

RÉGIME ALIMENTAIRE DE *RUPICOLA RUPICOLA* (COTINGIDAE)
EN GUYANE FRANÇAISE
RELATIONS AVEC LA FRUGIVORIE ET LA ZOOCHORIE

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

INTRODUCTION

Les Coqs de roche (*Rupicola rupicola* (Linné) et *R. peruviana* (Latham)) figurent parmi les oiseaux des forêts tropicales humides dont le nom est bien connu, même du grand public, parce qu'ils ont, notamment par les brillantes coloration et ornementation du plumage des mâles, suscité l'intérêt admiratif des voyageurs naturalistes et, malheureusement dans un but lucratif, celui des aviculteurs. Pourtant, la connaissance scientifique que l'on a de ces oiseaux reste faible. Si l'on peut, dans la littérature, rassembler un certain nombre de notes éparses, celles-ci ne sont que d'un intérêt limité, voire anecdotique. Les études approfondies demeurent rares.

Les plus importants travaux relatifs à ces espèces concernent les parades sexuelles. Les auteurs ont surtout étudié ces oiseaux sur les arènes où se rassemblent les mâles pour attirer les femelles (Gilliard, 1962 ; Snow, 1971a, 1976, 1982 ; Schuchmann, 1984 ; Trail, 1985a, 1985b, 1985c, 1987 ; Trail & Koutnik, 1986 sur *R. rupicola* ; Benalcazar & Benalcazar, 1984 sur *R. peruviana*). Leur reproduction *in natura* n'est connue que par les études de Snow (1971a) pour *R. rupicola* et de Benalcazar & Benalcazar (1984) pour *R. peruviana*. Ces travaux sont aussi ceux qui synthétisent ce que l'on sait du régime alimentaire de ces oiseaux, sujet auquel se rapportent également la note de Schuchmann (1984) et, sur des individus captifs, celle de Berry *et al.* (1982).

Nous présentons ici les données quantitatives que nous avons pu recueillir en Guyane française sur le régime alimentaire de *Rupicola rupicola*. Bien que non exhaustives, ces données complètent et modifient ce que l'on savait sur le sujet. Par ailleurs, nous avons choisi de les présenter en insistant sur les caractéristiques des fruits consommés et des espèces végétales productrices, ceci de manière à les replacer dans le système de relations mutualistes plantes-animaux, et tenter de fournir quelques éléments sur le rôle que joue le Coq de roche dans la dynamique forestière.

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

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

*** ORSTOM, Section botanique, B.P. 165, 97323 Cayenne Cedex, Guyane française.



Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B*6826 Ex : 1

SITE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été réalisée en avril 1987 (en saison des pluies) au pied d'un inselberg granitique (baptisé par les chercheurs « Montagne des Nouragues ») situé en Guyane française, à 150 km de la côte (4°05' N, 52°40' W) et qui, de ses 411 m, domine une forêt humide sempervirente, naturelle, sur un socle pour partie granitique et pour partie latéritique. La petite vallée où se situe l'emplacement de nidification constitue la frontière entre ces deux domaines pédologiques assez nettement différents, tant par leur structure que par leur composition floristique. Au Nord, les fortes pentes de l'inselberg sont recouvertes d'une forêt haute et bien structurée (chablis peu nombreux), riche en Lecythydaceae, Sapotaceae et Caesalpiniaceae. En revanche, au Sud, sur les flancs en pente assez douce d'un très grand plateau, sur une largeur de plus de 500 m, s'étend une forêt très perturbée. La voûte y est très cahotique, atteignant le sol à la faveur des zones lianescentes. Les chablis y sont nombreux, leur cicatrisation est dominée par le développement des lianes. Les espèces dominantes peuvent être qualifiées de postpionnières : il s'agit de Mimosaceae (*Inga*), de Caesalpiniaceae (*Sceloroibium*) et de Lauraceae (*Ocotea*). Le plateau lui-même porte une forêt assez semblable à celle des versants de l'inselberg, tout au moins par son aspect bien structuré. L'étude botanique détaillée de ces milieux est en cours.

Le nid de Coq de roche étudié fut, en dépit d'une recherche intensive, le seul découvert. Il était installé dans une grotte à double entrée, située au bord d'une crique forestière, et qui résultait de l'accumulation de très grosses roches creusées par les eaux (Fig. 1). Il correspondait tout à fait aux descriptions classiques (cf. Snow, 1982). Il contenait 2 jeunes d'environ une semaine, dont les plumes n'étaient pas encore en fourreaux le 20 mars (Fig. 1).

La femelle (poids : 180 g) fut capturée à l'une des entrées de la grotte le 6 avril à 11 h ; il lui fut apposé un émetteur radio ne pesant, tout équipé, que 2,5 g. Celui-ci fut fixé sur le dos de l'oiseau à l'aide d'une colle chirurgicale au cyanoacrylate, après section des plumes à 1 cm de leur base, sur une surface de 1 cm². De 12 h à 17 h, la femelle fut suivie à distance : elle vint à deux reprises dans le secteur du nid. Le lendemain, dans l'éventualité d'une perturbation du nourrissage liée à notre présence sur le site, nous la laissâmes volontairement tranquille durant les premières heures du jour qui correspondent au maximum d'activité des oiseaux frugivores diurnes. Elle ne fut donc pistée que de 9 h 30 à 18 h 30. Elle se rendit également par deux fois au voisinage du nid. Pas plus que la veille, nous ne cherchâmes ce jour à vérifier *de visu* qu'elle nourrissait effectivement les jeunes. Le 8 avril, nous n'effectuâmes que quelques sondages de loin sans suivi systématique et sans l'approcher ni même venir dans le secteur du nid. Le 9 avril à 9 h, les jeunes (âgés d'environ un mois) furent trouvés morts sous le nid. Le radio-pistage fut poursuivi jusqu'au 12 avril quand l'émetteur s'arrêta, sa pile étant probablement épuisée.

L'alimentation fut étudiée par observation directe de la femelle et, surtout, en analysant les restes trouvés sous le nid. Le sol de la grotte étant plat et bien sec, nous avons pu récolter exhaustivement, trier et mettre en alcool, les débris animaux et végétaux (notamment les graines) correspondant environ à un mois de nourrissage. L'identification des espèces végétales fut réalisée à partir d'une collection de graines de référence conservée au Département de Botanique de l'ORSTOM à Cayenne. Ainsi furent établies les appartenances familiales pour 88,5 % des essences (46 sur 52), génériques pour 82,7 % et spécifiques pour 65,4 %. Nous avons suivi Cronquist (1981) en classant les *Cecropia* (dans notre cas *C. sciadophylla*) dans les Cecropiaceae, non plus dans les Moraceae. Plus que celui des graines, le nombre des fruits, ou du moins des éléments ingérés, étant intéressant dans la connaissance du régime alimentaire de l'espèce, nous avons converti le nombre de graines de chaque espèce de fruit trouvée sous le nid en nombre de *prises alimentaires* (ce que l'oiseau ingère en une seule fois), lesquelles peuvent être des fruits entiers, ou des graines arillées, ou des morceaux d'infrutescence (98,5 % des prises alimentaires sont identifiées au niveau de la famille).

Au cours d'une seule journée de radio-pistage à distance rapprochée, nous avons récolté les fruits de 21 espèces végétales consommées par la femelle qui ne nourrissait alors plus : 13 de ces espèces n'ont pas été trouvées dans les restes recueillis sous le nid. Il est cependant probable que si les jeunes avaient toujours été vivants, la femelle leur aurait apporté ces fruits. Par ailleurs, notre recherche des fruits par observation directe de la femelle ne fut pas exhaustive. De plus, les fruits recueillis sous le nid concernaient une période d'environ un mois, alors que ceux récoltés au cours du radio-pistage ne le furent que pendant une semaine et constituèrent un second échantillon décalé dans le temps par rapport au premier. Il nous semble donc pour le moins hasardeux de prétendre comparer ces deux séries d'informations sur les fruits en les tenant pour représentatives de l'alimentation des jeunes pour l'un et de celle de la seule femelle pour l'autre.

Tout au long de l'article, nous avons, dans les analyses portant sur le nombre d'espèces végétales, séparé deux échantillons. Le premier, que nous appelons « échantillon total », regroupe les espèces dont les graines ont été trouvées sous le nid et celles dont les fruits étaient consommés par la femelle durant le radio-pistage. Le second, dénommé « échantillon nid », ne concerne que les espèces dont les graines ont été recueillies sous le nid, ceci pour faciliter les comparaisons avec les analyses en fonction

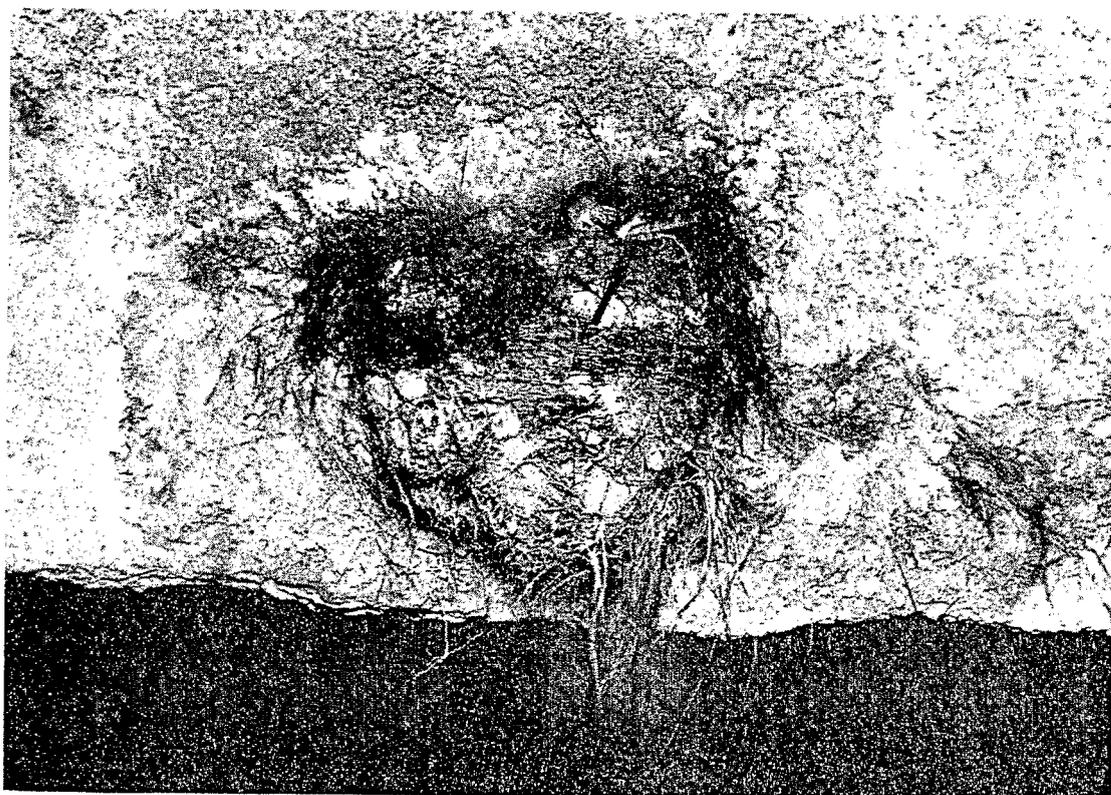


Figure 1. — En haut : site de nidification de *Rupicola rupicola* en Guyane française. En bas : nid de *R. rupicola* contenant 2 *pulli*, on remarquera le lézard qui dépasse du bec de l'un d'eux.

du nombre des prises alimentaires. Précisons que la comparaison des caractéristiques des fruits dont les graines ont été trouvées sous le nid et de celles de ceux dont l'ingestion par la femelle a été constatée ne révèle aucune différence statistiquement significative, ce qui justifie notre « échantillon total ».

