurs, moisissures, parasites et insectes peuvent être plus nombreux sous le couvert parental et affecter une grande proportion de graines ou de jeunes plantules (AUGSPURGER, 1983b ; HOWE *et al.*, 1985 ; PUIG *et al.*, 1989 ; Anonyme, 1991). De plus, la dispersion peut augmenter la

probabilité que les graines « atterrissent » dans des « lieux sûrs » (« safe sites ») rassemblant par des conditions de germination et d'établissement supportables (CLARK & CLARK, 1984). La dissémination des graines peut donc permettre une optimisation des levées, sans préjuger du devenir des plantules (AUGSPURGER, 1984 ; ERARD *et al.*, 1989) qui peuvent souffrir d'une mortalité importante (HERRERA, 1985 ; CHAPMAN & CHAPMAN, 1996).

La germination peut par ailleurs être améliorée avec l'abrasion de la pulpe des graines, lesquelles deviennent plus rapidement perméables à l'eau et aux gaz. Ce dépulpage peut aussi permettre l'extraction de facteurs (substances, molécules présents dans la pulpe) inhibant la germination.

Les graines peuvent dans certains cas subir un dépulpage excessif ou voir leur germination différée. La germination n'est donc plus optimisée. Mais cet effet inhibiteur se présente très rarement si le frugivore est un disperseur efficace (voire indispensable) et si l'interaction plante-animal est installée depuis longtemps.

L'ingestion des graines peut aussi n'avoir aucun effet sur la germination. Dans ce cas, les frugivores agissent uniquement comme de simples disséminateurs (TRAVERSE, 1998).

L'évaluation du rôle des oiseaux dans la dissémination des graines peut se faire avec la mesure du « Gut Passage Time » (GPT ; SCHABACKER et CURIO, 2000) ou « Minimal Retention Time » (« MRT » ; BARNEA 1991) qui correspond au temps de rétention des graines d'une espèce donnée dans l'appareil digestif d'un frugivore, de l'ingestion à la défécation (ou à la régurgitation).

Ce temps de rétention peut varier très significativement en fonction de l'espèce d'oiseau (BARNEA *et al.*, 1991) ainsi que de l'espèce végétale et de son type de fruit (TRAVERSE, 1998). La taille et le poids de la graine détermine généralement la vitesse à laquelle le passage dans l'appareil digestif s'effectue, les graines lourdes et de taille importante étant rejetées plus rapidement que les graines légères et de petite taille (GARBER, 1986 ; LEVEY et GRAJAL, 1991 ; GARDENER *et al.*, 1993).

Il est intéressant de pratiquer une analyse de la pulpe des fruits (protéines, lipides, glucides, azote) pour vérifier si cette dernière n'aurait pas développé certaines propriétés chimiques encourageant la consommation par les oiseaux et/ou augmentant ou diminuant le temps de rétention lors du transit intestinal. Il a été supposé que la pulpe de certains fruits charnus contiendrait des substances « laxatives » qui réduiraient le temps de rétention de graines ayant besoin d'un temps de rétention court pour ne pas voir leur pouvoir germinatif diminué. Le *Witheringia solanacea* peut être cité comme exemple ; en effet, bien que l'ingestion des fruits de cette espèce par le *Myadestes melanops* optimise la germination, le succès de cette dernière diminue avec l'augmentation du temps de rétention dans l'appareil digestif de l'oiseau. Aussi, le passage des graines dans l'appareil digestif doit être assez court (MURRAY, 1994). Ce temps de rétention assez court est aussi nécessaire pour les graines d'espèces subsistant grâce à des ressources restreintes, peu étendues dans l'espace et pour lesquelles un éloignement trop important du pied mère conduirait à la mort (SCHABACKER, 2000).

A l'inverse, des graines d'espèces végétales seraient capables d'augmenter leur temps de rétention pour augmenter leur distance de dispersion. Le « MRT » augmenterait suivant une corrélation positive avec les éléments nutritifs (sucres, protéines,...) contenus dans la pulpe. Ceci serait notamment valable pour les espèces pionnières dont la survie dépend d'une large dispersion de leurs semences (SCHABACKER, 2000).

Notons qu'il faut considérer d'autres facteurs pouvant influencer l'état des fruits et/ou des graines et donc la germination, tels que la saison à laquelle sont produits les fruits, l'individu végétal (son aspect, sa santé, sa situation), les conditions environnementales actuelles

(sècheresse, anthropisation,...). Aussi est-il important de renouveler les expériences à différentes périodes (mesures du MRT, tests de germination ; TRAVESET, 1998).