Pour analyser les caractéristiques, d'une part, des fruits consommés ou apportés aux jeunes et, d'autre part, des espèces végétales exploitées par la femelle *R. rupicola* au cours de cette étude (cf. Tab. I), et en raison de la grande variabilité interspécifique de certains caractères qualitatifs, nous avons dû procéder à des regroupements que nous précisons ici. Ainsi, pour la coloration, nous avons considéré comme *jaunes* les fruits jaunes ou jaune orangé, *rouges* les rouges, rouge violacé, rouge orangé, rose ou brun rougeâtre, et *noirs* les noirs, noir grisâtre ou noir violacé. A propos des types biologiques, et afin de traduire la tendance spécifique, nous avons adopté les regroupements suivants : grand arbre (GA) = grand arbre + grand arbre ou arbre moyen ; arbre moyen (A) = arbre moyen ou quelques fois grand arbre + arbre moyen + arbre moyen ou arbuste ; petit arbre ou arbuste (AR) = arbuste ou petit arbre ou parfois arbre moyen + arbuste ou petit arbre ; arbrisseau ou sous-ligneux (a) = arbrisseau ou sous-ligneux, parfois arbuste + arbrisseau ou sous-ligneux. Pour faciliter la compréhension de notre démarche, nous précisons certaines méthodes employées dans le texte, avec les résultats correspondants.

RÉSULTATS

Aliments d'origine animale

Les seules informations dont nous disposons ont été obtenues par les observations effectuées au nid. Nous avons ainsi constaté qu'un jeune avait été nourri avec un reptile de petite taille dont la queue dépassait du bec de l'oisillon (Fig. 1). L'examen des déjections sous le nid a révélé des restes de serpents (écailles et fragments de peau), de lézards (débris d'os, griffes) et d'insectes (fin broyats chitineux et nombreux poils, très vraisemblablement de chenilles, R. Dajoz dét.). Bien qu'il ne nous soit pas possible de quantifier cet apport de proies animales, il ne fait aucun doute qu'il est quand même substantiel.

Aliments d'origine végétale

1) Diversité des fruits consommés

Les fruits de 52 espèces appartenant à 26 familles (en ignorant les Myrtaceae et Leguminosae que nous préférons laisser parmi les indéterminées) ont donc été apportés au nid (Tab. I). Par ailleurs, l'observation directe de la femelle nous a permis d'ajouter 13 espèces et 5 familles. Nous obtenons ainsi, pour la courte période d'étude, un régime composé au moins de 65 espèces de fruits, appartenant à 31 familles différentes.

Ayant estimé le nombre de fruits de chaque espèce fourni aux jeunes, nous pouvons calculer un indice de diversité de Simpson ($D = 1/\sum p_i^2$, variant de 1 à N (nombre d'espèces ; ici N = 52), standardisé en $D_s = (D - 1)/(N - 1)$ variant de 0 à 1). Nous obtenons ainsi $D = 11,45$ et $D_s = 0,20$. Il apparaît donc que si les espèces consommées se répartissent sur un très large éventail, leurs fruits ne sont pas tous ingérés dans la même proportion : certains le sont beaucoup plus que d'autres.

La figure 2A montre que 38 espèces sur les 52 apportées aux jeunes ne sont représentées que par moins de 10 prises alimentaires, et 4 seulement par plus de 35 prises. La figure 2B souligne que, par rapport au nombre total de prises

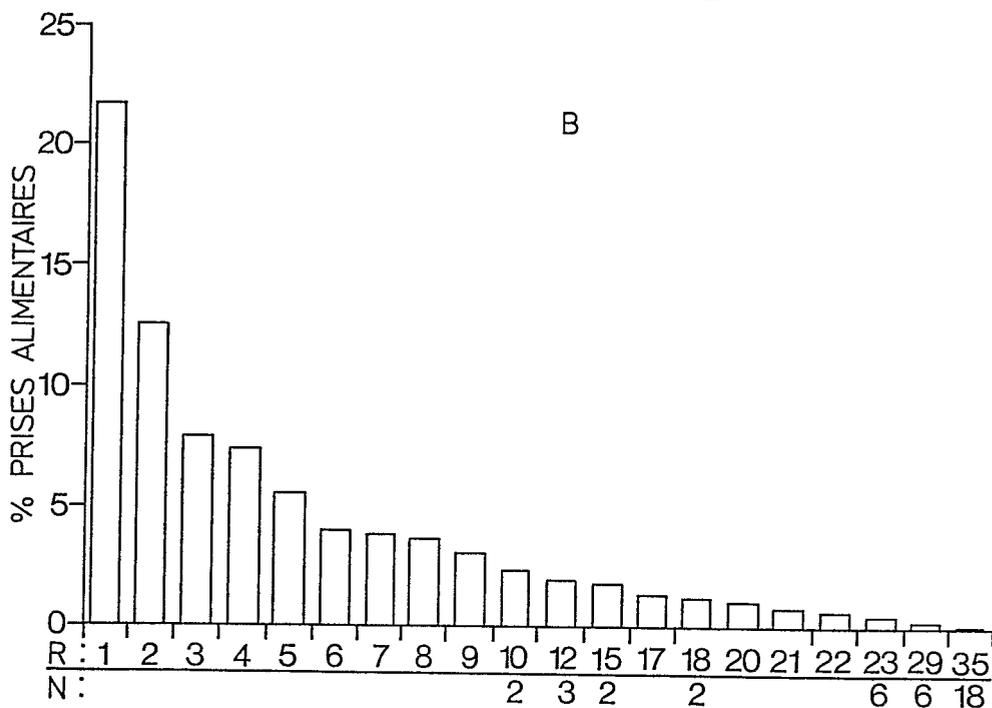
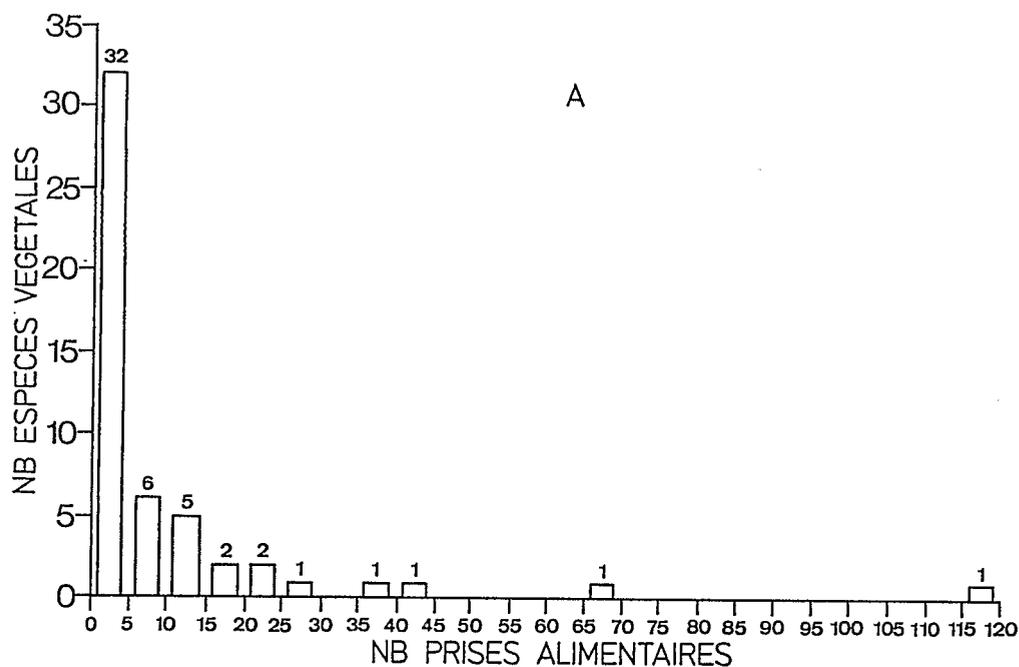


Figure 2. — A : nombre d'espèces végétales par classe quantitative de prises alimentaires. B : rang d'abondance des espèces végétales exprimé en % du nombre total de prises alimentaires. R = rang d'abondance ; N = nombre d'ex aequo. Chaque colonne de l'histogramme n'a été figurée qu'une seule fois, quelque soit le nombre d'ex aequo. Pour les abréviations, cf. tableau I.

alimentaires, une espèce (*Pseudoxandra cuspidata*, Annonaceae) atteint 22 %, que cette espèce et celle du second rang d'abondance (*Protium apiculatum*, Burseraceae) totalisent 34 %, que l'ajout des deux espèces suivantes (*Oenocarpus* cf. sp.

TABLEAU I

Liste et caractéristiques des végétaux dont les fruits entrent dans le régime alimentaire de *Rupicola rupicola*.
BLA = Blanc, BLE = bleu, BR = brun, J = jaune, N = noir, R = rouge, V = vert. Les noms soulignés concernent les espèces qui n'ont été notées qu'au cours du radio-pistage. Pour les autres explications, voir texte.

| ESPECES VEGETALES | COULEUR TYPE FRUIT | % PULPE | DIMENSIONS PARTIE INGEEEE L x l x e (MM) | DIMENSIONS GRAINES L x l x e (MM) | TYPE BIOLOGIQUE | TYPE DE FRUCTIFICATION | NOMBRE PRISES ALIMENTAIRES (GRAINES) |
|--|-----------------------|---------|---|--|--------------------|---------------------------|--|
| ANNONACEAE (ANNON) | | | | | | | |
| <i>Crematosperma poiteaui</i> (Diels) R.E.Fries | B, N | 26,0 | 15 x 12 x 12 | 11 x 9 x 8 | AR | II | 7 |
| <i>Oxandra asbeckii</i> (Pulle) R.E.Fries | B, N | 21,9 | 18 x 14 x 14 | 14 x 8 x 8 | A | II | 1 |
| <i>Pseudoxandra cuspidata</i> Maas | B, N | 64,2 | 15 x 15 x 15 | 11 x 11 x 10 | A | III | 118 |
| <i>Unonopsis rufescens</i> (Baill.) R.E.Fries | B, N | 76,3 | 15 x 15 x 15 | 10 x 10 x 8 | A | III | 2 |
| <i>Unonopsis stipitata</i> Diels | B, R | 61,5 | 18 x 13 x 13 | 13 x 10 x 9 | AR | II | 3 |
| ARACEAE (ARAC) | | | | | | | |
| <i>Heteropsis jenmanii</i> Oliv. | D, J | 58,0 | 16 x 14 x 12 | 10 x 8 x 6 | E | I | 3 (7) |
| ARALIACEAE (ARAL) | | | | | | | |
| <i>Schefflera paraensis</i> Huber ap. Ducke | A, N | 98,2 | 14 x 14 x 14 | 8 x 6 x 1 | GA | IV | 1 |
| ARECACEAE (AREC) | | | | | | | |
| <i>Astrocaryum munbaca</i> Mart. | C, J | 16,7 | 25 x 16 x 15 | 24 x 14 x 14 | AR | II | 5 |
| <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart. | B, N | 79,2 | 20 x 18 x 18 | 13 x 10 x 10 | GA | III | 13 |
| <i>Oenocarpus</i> cf sp nov | B, N | 80,9 | 17 x 12 x 12 | 13 x 6 x 6 | GA | III | 43 |
| BURSERACEAE (BURS) | | | | | | | |
| <i>Dacryodes nitens</i> Cuatr. | B, N | 63,4 | 25 x 18 x 18 | 19 x 13 x 12 | GA | IV | 1 |
| <i>Dacryodes</i> sp | B, N | 68,0 | 16 x 14 x 14 | 13 x 11 x 7 | GA | IV | 4 |
| <i>Protium apiculatum</i> Swart | C, BLA/R | 71,8 | 21 x 17 x 14 | 16 x 11 x 8 | A | III | 68 |
| <i>Protium sagotianum</i> Engl. | C, BLA/R | 93,9 | 25 x 25 x 25 | 15 x 9 x 7 | GA | IV | 1 |
| <u><i>Tetragastris altissima</i></u> (Aubl.) Swart | C, BLA/R | 59,9 | 19 x 14 x 12 | 16 x 10 x 8 | GA | IV | |
| <i>Trattinickia</i> sp | B, N | 83,2 | 20 x 15 x 15 | 12 x 9 x 7 | GA | IV | 11 |

CECROPIACEAE (CECRO)

| | | | | | | | |
|------------------------------------|------|------|--------------|-----------|----|----|---------|
| <i>Cecropia sciadophylla</i> Mart. | A, R | 96,9 | 20 x 20 x 20 | 2 x 1 x 1 | GA | IV | 1 (123) |
|------------------------------------|------|------|--------------|-----------|----|----|---------|