2.2.1 - Mesure du « MRT »

Des fruits mûrs de douze espèces végétales de maquis ont été récoltés dans la région méditerranéenne d'Israël et ont été offerts à des individus captifs de deux espèces de passereaux bien connues (Bulbul à queue jaune, *Pycnonotus xanthopygos* et Merle noir, *Turdus merula*) consommant les fruits récoltés dans leur milieu naturel. Des observations antérieures ont indiqué que les graines des fruits récoltés pouvaient être soit déféquées soit régurgitées.

Chaque oiseau était enfermé seul, dans une cage au moins cinq jours avant l'expérience. Pour mesurer le « MRT » de chaque oiseau, dix fruits mûrs d'une espèce récoltés ont été offerts à chaque oiseau avec de l'eau *ad libitum*. Les fruits de chaque espèce de plante ont été offerts à sept individus d'oiseau de chaque espèce (réplication). A la fin de l'expérience, chaque oiseau se voyait offert leur nourriture habituelle et de l'eau à volonté. (Remarque : il n'y a pas eu d'analyse de la pulpe des fruits pour tenter d'expliquer des différences de « MRT » entre espèces végétales)

2.2.2 - Résultats : des temps de rétention fonction des espèces

Les résultats n'ont été validés que pour trois des douze espèces végétales testées. Les « MRT » diffèrent entre les deux espèces d'oiseaux et entre les espèces végétales. Il est compris entre 8 minutes et 20 minutes pour *Pycnonotus xanthopygos*, et entre 17 et 73 minutes pour *Turdus merula* (Cf. tableau V).

TABLEAU V

Temps de rétention des graines dans l'appareil digestif du Bulbul à queue jaune (*Pycnonotus xanthopygos*) et du Merle noir (*Turdus merula*) et signification des différences de résultats entre les deux espèces

Espèces végétales	Temps de rétention (MRT) en mn		Signification
	<i>Pycnonotus xanthopygos</i>	<i>Turdus merula</i>	
<i>Arum hygrophilum</i>	-	30	-
<i>Asparagus aphyllus</i>	20	13	Non
<i>Ephedra campylopoda</i>	12	16	Non
<i>Morus nigra</i>	16	44	Oui
<i>Myrtus communis</i>	27	30	Non
<i>Rhamnus alaternus</i>	17	20	Non
<i>Rhamnus palaestinus</i>	32	40	Non
<i>Rubia tenuifolia</i>	16	15	Non
<i>Rubus sanctus</i>	13	20	Non
<i>Smilax aspera</i>	21	16	Non
<i>Tamus communis</i>	8	17	Oui
<i>Viscum cruciatum</i>	20	73	Oui

Le temps de rétention d'une graine dans l'appareil digestif d'un oiseau dépend donc de l'espèce de ce dernier ainsi que de l'espèce végétale à laquelle elle appartient. Ces mesures couplées à des observations éthologiques (l'oiseau a-t-il des périodes de repos ? Se déplace-t-il souvent ?) peuvent permettre d'apprécier le pouvoir disséminateur d'un oiseau vis-à-vis des graines d'une espèce végétale donnée.

2.3 - Définir l'impact de l'ingestion sur la germination

L'oiseau disséminateur agit sur la graine ingérée avec la provocation d'un choc thermique (à 40-42°C), l'action de sucs digestifs (dont le suc gastrique à pH 1-2 environ) et le rôle mécanique du matériel minéral (dénommé « grit » et parfois présent dans l'estomac ; ZISWILER, FARNER, 1972). Ces actions amélioreraient la germination en agissant par exemple sur la dormance éventuelle des graines (COME, 1970). Une fois la pulpe digérée par un frugivore, la graine serait libérée d'agents inhibiteurs de la germination ainsi que d'une pression osmotique importante, ce qui faciliterait les échanges (en eau, en gaz, nécessaires à la germination) entre la graine et le milieu extérieur (MAYER et POLJAKOFF-MAYBER, 1975 ; JANZEN, 1983 ; DEBUSSCHE, 1985). Par ailleurs, l'influence de l'ingestion sur la germination ne serait pas la même en fonction des espèces végétales, mais aussi en fonction des espèces d'oiseaux ingérant les graines (BARNEA *et al.*, 1991).