CLUSIACEAE (CLUS)

| | | | | | | | |
|--|------|------|--------------|-------------|---|-----|---|
| <i>Tovomita choisyana</i> Planch. et Tulasne | C, R | 68,2 | 26 x 16 x 15 | 20 x 11 x 9 | A | III | 2 |
|--|------|------|--------------|-------------|---|-----|---|

CUCURBITACEAE (CUCURB)

| | | | | | | | |
|---|------|------|--------------|-------------|---|----|-------|
| <i>Cayaponia cf ophtalmica</i> R.E.Schultes | D, R | 90,6 | 30 x 25 x 25 | 21 x 14 x 6 | L | II | 1 |
| <i>Cayaponia racemosa</i> Cogn. | D, J | 93,6 | 15 x 15 x 15 | 9 x 8 x 3 | L | II | 30 |
| <i>Cayaponia selysioides</i> C. Jeffrey | D, R | 62,1 | 17 x 16 x 16 | 12 x 11 x 5 | L | II | 2 (5) |

DILLENACEAE (DILLEN)

| | | | | | | | |
|--------------------------------|----------|------|--------------|------------|---|----|----|
| <i>Doliocarpus</i> sp | C, BLA/R | 79,2 | 15 x 13 x 8 | 9 x 9 x 4 | L | IV | 11 |
| <u><i>Doliocarpus</i> sp 2</u> | C, BLA/R | 58,7 | 14 x 12 x 10 | 11 x 9 x 7 | L | IV | |

FLACOURTIACEAE (FLAC)

| | | | | | | | |
|---|--------|------|-----------|-----------|----|----|--------|
| <i>Laetia procera</i> (Poeppig.) Eichl. | C, BLA | 40,8 | 9 x 9 x 9 | 4 x 2 x 2 | GA | IV | 1 (27) |
|---|--------|------|-----------|-----------|----|----|--------|

GNETACEAE (GNET)

| | | | | | | | |
|----------------------------------|------|------|--------------|--------------|---|-----|---|
| <i>Gnetum nodiflorum</i> Brongn. | B, R | 34,2 | 30 x 20 x 20 | 29 x 17 x 16 | L | III | 1 |
|----------------------------------|------|------|--------------|--------------|---|-----|---|

LAURACEAE (LAUR)

| | | | | | | | |
|--|------|------|--------------|--------------|----|----|----|
| <i>Ocotea cf oblonga</i> (Meissn.) Mez. | B, N | 67,8 | 18 x 14 x 14 | 14 x 9 x 9 | GA | IV | 10 |
| <i>Ocotea</i> sp ou <i>Nectandra pisi</i> Miq. | B, N | 77,3 | 17 x 14 x 14 | 12 x 9 x 7 | GA | IV | 1 |
| <i>Ocotea wachenheimii</i> R. Ben. | B, N | 60,5 | 18 x 18 x 18 | 16 x 12 x 12 | GA | IV | 21 |
| sp 1 | B, N | 64,4 | 26 x 15 x 15 | 21 x 11 x 9 | GA | IV | 1 |
| sp 2 | B, N | 69,4 | 16 x 15 x 15 | 11 x 10 x 10 | GA | IV | 17 |
| sp 3 cf <i>Ocotea globifera</i> Mez. | B, N | 80,0 | 16 x 15 x 15 | 10 x 9 x 8 | GA | IV | 13 |

LINACEAE (LIN)

| | | | | | | | |
|---|------|------|-----------|-----------|---|-----|---|
| <i>Hebepetalum humiriifolium</i> (Planch.) Benth. | B, V | 74,0 | 9 x 8 x 8 | 6 x 5 x 5 | A | III | 2 |
|---|------|------|-----------|-----------|---|-----|---|

MALPIGHIACEAE (MALPIG)

| | | | | | | | |
|-------------------------------|------|------|-------------|-----------|---|----|----|
| <i>Byrsonima obversa</i> Miq. | B, R | 69,1 | 11 x 11 x 9 | 8 x 7 x 6 | A | IV | 20 |
|-------------------------------|------|------|-------------|-----------|---|----|----|

MARCGRAVIACEAE (MARC)

| | | | | | | | |
|---------------------------|------|------|-----------|-----------|---|-----|--------|
| Norantea guianensis Aubl. | C, R | 79,0 | 7 x 7 x 7 | 3 x 1 x 1 | L | III | 1 (24) |
|---------------------------|------|------|-----------|-----------|---|-----|--------|

MELASTOMACEAE (MELAS)

| | | | | | | | |
|--------------------------|------|------|--------------|------------|----|-----|---|
| Mouriri sagotiana Triana | B, R | 76,5 | 15 x 15 x 15 | 11 x 9 x 8 | AR | III | 2 |
|--------------------------|------|------|--------------|------------|----|-----|---|

MELIACEAE (MELIA)

| | | | | | | | |
|----------------------------------|---------|------|--------------|--------------|---|-----|---|
| Trichilia cf quadrijuga Kunth | C, R/BR | 67,5 | 22 x 10 x 10 | 17 x 7 x 6 | A | III | 8 |
| <u>Guarea kunthiana</u> A. Juss. | B, R/BR | 7,1 | 16 x 14 x 12 | 16 x 13 x 12 | A | IV | |

MONIMIACEAE (MONIM)

| | | | | | | | |
|------------------------------------|------|------|--------------|------------|----|-----|----|
| Siparuna decipiens (Tulasne) A.DC. | B, R | 90,7 | 25 x 12 x 12 | 16 x 7 x 3 | AR | III | 40 |
|------------------------------------|------|------|--------------|------------|----|-----|----|

MORACEAE (MORA)

| | | | | | | | |
|--|--------|------|--------------|-----------|----|-----|---|
| Brosimum guianense (Aubl.) Hub. | B, J | 75,4 | 15 x 13 x 9 | 9 x 8 x 6 | GA | IV | 3 |
| Perebea guianensis Aubl. | B, R/J | 81,5 | 15 x 13 x 12 | 9 x 8 x 6 | A | II | 3 |
| <u>Trymatococcus oligandrus</u> (R.Ben.) Lanj. | B, J | 84,4 | 13 x 13 x 13 | 7 x 7 x 7 | A | III | |

MUSACEAE (MUS)

| | | | | | | | |
|-------------------------|----------|------|--------------|-------------|----|-----|-------|
| Heliconia pendula Wawra | A, BLE/R | 67,9 | 22 x 17 x 15 | 15 x 10 x 6 | Hp | III | 1 (2) |
|-------------------------|----------|------|--------------|-------------|----|-----|-------|

MYRISTICACEAE (MYRIS)

| | | | | | | | |
|---|------|------|--------------|--------------|----|----|----|
| Iryanthera sagotiana (Benth.) Warb. | C, R | 15,2 | 22 x 14 x 14 | 20 x 14 x 13 | A | IV | 10 |
| <u>Osteophloem platyspermum</u> (A.DC.) Warb. | C, R | 25,9 | 29 x 19 x 18 | 27 x 17 x 16 | GA | IV | |
| Virola michelii Heckel | C, R | 16,7 | 23 x 15 x 15 | 22 x 14 x 14 | GA | IV | 22 |
| Virola surinamensis (Roland.) Warb. | C, R | 39,4 | 15 x 13 x 13 | 14 x 11 x 10 | GA | IV | 1 |

PASSIFLORACEAE

| | | | | | | | |
|----------------------|------|------|--------------|-----------|---|----|--|
| <u>Passiflora</u> sp | A, J | 95,6 | 20 x 20 x 20 | 7 x 5 x 2 | L | II | |
|----------------------|------|------|--------------|-----------|---|----|--|

POLYGALACEAE

| | | | | | | | |
|----------------------------------|------|------|--------------|-------------|---|----|--|
| <u>Moutabea guianensis</u> Aubl. | D, R | 51,0 | 20 x 13 x 12 | 17 x 10 x 9 | L | II | |
|----------------------------------|------|------|--------------|-------------|---|----|--|

POLYGONACEAE

| | | | | | | | |
|--------------|------|------|--------------|------------|---|-----|--|
| Coccoloba sp | B, R | 79,2 | 12 x 12 x 12 | 10 x 6 x 6 | L | III | |
|--------------|------|------|--------------|------------|---|-----|--|

RUBIACEAE (RUB)Amaioua guianensis Aubl.

A, R 95,9 13 x 13 x 7 3 x 2 x 2 AR II

Palicourea calophylla DC.

A, N/R 66,7 9 x 8 x 7 7 x 4 x 3 a III 1 (2)

SAPINDACEAETalisia sp

D, J 65,8 21 x 13 x 13 15 x 9 x 9 A III

SAPOTACEAEManilkara cf bidentata (A.DC.) Chev.

D, J 41,4 26 x 16 x 12 25 x 13 x 9 GA IV

Microphilis guianensis (A.DC.) Pierre

D, J 72,9 16 x 13 x 12 15 x 9 x 5 GA IV

SIMAROUBACEAE (SIMAR)Simarouba amara Aubl.

B, N 37,9 14 x 9 x 8 13 x 8 x 6 GA IV 3

SMILACACEAE (SMILAC)Smilax sp

A, R 56,3 7 x 7 x 7 6 x 5 x 5 L III 6

SOLANACEAE (SOL)Lycianthes guianensis (Dun.) Bitter

A, R 80,8 18 x 18 x 18 4 x 4 x 1 L III 1 (70)

Solanum cf coriaceum Dun.

A, V 32,5 20 x 20 x 20 3 x 3 x 3 L III

SYMPLOCACEAE (SYMPL)Symplocos martinisensis N.J. Jacq.

B, N 51,7 15 x 9 x 9 12 x 7 x 7 A III 11

INDETERMINEES

Indet. cf Myrtaceae

B, ? ? ? 9 x 8 x 7 ? ? 7

Indet. cf Leguminosae

?, ? ? ? 13 x 7 x 3 ? ? 1

Indet. n 1

?, ? ? ? 12 x 9 x 8 ? ? 3

Indet. n 2

?, ? ? ? 10 x 9 x 8 ? ? 1

Indet. n 3

?, ? ? ? 8 x 6 x 6 ? ? 2

Indet. n 4

?, ? ? ? 2 x 1 x 1 ? ? 1

nov., Arecaceae et *Siparuna decipiens*, Monimiaceae) donne 50 % et que la prise en compte des 11 premières espèces par rang d'abondance conduit à 75 %. La femelle Coq de roche apportait donc à ses jeunes une grande variété de fruits mais seulement 1/4 des espèces constituaient les 3/4 de la nourriture.

Si les fruits de 26 familles ont effectivement été apportés aux jeunes, la prise en compte des quantités (Fig. 3) montre que les Annonaceae contribuent pour 24,8 % au nombre de fruits, ce qui s'explique par l'écrasante importance de *Pseudoxandra cuspidata*, les Burseraceae atteignent 16,1 % (5 espèces dont 80 % des fruits sont représentés par *Protium apiculatum*), les Lauraceae (6 espèces, dont 4 dominantes) et les Arecaceae (3 espèces, mais une dominante) totalisent respectivement 11,9 % et 11,6 %. Les 2/3 des fruits (19 espèces) apportés aux jeunes n'appartiennent qu'à 4 familles.

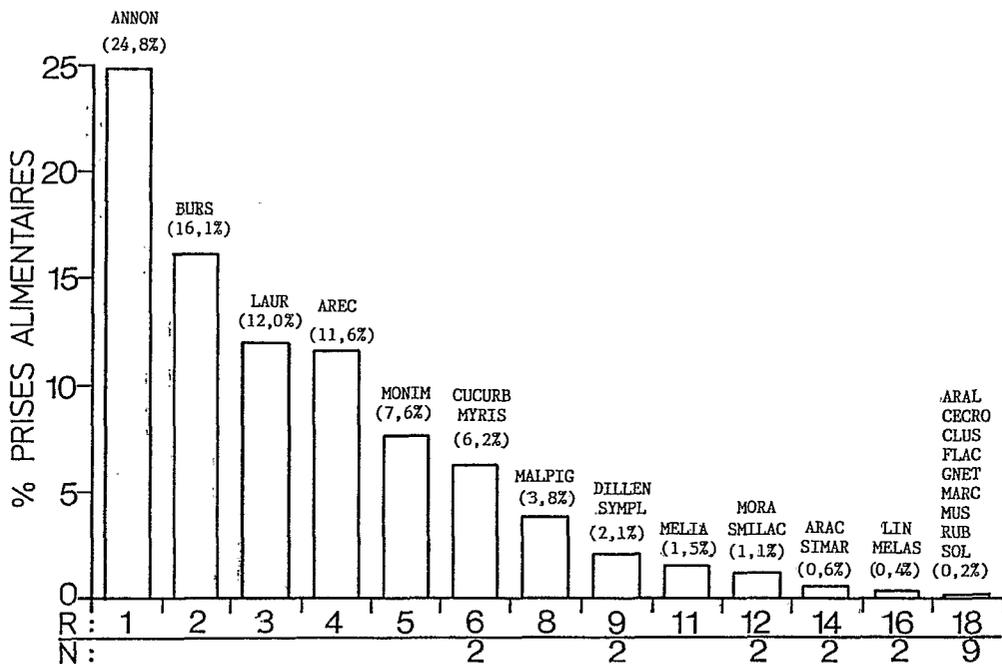


Figure 3. — Importance relative (par rang) de chaque famille végétale dans le régime alimentaire de *R. rupicola* (en % du nombre total de prises alimentaires, indéterminés exclus). Comme pour la figure 1B, chaque colonne ne représente qu'une seule fois la valeur du rang, quel que soit le nombre d'ex æquo ; ainsi, en 6, les Cucurbitaceae et les Myristicaceae représentent chacune 6,2 % du nombre total de prises alimentaires. Pour les abréviations, cf. tableau I.

2) Caractéristiques des fruits recherchés

a) Type de fruit

Nous avons classé les fruits consommés en 4 types, selon leur physionomie : (A) les *bacciformes* qui, comme les baies, sont des fruits mous, à plusieurs (ou même très nombreuses) graines noyées dans la pulpe ; (B) les *drupiformes* qui, comme les drupes, sont des fruits plus ou moins mous, à pulpe externe entourant

une seule unité de dissémination ; (C) les *capsuliformes* qui, comme les capsules, présentent une enveloppe externe indurée déhiscente, libérant ou exposant des graines entourées d'une pulpe, ou du moins garnies d'un tissu pulpeux ; (D) les « *cabossiformes* » qui, comme les cabosses, montrent une enveloppe externe indurée, non déhiscente, renfermant des graines prises dans une pulpe, ou du moins garnies d'un tissu pulpeux.

La figure 4A rend compte de la distribution (en % du nombre d'espèces) des divers types de fruits apportés au nid et vus être consommés par la femelle (« échantillon total », colonne de droite) ou simplement fournis aux jeunes (« échantillon nid », colonne de gauche). La prédominance des drupiformes (54,4 % pour l'échantillon nid ; 47,4% pour l'échantillon total) y est évidente, mais on notera que les capsuliformes viennent au second rang (23,9 % pour l'échantillon nid ; 23,7 % pour l'échantillon total), devant les bacciformes (13,0 % pour l'échantillon nid ; 15,2 % pour l'échantillon total), les « cabossiformes » n'entrant que pour une part peu importante dans le régime alimentaire (8,7 % pour l'échantillon nid ; 13,5 % pour l'échantillon total). La figure 4B illustre le même phénomène mais, cette fois par rapport au nombre de prises alimentaires. La tendance demeure identique, toutefois les bacciformes n'apparaissent plus qu'en très faible proportion, témoignant d'une « cueillette » bien accessoire.

b) Taille de la partie ingérée

Il est bien évident que, selon le type de fruit, l'oiseau avale le fruit entier ou seulement une partie de celui-ci qui peut être, entre autres, une graine arillée (ex. *Viola*), un morceau d'infrutescence (ex. *Cecropia*), ou une « béquée » dans un fruit pulpeux (ex. *Passiflora*). Nous n'avons donc pris en considération que les dimensions de la partie ingérée, par classes de 5 mm.

Sur la figure 5 (A et B), établie en fonction du nombre d'espèces végétales, sont mises en corrélation la longueur et la largeur des parties de fruits ingérées. Cette dernière dimension est évidemment celle qui est limitée par la largeur de l'ouverture buccale de l'oiseau (dans le cas présent 27 mm pour la femelle et 26 mm pour les jeunes) et qui indique donc le diamètre maximal des fruits sphériques indéformables qui pourront être avalés entiers. Cette remarque sur la forme des fruits nous amène à constater que la femelle Coq de roche consommait surtout des fruits ronds, ou d'un ovale subsphérique ; les fruits allongés ($l < L/2$) n'entraient guère dans son régime (10,9 % pour l'échantillon nid ; 11,9 % pour l'échantillon total). Il apparaît aussi une très forte consommation des fruits larges de 10 à 20 mm.

La figure 5C traduit, par rapport au nombre total de prises alimentaires, des résultats tout aussi marqués, avec cependant un mode plus accentué (en dépit du biais introduit par le grand nombre de *Pseudoxandra cuspidata*) pour une largeur de 15 à 20 mm.

La femelle Coq de roche ne prenait donc pas les plus gros fruits que lui permettait la taille de son bec. Ceci eût été logique si elle avait dû nourrir des jeunes ayant une ouverture buccale nettement plus étroite. Or la taille du bec des jeunes autorisait l'ingestion de fruits d'un plus gros diamètre (rappelons cependant que Benalcazar & Benalcazar, 1984, donnent une ouverture buccale de 21 mm chez *R. peruviana* à la naissance).

Si, pour le zoologiste, la dimension des unités d'ingestion est essentielle, pour le botaniste et pour l'écologiste en revanche, celle des unités de dissémination est

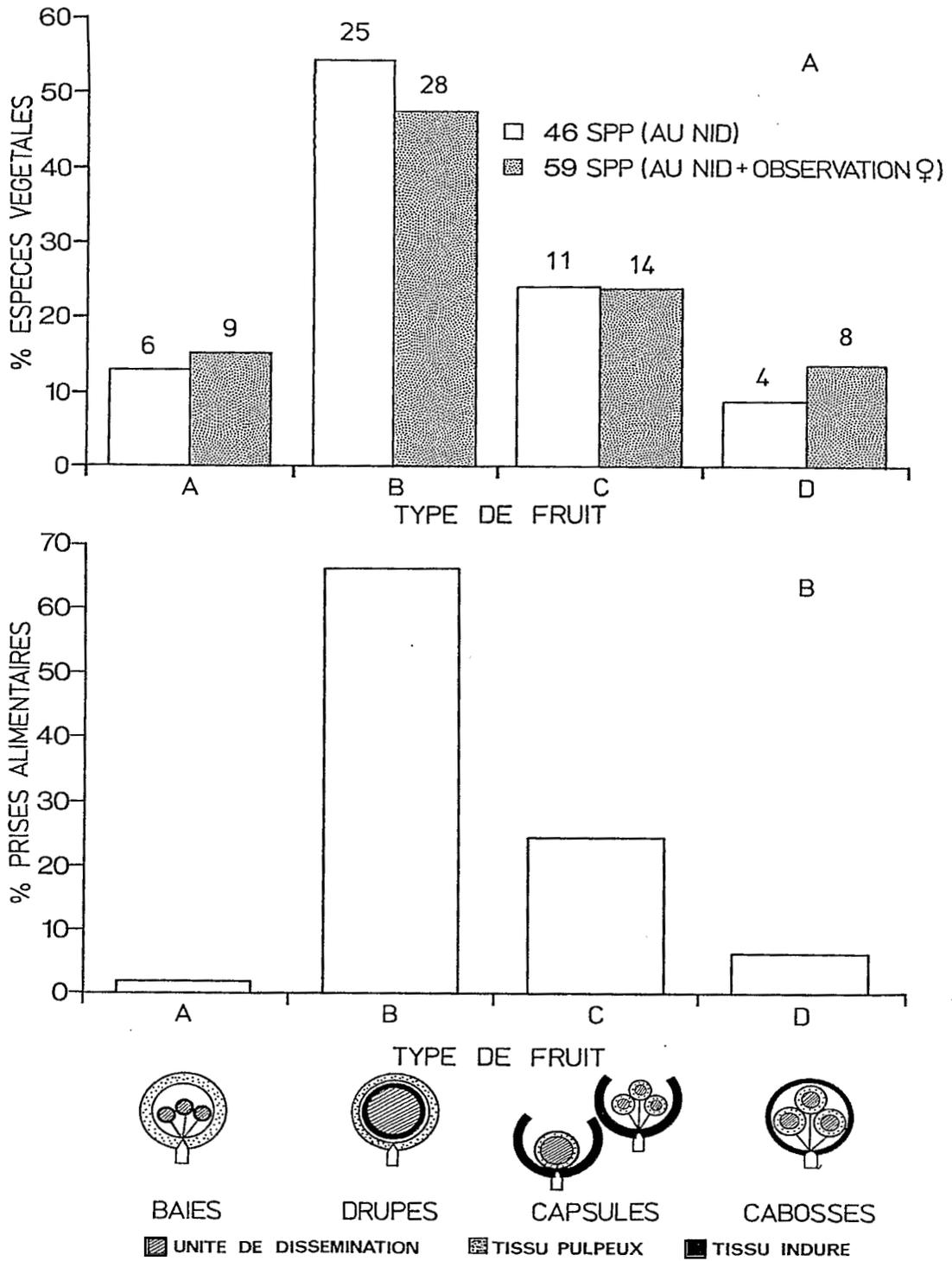


Figure 4. — Importance relative des divers types de fruits (indéterminés exclus) dans le régime alimentaire de *R. rupicola*.

— A : en % du nombre d'espèces végétales. Deux échantillons ont été distingués (voir texte). Les nombres placés au-dessus des colonnes indiquent le nombre d'espèces végétales dans la catégorie considérée.

— B : en % du nombre total de prises alimentaires. Pour la définition des types de fruits, voir texte.

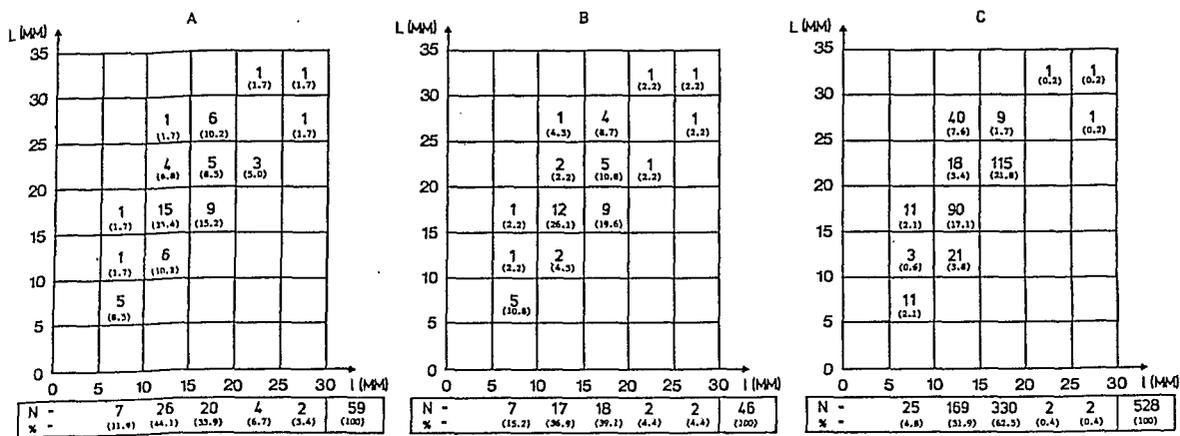


Figure 5. — Taille de la partie ingérée (indéterminés exclus).

- A : nombre (et, entre parenthèses, % du nombre total) d'espèces végétales par classe de taille dans l'échantillon total (voir texte).
- B : même chose qu'en A, mais pour l'échantillon nid (voir texte).
- C : nombre (et % du nombre total) de prises alimentaires par classe de taille.

tout aussi importante. La figure 6 fournit cette information, en fonction du nombre d'espèces (6A et 6B) et des prises alimentaires (6C). On remarque que *R. rupicola* est un disséminateur des plantes dont les fruits possèdent des unités de dissémination dont la largeur n'excède pas 20 mm, étant surtout comprise entre 5 et 15 mm.