2.3.1 - Au Sénégal

2.3.1.1 - Tests de germination et suivi d'une parcelle

L'effet de la consommation des fruits par les oiseaux sur la germination des graines a été testé chez *Boscia senegalensis* avec des lots :

- de fruits témoins : 30 fruits mûrs intacts, récoltés sur les arbres sur lesquels se nourrissaient les oiseaux,

- de graines témoins : 30 fruits mûrs dont on a enlevé l'enveloppe externe et la pulpe (épicarpe + mésocarpe),

- et de graines provenant de fruits consommés par les oiseaux recueillies sur le terrain, peu après qu'elles aient été régurgitées ou déféquées.

La taille des échantillons est faible en raison de la difficulté de récolte. Récoltées au cours de la deuxième quinzaine de juillet, les semences ont été séchées au soleil pendant une semaine, puis mises dans des sachets plastiques ouverts et conservés la température de laboratoire (25-30°C).

Les tests mêmes se sont étalés sur 20 jours et ont été réalisés avec une étuve à germination (température : 30°C ; photopériode : 12 heures de lumière/12 heures d'obscurité). Les semences ont été placées en incubation sur du papier filtre imbibé d'eau à saturation, en boîte de Pétri, au nombre de 5 par boîte. Le suivi de la germination a été effectué quotidiennement (était considérée comme germée une graine dont la pointe de la radicule perce les téguments).

Trois paramètres ont été considérés :

- la capacité de germination : pourcentage de semences capables de germer dans les conditions de l'expérience,

- le délai de germination : temps nécessaire à la manifestation de la germination,

- la vitesse de germination : temps mis pour atteindre la germination de 50 % des graines germées.

2.3.1.2 - Résultats : une amélioration de la germination

Les tests de germination : en considérant les résultats des tests de germination (Tableau VI), nous pouvons dire que la consommation de la pulpe du fruit par les oiseaux ou la digestion au cours d'un transit partiel ou total dans le tractus digestif améliore les indices de germination (capacité, vitesse, délai).

TABLEAU VI

Capacité, vitesse et délai de germination des lots de semences provenant de fruits témoins, de fruits consommés par les oiseaux et de fruits dont on a retiré épicarpe et pulpe

	Fruits témoins (mûrs, intacts)	Fruits décortiqués par <i>Psittacula krameri</i> (Psittacidés)	Fruits ingérés et déféqués par <i>Colius macrourus</i> (Caliidés)	Fruits ingérés et régurgités par <i>Lamprotornis chalybaeus</i> (Sturnidés)	Graines témoins (dé pulpés manuellement)
Capacité de germination (%)	28	29,6	54,2	66,7	73,3
Vitesse de germination (j)	16	5	7,4	5,4	5,3
Délai de germination (j)	15	4	4	2	3
Nombre de graines testées	30	27	24	30	30

Les fruits témoins germent au bout de 15 jours avec une capacité de germination de 28%. Les graines témoins (épicarpe et mésocarpe enlevés) germent au bout de 3 jours et ont une capacité de germination de 73,3 %.

La consommation d'une partie de la pulpe (par *Psittacula krameri* qui laisse tomber les graines) diminue le délai de germination en le ramenant à 4 jours mais n'améliore pas vraiment la capacité de germination (29,6 %).

Les graines effectuant un transit intestinal complet ont une capacité (54,2 %), un délai (4 jours) et une vitesse (doublée par rapport aux fruits témoins) de germination améliorés.

Enfin, l'ingestion et la régurgitation des graines (par *Lamprotornis chalybaeus*) augmentent encore plus la capacité de germination (66,7 %) ; la vitesse de germination est triplée par rapport aux fruits témoins et le délai de germination ramené à 2 jours.

La parcelle expérimentale : les levées de *Boscia senegalensis* ont été recensées dans une parcelle d'un hectare clôturée pour éviter toute intervention de l'homme ou d'herbivores. 56 jeunes plants vivants ont été retrouvés dont 34 sous *Acacia raddiana*, 19 sous *Balanites aegyptiaca*, 0 sous *Boscia senegalensis*.

Cette expérience montre qu'il est important de ne pas se focaliser uniquement que les espèces exploitées productives de fruits. En effet, dans ce cas précis, les oiseaux ayant consommé des fruits de *Boscia* se perchent après avoir quitté le semencier, 1,5 fois plus souvent sur un *Acacia* que sur tous les autres arbres réunis (Cf. Tableau VII).