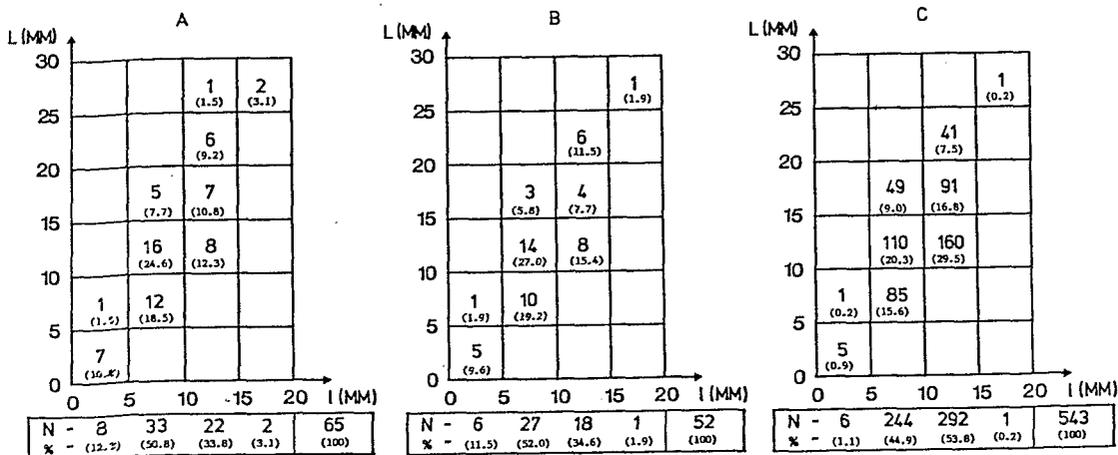


Figure 6. — Taille des graines disséminées par *R. rupicola*.

- A : nombre (et %) d'espèces végétales par classe de taille dans l'échantillon total (voir texte).
 - B : même chose pour l'échantillon nid.
 - C : nombre (et %) de prises alimentaires par classe de taille.
- L = longueur, l = largeur.

c) Coloration

Dans un premier temps, nous avons distingué (Fig. 7A et 7B) les fruits qui, en place, apparaissent monochromes de ceux qui, en revanche, montrent un contraste de deux couleurs (par exemple une arille blanche tranchant sur la teinte rouge de l'intérieur du péricarpe ouvert). Il est à noter que la proportion de fruits à simple coloration atteint 83,0 % du nombre des espèces (49/59) pour l'échantillon total, 84,8 % (39/46) pour l'échantillon nid et 82,6 % du nombre des prises alimentaires (436/528). On remarquera aussi que les fruits à effet polychrome présentent tous du rouge, soit sur la partie qui sera ingérée par l'oiseau, soit en teinte de fond. Par rapport tant au nombre total d'espèces qu'à celui des prises alimentaires, les fruits noirs et les fruits rouges représentent une proportion qui est le triple de celle des autres couleurs réunies. Les fruits verts et les fruits blancs ne figurent qu'en très petite quantité. En revanche, en ce qui concerne les fruits polychromes, le contraste blanc sur rouge apparaît plus souvent que les autres.

La prise en compte de la seule partie ingérée par l'oiseau (Fig. 7C) montre, ici encore, la prédominance du noir et du rouge. Toutefois, si ces couleurs sont pratiquement à égalité quant au nombre d'espèces (19 vs 22 pour l'échantillon total et 19 vs 17 pour l'échantillon nid), les noirs sont nettement majoritaires en nombre de prises alimentaires (52,8 % vs 23,5 %) mais cela est dû à la grande importance de *Pseudoxandra cuspidata* dans le régime : les indéterminés étant exclus, cette espèce représente 22,3 % des prises alimentaires. En revanche, la quantification par le nombre de prises alimentaires montre que les parties de fruits ingérées blanches (essentiellement des Burseraceae) atteignent une proportion appréciable (15,3 %).

d) Importance de la pulpe

Dans le cas de *R. rupicola*, qui rejette les graines, l'importance de la pulpe, qui est consommée, est une variable importante du régime alimentaire. Toutefois, faute d'avoir pu la mesurer directement, nous ne l'avons qu'estimée. Pour ce faire, nous avons assimilé la partie du fruit ingérée, et la graine qu'elle contient, à des solides de sections longitudinale et transversale elliptiques. Nous avons ainsi calculé le volume de chacun, en utilisant la formule $V = (4/3) \cdot \pi \cdot a \cdot b \cdot c$ où a, b et c sont les trois demi-axes longitudinaux et transversaux. La différence entre les deux volumes est attribuée à la « pulpe » au sens large, c'est-à-dire à la partie ingérée contenant les éléments nutritifs. Pour comparer les espèces de fruits entre elles, nous avons exprimé le volume de la « pulpe » en pourcentage de celui de la partie ingérée.

La figure 8A qui rend compte de la distribution des espèces de fruits par classe de volume relatif de pulpe, montre que l'éventail est grand mais que plus des deux tiers des espèces (34 sur les 46 déterminées, soit 73,9 % pour l'échantillon nid ; 40 sur 59, soit 67,8 % pour l'échantillon total) possèdent une pulpe qui représente au moins les 3/5^e de la partie ingérée par l'oiseau. Si l'on considère maintenant les prises alimentaires, on remarque, à part le biais introduit par *Pseudoxandra cuspidata* qui accentue la colonne 60-70 %, qu'un pic apparaît cette fois dans la classe 90-100 % (parties ingérées possédant une pulpe volumineuse) mais que, dans la catégorie 10-20 %, subsiste une proportion non négligeable de prises alimentaires qui concernent en particulier les Myristicaceae dont l'oiseau avale la graine entourée d'une arille fine mais très riche en lipides.

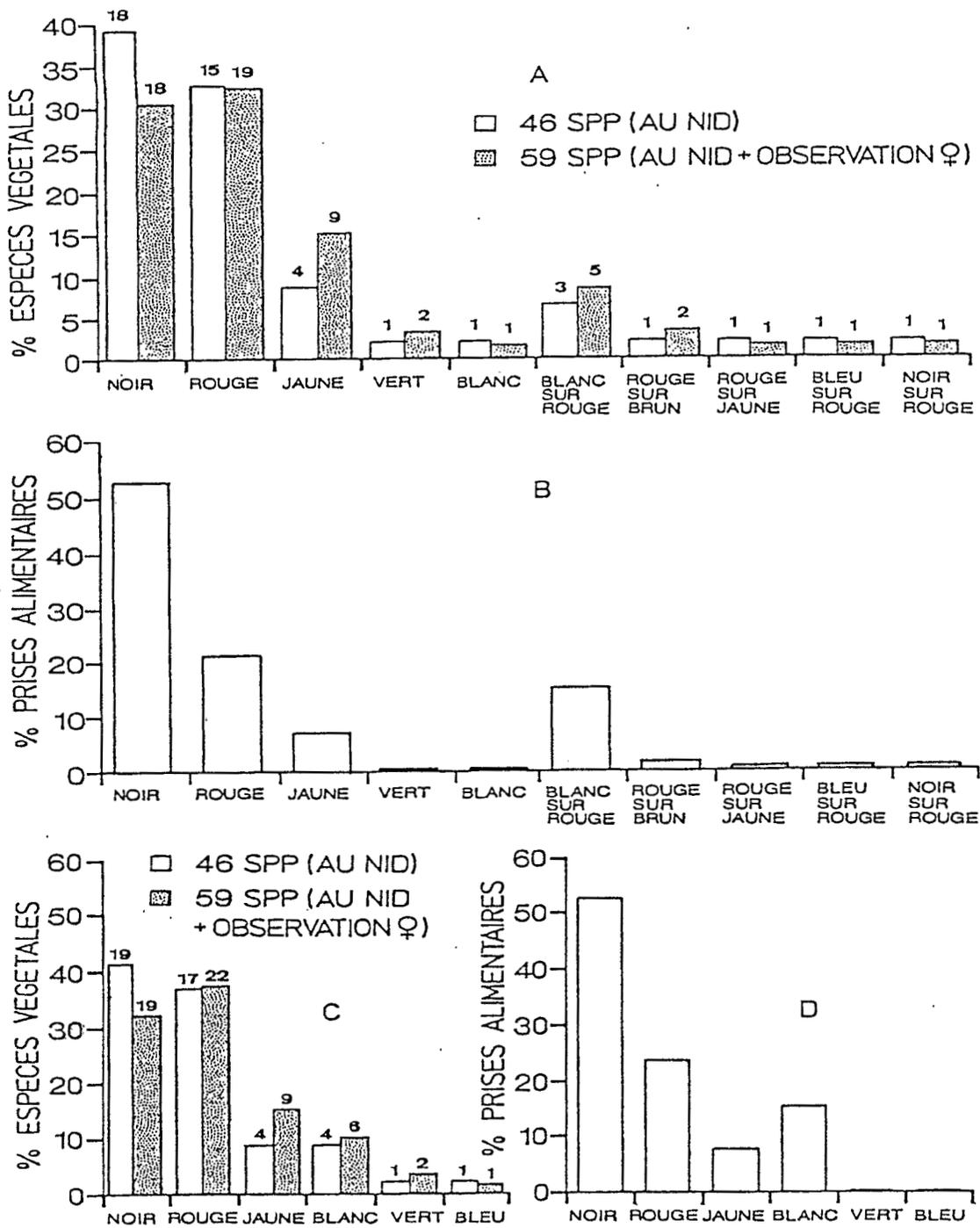


Figure 7. — Importance relative des diverses colorations présentées par les fruits (indéterminés exclus) entrant dans le régime alimentaire de *R. rupicola*.

— A et B : les fruits polychromes ont été classés en catégories distinctes des monochromes. A : importance relative exprimée en % du nombre d'espèces dans l'échantillon total (en grisé) et dans l'échantillon nid (non tramé). B : importance relative exprimée en % du nombre total de prises alimentaires.

— C et D : seule a été prise en considération la couleur de la partie ingérée. C : importance exprimée en % du nombre d'espèces dans les deux échantillons (total en grisé, nid en blanc). D : importance en % du nombre total de prises alimentaires.