TABLEAU VII

Fréquence d'utilisation des arbres sur lesquels les oiseaux vont se poser après avoir quittée *Boscia senegalensis* dont ils ont consommé des fruits

	<i>Acacia raddiana</i>	<i>Boscia senegalensis</i>	<i>Balanites aegyptiaca</i>	<i>Ziziphus mauritiana</i>	<i>Adansonia digitala</i>	<i>Maerua crassifolia</i>
<i>Spreo pulcher</i>	11	9	2	1		
<i>Colius macrourus</i>	2		2			1
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	13					
<i>Bubalornis albirostris</i>	1	5				
<i>Tockus nasutus</i>	2					
<i>Psittacula krameri</i>	1				1	
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	1					
Total	31	14	4	1	1	1

Mais une réserve doit être formulée : on ne peut pas affirmer que les oiseaux préfèrent les *Acacia* comme perchoirs, étant donné que ceux-ci ont un recouvrement au sol 1,6 fois plus important que celui de tous les arbres réunis.

L'attention portée aux arbres perchoirs est aussi justifiée par les quantités plus importantes de fientes (riches en azote et en phosphore) déposées sous ces arbres (500 fois plus qu'hors couvert ; dans ce cas précis, 3 fois plus sous *Acacia* que sous *Balanites aegyptiaca*) qui modifient les conditions édaphiques pour les graines disséminées et améliorent les paramètres de levées et le devenir des graines. Cet enrichissement peut être assuré par des frugivores autant que par des non-frugivores. Aussi est-il intéressant de considérer les arbres servant de perchoirs lors des période de repos nocturnes ou diurnes d'oiseaux frugivores ou non frugivores (l'enrichissement par les fientes pouvant être réalisé par les deux catégories).

2.3.2 - En France (Montpellier)

2.3.2.1 - Tests de germination

Le rôle de l'ingestion par l'oiseau sur la capacité et la vitesse de germination des graines a été testé sur trois espèces (*Asparagus acutifolius* L., *Hedera helix* L. et *Pyracantha coccinea* Roemer) à fruits charnus très convoités par l'avifaune dans la France méditerranéenne. Trois lots de graines (identiques à ceux de l'expérience menée au Sénégal) ont été comparés :

- un lot récolté après consommation en conditions naturelles par les oiseaux (les graines rejetées dans les excréments ou par régurgitation ont été recueillies dans des bacs grillagés posés au sol),
- un lot récupéré par extraction manuelle des graines du fruit,
- un lot également récupéré par extraction manuelle des graines du fruit mais après un temps de conservation du fruit intact.

Les trois paramètres de germination (capacité, vitesse et délai de germination) vus précédemment (avec l'expérience au Sénégal) ont été considérés.

2.3.2.2 - Des résultats variant d'une zone à une autre ?

L'action de la digestion sur la germination n'a pas pu être clairement mise en évidence (résultats non significatifs). Le renouvellement de l'expérience avec des lots de graines plus importants ainsi que l'emploi d'oiseaux captifs ont été proposés.

Une hypothèse a été formulée pour expliquer ces résultats : la courte durée du transit chez les oiseaux disséminateurs (de quelques minutes à ½ heure ; SORENSEN, 1984, HERRERA, 1984) limite fortement le rôle thermique et l'action chimique de la digestion, d'où une amélioration de la capacité de germination par l'oiseau globalement peu importante (moins de 2% en moyenne dans le cas de l'expérience).

L'avantage tiré par les plantes de l'ornithochorie en zone tempérée semble donc se résumer essentiellement à l'éloignement des semenciers (JANZEN, 1970) et à une dissémination non aléatoire en des sites favorables plutôt qu'à une optimisation de la germination.

L'ornithochorie n'aurait donc pas les mêmes effets d'une zone du globe à l'autre ; les résultats divergents des expériences menées au Sénégal et en France le prouvent. D'autres cas peuvent être cités : en Australie, l'étude de la frugivorie du Cassowary a montré que le passage des graines dans l'appareil digestif de l'oiseau augmente très significativement la germination (de 4 à 92 %) et réduit les attaques des larves (WEBBER et WOODROW, 2004).

A contrario, l'étude des effets de l'ingestion sur la germination des graines de quatre espèces forestières de la forêt de l'île Chiloé au Chili, a permis de dire que l'ingestion des graines par les oiseaux n'affecte pas de manière significative la germination (FIGUEROA *et al.*, 2002).