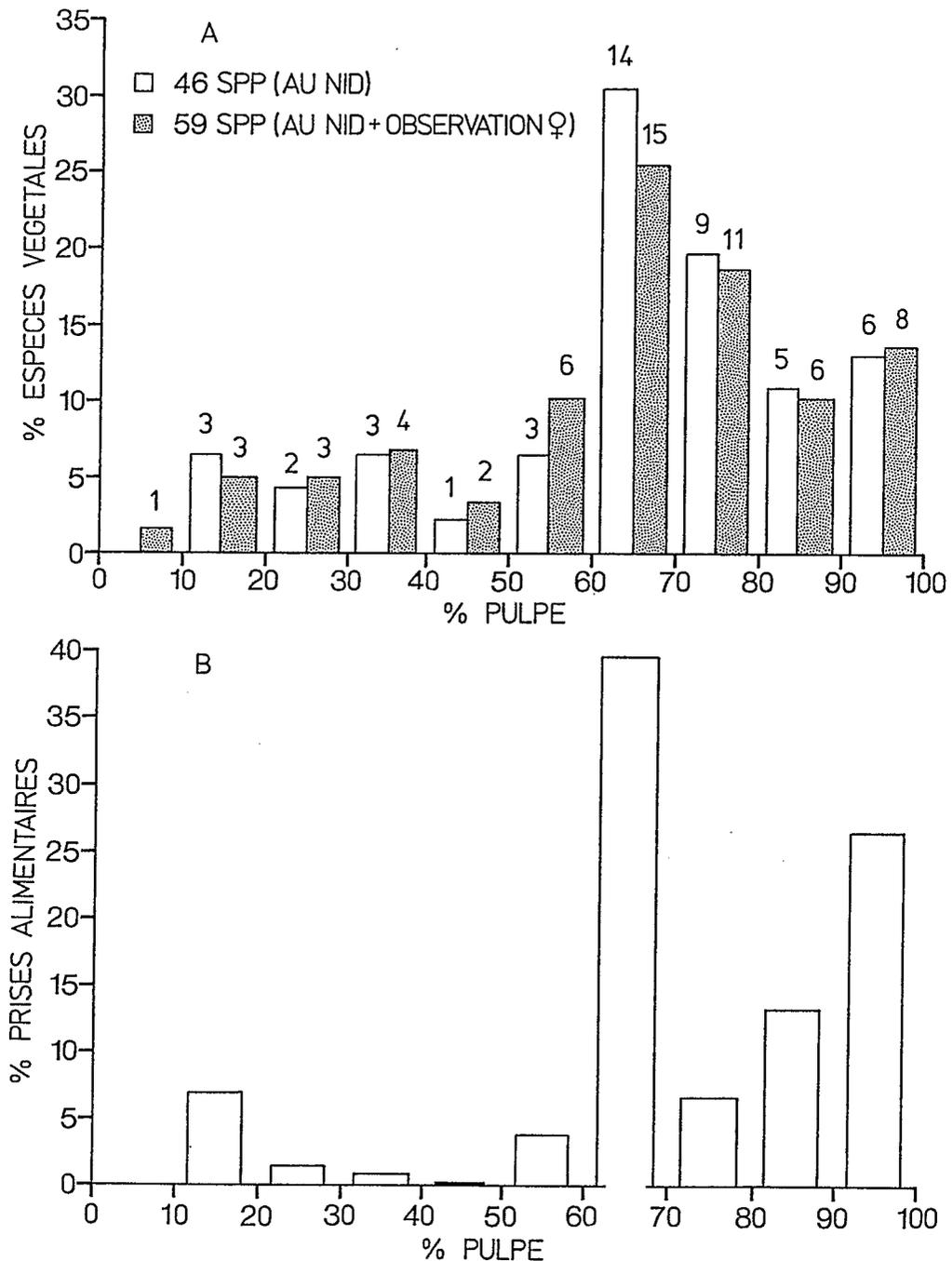


Figure 8. — Importance relative du volume de la pulpe par rapport à celui de la partie ingérée.
 — A : en % du nombre d'espèces dans les deux échantillons (total en grisé, nid en blanc).
 — B : en % du nombre total de prises alimentaires.

Nous préciserons que, globalement, il n'y a pas de corrélation entre la largeur (qui est limitante pour l'oiseau) de la partie ingérée et l'importance relative de la pulpe ; ce n'est pas en ingérant de plus gros fruits que l'oiseau bénéficiera de plus de pulpe. Toutefois, dans le cas des baies, il semblerait en aller autrement car il existe une corrélation positive entre leur largeur et leur proportion de pulpe.

3) Caractéristiques des plantes dont les fruits sont consommés

a) *Type biologiques*

Il est intéressant de distinguer les diverses espèces de plantes selon qu'il s'agit d'épiphytes (E), de lianes montant jusque dans la voûte (L), de grands arbres de la voûte ou non surcimés (GA), d'arbres moyens à petits, dominés (A), d'arbustes ou petits arbres du sous-bois, pouvant atteindre 10 m de haut (AR), d'arbrisseaux ou sous-ligneux, de 0,1 à 2 m (a), ou de plantes herbacées pérennes (Hp). Cette classification a l'avantage de renseigner sur les niveaux auxquels s'alimente l'oiseau dans l'architecture forestière : (E + L + GA) correspond à la voûte, (A) aux strates moyennes, (AR + a + Hp) au sous-bois.

La figure 9A montre que la femelle Coq de roche s'alimentait essentiellement dans la voûte (52,7 % des espèces de fruits de l'échantillon total et 60,9 % de celles de l'échantillon nid concernent ce niveau de l'architecture forestière). En revanche, les données de la figure 9B (à partir du nombre de prises alimentaires) confèrent à peu près la même importance aux fruits de la voûte (42,4 %) qu'à ceux des strates moyennes (46,4 %) mais, ici encore, on peut craindre le biais introduit par la consommation massive de *Pseudoxandra cuspidata*.

On notera aussi l'importance des fruits de lianes dans le régime alimentaire de l'espèce (22,0 % des espèces de fruits de l'échantillon total, 17,4 % de celles de l'échantillon nid et 10 % des prises alimentaires).

Pour la dissémination des graines, on remarquera donc que l'espèce — dans la mesure où cet exemple guyanais est généralisable — favorise les espèces végétales qui composent la voûte et le haut du sous-bois.

b) *Types de fructification*

Les espèces végétales ont été classées en 4 catégories, en fonction de l'importance numérique de leur production fructifère instantanée potentielle, c'est-à-dire du nombre de fruits disponibles simultanément sur la plante (d'après les données recueillies durant plusieurs années et en divers sites) : (I) : < 3 fruits ; (II) : 3-10 fruits ; (III) : 10-100 fruits ; (IV) : > 100 fruits.

On constate (Figs. 10A et 10B) que plus des trois quarts des fruits consommés (tant en nombre d'espèces qu'en nombre de prises alimentaires) proviennent de plantes caractérisées par une forte production instantanée : beaucoup de fruits mûrs en même temps sur le pied (types III et IV).

4) Modalités de la recherche des fruits

Les données que nous rapportons ici ont été obtenues en suivant la femelle par radio-pistage durant une semaine.

a) *Domaine exploité*

Durant la période où les jeunes étaient au nid, la femelle circulait (seule) sur un domaine d'une surface de 9,7 ha, superficie qui doubla (19,4 ha) après l'échec de la nichée (Fig. 11).

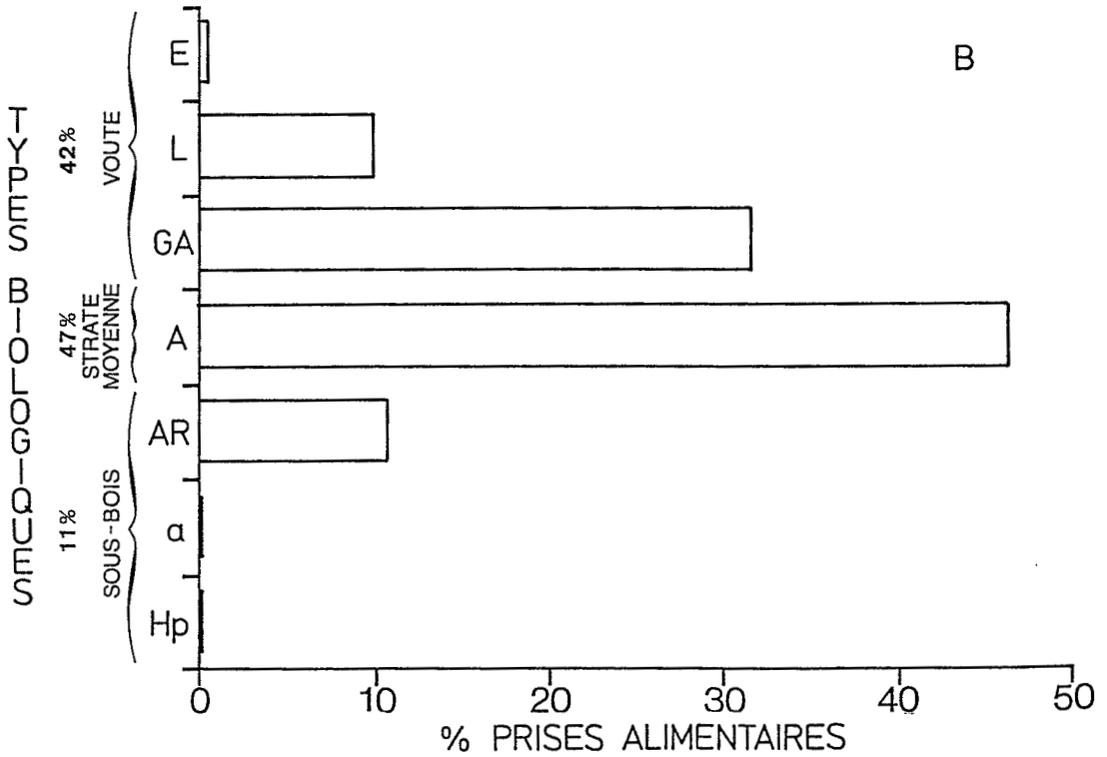
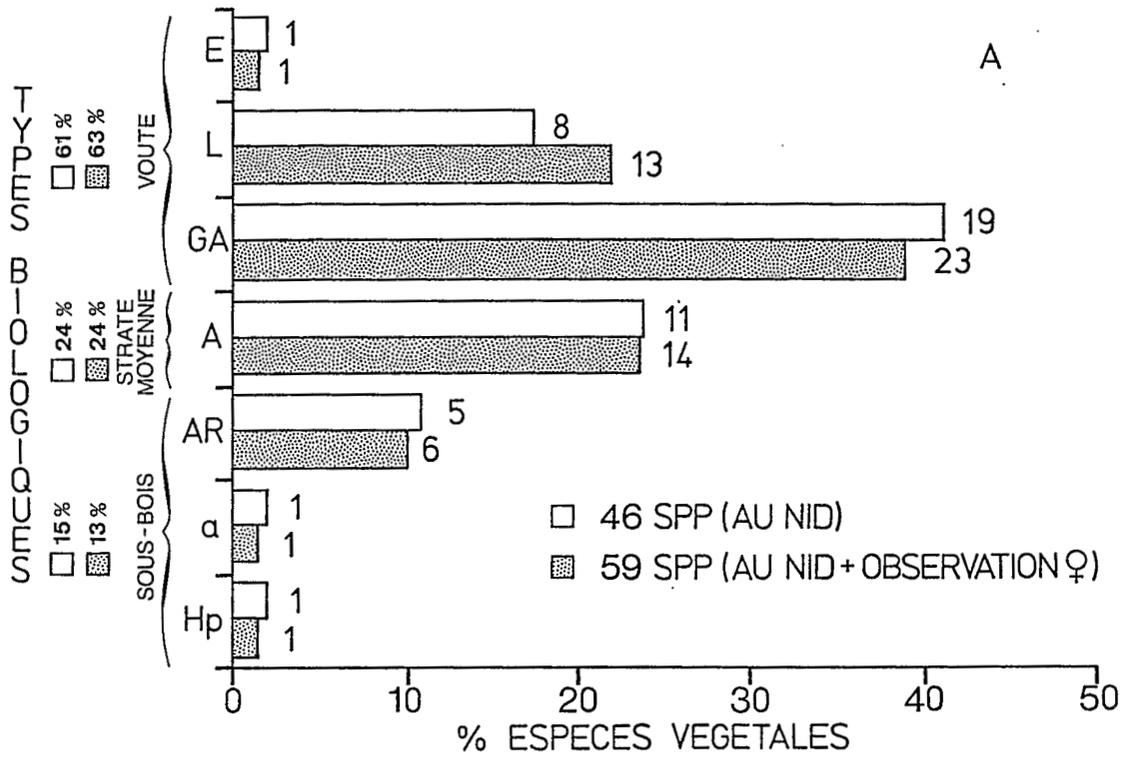


Figure 9. — Importance relative des divers types biologiques des végétaux (indéterminés exclus) dont les fruits entrent dans le régime alimentaire de *R. rupicola*.

— A : en % du nombre d'espèces végétales dans les deux échantillons (total en grisé, nid en blanc).

— B : en % du nombre total de prises alimentaires.

Pour les abréviations, cf. texte.