CONCLUSION

L'ornithochorie joue un rôle certain dans la dissémination et dans la germination des graines. Mais son influence diffère d'une région à l'autre du globe, d'une espèce (végétale/aviaire) à une autre.

Par ailleurs, des facteurs naturels (incendies, sécheresse) ou humains (chasse, déforestation, introduction d'espèces) peuvent augmenter ou diminuer l'impact de ce phénomène qui agit bien plus qu'à l'échelle du devenir d'une graine. En effet, de l'ornithochorie peut dépendre la survie d'une (ou plusieurs) espèce(s), la structure d'un paysage ou le maintien d'un écosystème. Ceci s'avère d'autant plus vrai dans les zones à végétation fragmentée ou en milieu tropical et/ou insulaire où des phénomènes très forts de spécialisation et d'interdépendance entre espèces se sont mis en place.

L'étude de ce processus peut donc s'avérer très utile pour prévoir l'évolution d'un milieu, justifier la protection d'une espèce d'oiseau ou évaluer les conséquences de certains scénarios (fragmentation de milieux, sur-prélèvements d'oiseaux, introductions d'espèces exogènes).

Ce document donne quelques pistes en ce qui concerne la méthodologie à appliquer pour évaluer le rôle de l'ornithochorie. Mais l'application des méthodes doit être adaptée à l'écologie, à l'éthologie et au statut des espèces étudiées afin d'appliquer le bon protocole d'étude.

BIBLIOGRAPHIE

ANONYME, 1991. Les oiseaux disséminateurs, acteurs du changement des paysages. *Pour la Science*, **170** : 34-35.

AUGSPURGER C.K., 1983a. Offspring recruitment around tropical trees : changes in cohort distance with time. *Oikos*, **40** : 189-196.

AUGSPURGER C.K., 1983b. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, **71** : 759-771.

AUGSPURGER C.K., 1984. Seedling survival of tropical tree species : interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, **65** : 1705-1712.

BARNEA, YOM-TOV, FRIEDMAN, 1991. Does ingestion by birds affect seed germination ? *Functionnal Ecology*, **5** : 394-402.

BROOKE M., JONES P.J., 1995. The diet of the Henderson fruit dove *Ptilinopus insularis* : field observations of fruit choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, **56** : 149-165.

CHAPMAN C.A., CHAPMAN L.J., 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology*, **12** : 491-504.

CLARK D. A., CLARK D. B., 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : evaluation of the JANZEN-CONNELL model. *American Naturalist*, **124** : 769-788.

COME D., 1970. Les obstacles à la germination. In : *Monographie de physiologie végétale*. Paris : Masson, (6), 162 p.

DEBUSSCHE M., 1985. Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecologica/Oecologica Plantarum*, **6** (20), n°4 : 365-374.

DEBUSSCHE M., LEPART J., MOLINA J., 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux : rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica*, **6** (1), 65-80.

ERARD C., THERY M., SABATIER D., 1989. Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane française. Relations avec la frugivorie et la zoochorie. *Ecologie (Terre Vie)*, **44** : 47-74.

ERARD C., THERY M., 1994. Frugivorie et ornithochorie en forêt guyanaise : l'exemple des grands oiseaux terrestres et de la Pénélope marail. *Alauda*, **62** : 27-31.

FIGUEROA, SERGIO, CASTRO, 2002. Effects of bird ingestion on seed germination of four woody species of the temperate rainforest of Chiloé island, Chile. *Plant Ecology*, **160** : 17-23.

FOSTER R.B., 1973. *Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama*. Duke University, DUHRAM, Caroline du Nord.

FRANKIE G.W., BAKER H.G., OPLER P.A., 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **63** : 881-919.

GARBER P.A., 1986. The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, **10** : 155-170.

GARDENER C.J., McIVOR J.G., JANZEN A., 1993. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. *Journal of Applied Ecology*, **30** : 63-74.

GAUTIER-HION A., DUPLANTIER J.M., EMMONS L., FEER F., HECKESTWEILER P., MOUNGAZI A., QURIS R., SOURD C., 1985. Coadaptation entre rythme de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. *Ecology (Terre Vie)*, **40** : 405-434.

GREENE D.F., JOHNSON E.A., 1992. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*, **67** : 69-74.