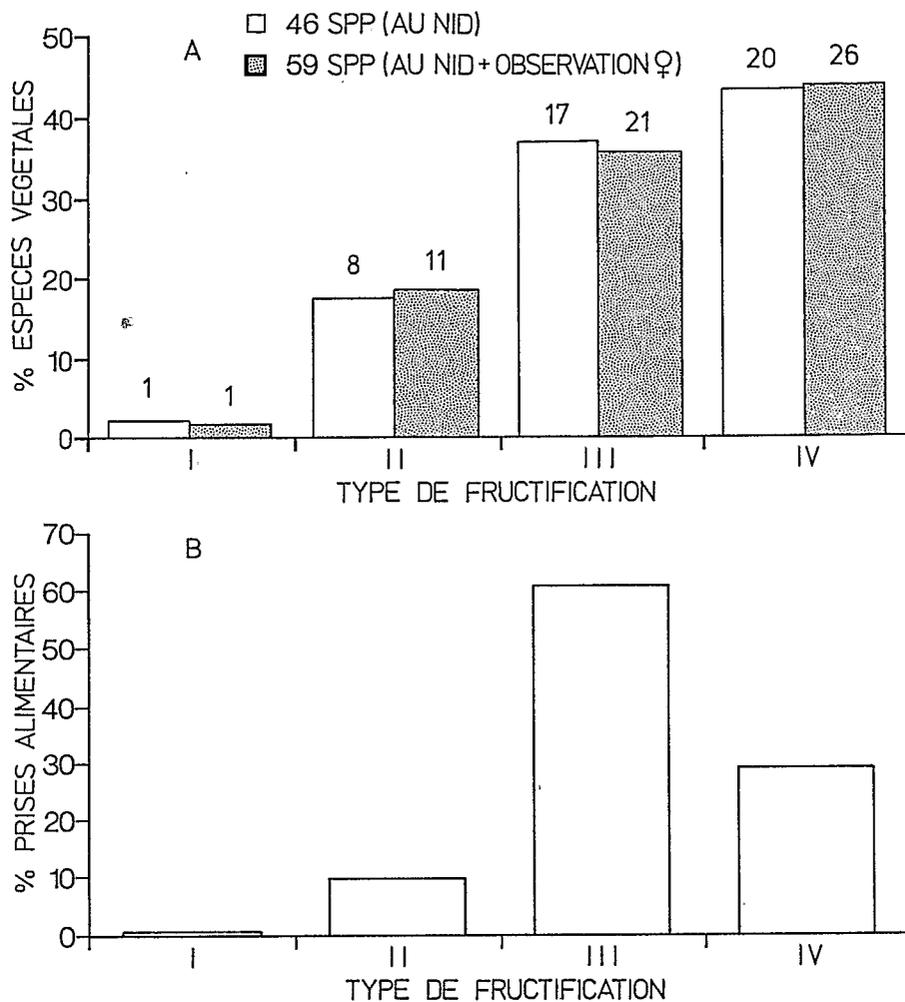


Figure 10. — Importance relative des divers types de fructification (nombre de fruits mûrs potentiellement disponibles simultanément) des plantes dont les fruits (indéterminés exclus) entrent dans le régime alimentaire de *R. rupicola*.

— A : en % du nombre d'espèces végétales dans les deux échantillons (total en grisé, nid en blanc).

— B : en % du nombre total de prises alimentaires.

Tout le temps de l'étude par radio-pistage, la femelle ne s'éloignait jamais à plus de 400 m du nid. Elle visitait chaque jour les mêmes secteurs, effectuant, à l'évidence, un circuit relativement fixe, empruntant un itinéraire qualifiable de régulier, et on pourrait même dire qu'elle pouvait être localisée de manière prévisible, dans le temps et dans l'espace, au long de ce parcours quotidien. Manifestement, le trajet effectué allait d'un arbre (ou d'une liane) riche en fruits à un autre. Sur ces arbres, ou du moins à leur proximité immédiate, la femelle s'arrêtait durant plusieurs minutes, voire une demi-heure ; entre ces arbres, elle ne faisait que de rapides visites à des plantes (arbres, arbustes ou autres) en fruits qu'elle rencontrait en chemin.

Après l'échec de la nichée, la femelle accrut ses déplacements, non seulement sur le même domaine qu'avant mais elle étendit celui-ci en direction du pied de

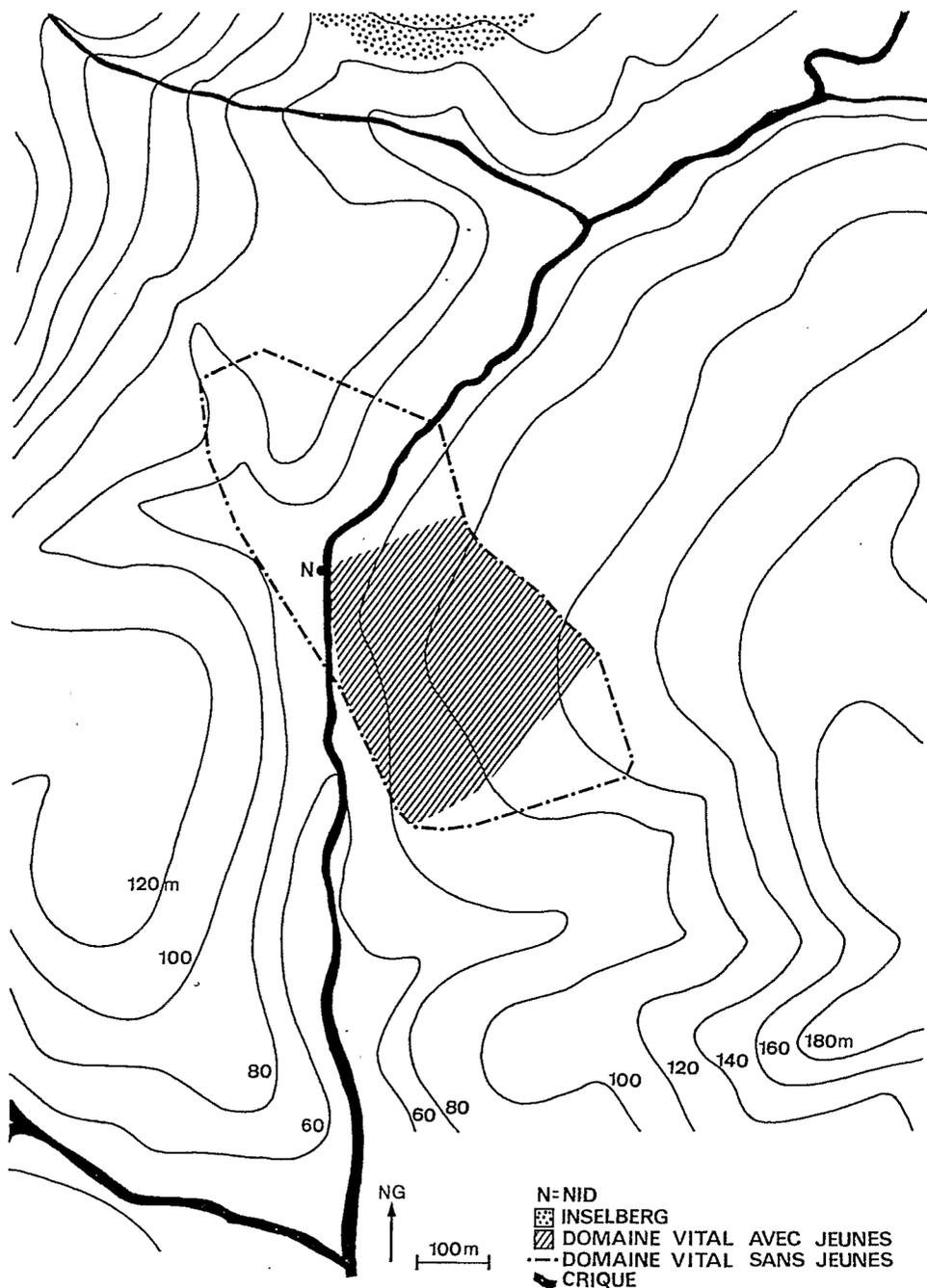


Figure 11. — Domaine vital de la femelle *R. rupicola*.

l'inselberg, dans des zones fréquentées davantage par d'autres Coqs de roche, notamment des mâles.

b) Rythme d'activité

Durant toute la période du suivi, la femelle présente le même rythme d'activité. C'est-à-dire qu'elle montra des phases d'alimentation et de déplacement

lent, alternant avec d'autres, plus longues, d'immobilité absolue (par ex., sur 9 h de suivi au cours de la même journée, elle passa 3 h immobile). Ces phases de repos avaient lieu entre 10 h 15 et 11 h 15, 12 h 15 et 13 h 30, 16 h 15 et 17 h 00. Durant les 3 jours où les jeunes étaient encore en vie, elle regagnait systématiquement le site du nid après ces phases d'immobilité.

c) Zones fréquentées

Au cours de la journée, la femelle passait de 45 à 70 % de son temps dans les zones particulièrement riches en denses rideaux et nappes de lianes, accrochés dans la voûte et le haut du sous-bois mais descendant çà et là jusqu'au sol, et aussi sur les bordures de denses chabis. C'est dans ces zones que s'effectuaient certes les phases de repos, mais aussi une partie de la recherche alimentaire. L'observation directe confirme les résultats de l'analyse des prises alimentaires (Fig. 9) quant à la localisation de l'oiseau dans l'architecture forestière lors de sa recherche des fruits, notamment le fait qu'il fréquentait simplement le haut du sous-bois et surtout la voûte, entre 20 et 40 m de hauteur. De même, les caractéristiques qualitatives de nature, de taille et de coloration de ces fruits, et les types de fructification des plantes productrices que nous avons notées en suivant cette femelle correspondaient bien à celles des figures 4, 5 et 7.

d) Cueillette des fruits

Les observations de prise de fruits par cette femelle (et d'autres individus dont des mâles), bien que pas assez nombreuses pour une quantification significative, nous ont montré que les fruits étaient happés au cours d'un vol plongeant, parfois lors d'un court vol sur place, à la manière des Cotingidés et Pipridés. Il conviendrait d'étudier l'influence que la présentation des infrutescences sur la plante peut avoir sur les choix alimentaire de cet oiseau.

On peut ici faire mention du fait que si, sur de nombreuses plantes qu'elle visitait, la femelle était seule, en revanche, sur certains pieds grands producteurs, elle se joignait au cortège des frugivores. Ainsi, sur un *Ocotea wachenheimii* non loin du nid, elle se nourrissait activement et régulièrement avec d'autres *R. rupicola* (dont des mâles) et des *Rhamphastos tucanus*, *R. vitellinus*, *Pteroglossus viridis*, *P. aracari*, *Selenidera culik*, *Trogon viridis*, *Perissocephalus tricolor*, *Phoenicircus carnifex*, *Lipaugus vociferans*, *Psarocolius viridis* et *Pionus fuscus*.

DISCUSSION

La première question que l'on peut se poser est : dans quelle mesure nos données corroborent-elles ou, au contraire, contredisent-elles les informations antérieures ? Ainsi que nous l'avons indiqué dans l'introduction, les seuls travaux portant sur l'alimentation *in Natura* de *R. rupicola* sont ceux de Snow (1971a) et de Schuchmann (1984). Le premier a ramassé les restes de nourriture sous des nids et au lek (en fait la majorité des données provient du suivi d'un nid entre le 17 janvier et le 5 avril) et le second a recueilli les graines régurgitées sur l'arène fréquentée par 26 mâles en mars/avril. C'est-à-dire que ces données, comme les

nôtres, concernent la période de reproduction, au cours d'un seul cycle annuel. Nous ouvrons ici une parenthèse. Tant Snow que Schuchmann parlent de graines régurgitées par *R. rupicola*. Or, tout ce que nous avons recueilli sous le nid nous a paru être des fientes, non pas des régurgitats. Notons à ce propos que Benalcazar & Benalcazar (1984) parlent, eux aussi, de fèces (mais ils mentionnent également des régurgitats de grosses graines de Lauraceae et de Cucurbitaceae) sous les nids de *R. peruviana*. Il conviendrait donc d'étudier quelles sont les graines qui transitent par le tube digestif et celles qui sont régurgitées. Ceci revêt une certaine importance quand il s'agit d'estimer la durée du transport des unités de dissémination par l'oiseau, et surtout la distance à laquelle elles sont éloignées de la plante par endozoochorie, et quelle action exerce éventuellement ce transit intestinal sur leur germination.