HERNANDEZ A., 1993. Variacion temporal en el consumo de frutos de arraclaran (*Frangula almus*) por aves en el valle del rio torio (Cordillera Cantabrica, no de Espana). *Ardeola*, **40** : 21-26.

HERRERA C.M., 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, **63** : 773-785.

HERRERA C.M., 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, **65** : 609-617.

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

HILTY S.L., 1980. Flowering and fruiting in a premontane rain forest in Pacific Columbia. *Biotropica*, **12** : 292-306.

HOPPES, 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology*, **69** (2) : 320-329.

HOWE H.F., SCHUPP E.W., WESTLEY L.C., 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, **66** : 781-791.

JANZEN D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Nature*, **104** : 501-529.

JANZEN D.H., 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an orange-chinned parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk*, **98** : 841-844.

- JANZEN D.H.**, 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. *In* : FUTUYMA, SLATKIN, *Coevolution*. Sunderland, Massachusetts, 232-262.
- LEMEN C.**, 1981. Elm trees and elm leaf beetles : patterns of herbivory. *Oikos*, **36** : 65-67.
- LEVEY D.**, 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist*, **129** : 471-485.
- LEVEY D.J., GRAJAL A.**, 1991. Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar wax-wings. *American Naturalist*, **138** : 171-189.
- LIEBERMAN M., LIEBERMAN D.**, 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, **2** : 113-126.
- MAYER A., POLJAKOFF-MAYBER**, 1975. *The germination of seeds*. Pergamon Press, Oxford.
- MURRAY K.G., RUSSEL S., PICONE C.M., WINNETT-MURRAY K., SHERWOOD W., KUHLMANN M.L.**, 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores : consequences for plants reproductive success. *Ecology*, **75** : 989-994.
- PUIG H., FORGET P.M., SIST P.**, 1989. Dissémination et régénération de quelques arbres en forêt tropicale guyanaise. *Bulletin de la Société Botanique Française*, **136** : 119-131.
- RIDLEY H.N.**, 1930. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. Reeve and Co., Ashford, UK. 744 p.
- SALLABANKS R.**, 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology*, **74** : 1326-1336.
- SCHABACKER J., CURIO E.**, 2000. Fruit characteristics as determinants of gut passage in a Bulbul (*Hypsites philippinus*). *Ecotropica*, **6** : 157-168.
- SMYTHE N.**, 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist*, **104** : 25-35.
- SORENSEN A.E.**, 1984. Nutrition, energy and passage time : experiments with fruit preference in European Blackbirds (*Turdus merula*). *Animal Ecology*, **53** : 545-557.
- THERY M.**, 1992. The evolution of leks through female choice : differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behaviour Ecology Sociobiology*, **30** : 227-237.
- THERY M., ERARD C., SABATIER D.**, 1992. Les fruits dans le régime alimentaire de *Penelope Marail* (Aves, *Cracidae*) en forêt guyanaise : frugivorie stricte ou sélective ?. *Ecologie Terre Vie*, **47** : 383-401.
- THIBAUT J.C., VARNEY A.**, 1991. Numbers and habitat of the Rapa Fruit-dove *Ptilinopus huttoni*. *Bird Conservation International*, **1** : 75-81.

TRAVESET A., 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination : a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1** : 151-190.

TRECA B., TAMBA S., 1997. Rôle des oiseaux sur la régénération du ligneux *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. en savane sahélienne au Nord-Sénégal. *Ecologie Terre Vie*, **52** : 239-259.

VAN DER PIJL L., 1972. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, New York. 161 p.

WEBBER B.L., WOODROW I.E., 2004. Cassowary frugivorie, seed defleshing and fruit fly infestation influence the transition from seed to seedling in the rare Australian rainforest tree, *Ryparosa* sp nov.1. *Functional Plant Biology*, **31** : 505-516.

WILKANDER T., 1984. Mecanismos de dispersion de diasporas de una selva deciduas en Venezuela. *Biotropica*, **16** : 276-283.

WILLSON M.F., THOMPSON J.N., 1982. *Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green"*. *Can. J.Bot.*, **60** : 701-713.

WILLSON M.F., WHELAN C.J., 1990. Variation in post-dispersal survival of vertebrate-dispersed seeds : effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos*, **57** : 191-198.

ZISWILER V., FARNER D.S., 1972. Digestion and the digestive system. *In* : FARNER D.S., KING J.R. *Avian Biology*. New York and London : Academic Press, p. 343-430. (Vol.2)