Pour en revenir au régime alimentaire que décrivent les auteurs antérieurs, disons que la consommation d'arthropodes et/ou de petits vertébrés par *R. rupicola* est un sujet contesté, au moins en partie. Olalla & Magalhaes (1956) signalent que l'espèce chasse des insectes et des petits lézards en dehors de la période de reproduction. Hanif (1967) a noté des individus *rupicola* captifs qui capturaient des insectes et Berry *et al.* (1982), en captivité, ont vu une femelle *peruviana* tuer une souris, manger des araignées et donner des lézards à ses jeunes (elle refusait des orthoptères et les vers de farine, mais mangeait de la pâtée pour rapaces et pour chiens !). Par ailleurs, à propos de *R. peruviana*, Benalcazar & Benalcazar (1984) ont estimé à 11,5 % (en poids frais) les petits vertébrés (grenouilles et *Anolis*) apportés aux *pulli*; ils n'ont pas obtenu de preuves d'ingestion d'arthropodes. De leur côté, Snow (1971a, 1976, 1982) et surtout Schuchmann (1984) estiment que le Coq de roche serait strictement frugivore; bien que ceci ne soit pas clairement dit dans leurs textes, il nous semble (surtout en lisant Snow, 1971a) que ces auteurs entendent que les jeunes pourraient effectivement recevoir une alimentation comportant des proies animales (encore que Snow (1976 et 1982) demande une vérification), les adultes, eux, ne consommant que des fruits. Nos données confirment donc que les adultes recherchent bien des aliments d'origine animale pour les donner (en totalité ou en partie ?) à leurs jeunes au nid. En revanche, il n'est actuellement pas possible de généraliser la consommation de proies animales à l'ensemble du cycle annuel, tant que l'alimentation n'aura pas été étudiée en détail durant la période internuptiale. Si effectivement le régime des adultes est uniquement à base de fruits, ceci impliquerait une différence importante par rapport à celui des jeunes. Les adultes devraient alors consommer des fruits leur apportant des protéines, en plus des sucres et des lipides. Si l'on se réfère aux valeurs nutritives présentées par Wheelwright *et al.* (1984), Moermond & Denslow (1985) et Atramentowicz (1988), les fruits dont les restes ont été récoltés sous le nid et ceux dont l'ingestion a été observée lors du suivi par radio-pistage, sont riches en glucides ou lipides, mais sont plutôt pauvres en éléments azotés.

En ce qui concerne les aliments végétaux, nos données montrent à la fois des similitudes et des différences par rapport à celles recueillies antérieurement par Snow (1971a) et par Schuchmann (1984). Ces deux auteurs ne signalent qu'un petit nombre de familles et d'espèces végétales dont les fruits sont consommés par le Coq de roche, ce qui ne correspond pas à la diversité du régime que nous avons observée. Toutefois, comme nous, ils constatent un aliment dominant (une Araliaceae qui représente 43,3 % du nombre des fruits consommés dans l'exemple du Guyana, et une Arecaceae qui atteint 94,7 % dans celui du Surinam) et

4-5 familles quantitativement importantes. Les trois études soulignent l'importance des Burseraceae, des Arecaceae et des Lauraceae. En revanche, nous n'avons pas trouvé autant de Meliaceae ni d'Araliaceae.

La comparaison avec les données que Benalcazar & Benalcazar (1984) ont obtenues en étudiant *R. peruviana*, est tout aussi intéressante. Ils trouvent un régime composé de 35 espèces appartenant à 18 familles (1) mais la quantification fait apparaître que seules 5 familles représentent chacune plus de 7 % du nombre des fruits consommés : Rubiaceae (31,25 %), Annonaceae (16,30 %), Lauraceae (10,47 %), Myrtaceae (7,80 %) et Arecaceae (7,25 %). C'est-à-dire que, comme dans notre échantillon relatif à *R. rupicola*, les 2/3 des fruits (11 espèces) n'appartiennent qu'à 4 familles ! La comparaison des familles végétales exploitées montre quand même des différences avec nos résultats : ainsi, toujours exprimé en % du nombre de fruits, les Rubiaceae (31,25 %), Solanaceae (5,48 %), Cucurbitaceae (4,22 %) et Musaceae (2,32 %) apparaissent plus représentées dans le régime de *peruviana* que dans celui de *rupicola* ; en outre, les Myrtaceae (7,80 %) ne figurent pas (sauf peut-être dans les indéterminés) dans l'échantillon guyanais tandis que les Burseraceae font défaut dans le colombien. On remarquera aussi que les bacciformes paraissent entrer davantage dans le régime de *peruviana* que dans celui de *rupicola* ; néanmoins, le fond reste des drupiformes.

Ces différences entre les résultats des uns et des autres peuvent trouver une explication, d'une part dans l'échantillonnage lui-même et, d'autre part, dans la localisation géographique des sites d'étude. En effet, les données de Snow (1971a), comme les nôtres, concernent essentiellement un nid, et celles de Schuchmann (1984) reposent sur des ramassages de graines sur un lek. Celles de Benalcazar & Benalcazar (1984) portent sur six nids étudiés lors d'un cycle annuel (en fait 15 mois). Autrement dit, il s'agit d'études ponctuelles qui, sauf peut-être celle de Benalcazar & Benalcazar, pourraient refléter davantage la variabilité individuelle que la tendance spécifique. De fait, durant la période de notre étude, nous avons observé, à quelques centaines de mètres de là, à flanc d'inselberg, un groupe de mâles et de femelles Coqs de roche qui consommaient les fruits bleus de *Psychotria* sp. (Rubiaceae), genre que nous n'avons trouvé, ni sous le nid étudié, ni au cours du suivi de la femelle par radio-pistage. Toujours à propos des échantillonnages, une autre cause de différence pourrait être le décalage temporel. D'une part, les données comparées n'ont pas été recueillies la même année et, d'autre part, les couvertures mensuelles ne sont pas exactement identiques. Les différences de régime observées pourraient donc s'expliquer par des différences phénologiques de la fructification sur chaque site. Ceci nous amène bien sûr au problème de la comparaison de localités géographiques différentes. Les compositions floristiques ne sont pas forcément comparables entre la Guyane française, le Surinam, le Guyana et, à plus forte raison, la Colombie. Quand on voit les différences qui existent dans les groupements végétaux de la forêt du site des Nouragues selon que le sol est granitique ou latéritique, on conçoit qu'il puisse exister de plus profondes divergences quand on passe d'un pays à un autre, et sous des latitudes différentes.

Quoiqu'il en soit, les points de similitude entre nos données et celles des auteurs antérieurs méritent quand même d'être pris en considération et admis pour constituer un reflet, certes encore incomplet, des caractéristiques générales du régime alimentaire de *R. rupicola* sur le plateau des Guyanes.

(1) Ceci d'après leur tableau V ; en fait, leur graphique fait état des Simaroubaceae et d'une espèce inconnue qui ne figurent pas dans la liste du tableau V.

Le second thème de discussion est celui du rôle que le Coq de roche joue dans la dynamique forestière. A l'évidence, cet oiseau est un disséminateur de diaspores : par défécation et par régurgitation. Toutefois, on peut penser que toutes les graines rejetées sous le nid n'ont qu'une bien faible probabilité de se trouver dans un lieu adéquat pour leur germination, encore faudrait-il examiner la possibilité d'un lessivage du site par les crues de la rivière (soudaines, aléatoires, d'importance et de durée très variables, au gré des précipitations) qui disperserait ces amas de graines. De même, les concentrations de graines sur les leks ne sont pas forcément le résultat d'une dissémination excellente pour les plantes en cause : elles augmentent les risques de compétition inter et intraspécifique. Néanmoins, au cours de ses déplacements, le Coq de roche entrerait, en théorie (Howe & Smallwood, 1982), vis-à-vis de la plante dont il consomme les fruits, d'une part, dans le cadre de l'« Escape Hypothesis » en éloignant les unités de germination du pied mère et en favorisant leur survie (sous l'hypothèse du modèle de Janzen (1971) et Connell (1971)). D'autre part, il entrerait aussi dans celui de la « Colonization Hypothesis », en dispersant les unités de dissémination dans de nombreux sites susceptibles d'être favorables à leur germination (rappelons que la femelle Coq de roche suivie fréquentait beaucoup les bordures de chablis) ou à leur stockage dans la « banque de graines » (cf. Alexandre 1982, de Foresta *et al.*, 1984).

Dans la littérature, les Coqs de roche et, plus généralement, les Cotingidés, sont cités comme « spécialistes » (*e.g.* Snow, 1981). Or, une certaine confusion règne dans la définition de ce terme (voir aussi Wheelwright & Orians, 1982 ; Moermond & Denslow, 1985). En effet, selon les auteurs, un frugivore peut être qualifié de spécialiste quand 1) il ne mange que, ou surtout, des fruits (Snow, 1971b, 1980 ; Morton, 1973), ou 2) il dissémine, sans les détruire, les graines des fruits qu'il ingère (Howe & Eastabrook, 1977), ou 3) il consomme seulement les fruits de quelques espèces végétales, plantes produisant des fruits (drupiformes ou arillés) à grosse graine et à pulpe importante, riche en lipides et protéines (McKey, 1975 ; Snow, 1981). Il est bien évident que seules les deux premières définitions peuvent être appliquées à l'oiseau étudié ici. Mais est-ce alors utile de parler de spécialisation ? Dans le premier cas, nous sommes en présence de ce que tous les ornithologistes et beaucoup d'écologistes qualifient d'oiseau frugivore, par opposition à insectivore ou à piscivore. On pourrait envisager une distinction entre les frugivores stricts (ne mangeant que des fruits), les frugivores réguliers (consommant des fruits régulièrement mais en petite quantité), les frugivores irréguliers, les frugivores occasionnels... Ces dernières catégories correspondent aux « généralistes » ou « opportunistes » de McKey (1975), Howe & Eastabrook (1977) et Snow (1981). En fait, comme le soulignent Moermond & Denslow (1985), la variation est continue entre les deux extrêmes. Quant au fait que l'oiseau dissémine les graines sans les endommager, il suffit, pour le qualifier, d'utiliser les termes classiques de « disséminateur » (« seed-disperser ») par opposition à « prédateur » (« seed-predator ») (voir aussi Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Erard, 1988). Nous sommes donc d'avis d'abandonner ce terme de spécialiste, au moins dans le cas des Coqs de roche.

Un grand nombre de variables interviennent dans la sélection des fruits consommés : leur taille (cf. Moermond & Denslow, 1983 ; Pratt & Stiles, 1985 ; Martin, 1985 ; Wheelwright, 1985), le rapport pulpe/graine (Howe & Vande Kerkhove, 1980 ; Herrera, 1981), l'état de maturité (Moermond & Denslow, 1983 ; Wheelwright, 1983), la couleur (Darwin, 1859 ; Ridley, 1930 ; Morden-

Moore & Willson, 1982 ; Stiles, 1982 ; Willson & Thomson, 1982 ; Wheelwright & Janson, 1985), le goût (Sorensen, 1983), la disposition sur la plante et l'accessibilité depuis un perchoir (Denslow & Moermond, 1982 ; Moore & Willson, 1982 ; Moermond & Denslow, 1983), la distance entre les semenciers, la qualité et la diversité des fruits disponibles, les risques de prédation (McAtee, 1947 ; Howe & Primack, 1975 ; Pratt & Stiles, 1983 ; Foster, 1977, 1982 ; Herrera & Jordano, 1981 ; Denslow & Moermond, 1982 ; Herrera, 1982a, 1985 ; Levey *et al.*, 1984 ; Wheelwright *et al.*, 1984), voir aussi les discussions générales de van der Pijl (1969), McKey (1975), Janzen (1983), Gautier-Hion *et al.*, (1985), Moermond & Denslow (1985) et Willson (1986). La plupart de ces caractéristiques sont souvent considérées comme des adaptations des plantes à la dissémination de leurs diaspores par les animaux. Si l'on a longtemps parlé de coévolution, on s'oriente maintenant vers des interprétations plus nuancées, considérant que si coévolution il y a, elle ne serait au mieux que diffuse (Wheelwright & Orians, 1982 ; Herrera, 1982a, 1985 ; Wheelwright, *sous presse*). Les données recueillies sur les Coqs de roche par l'ensemble des auteurs vont dans le sens des travaux cités ci-dessus et correspondent à ce que l'on obtient généralement quand on étudie dans le détail les oiseaux frugivores arboricoles tropicaux (voir aussi Erard et Sabatier, *sous presse*, pour les terrestres). Mais, au vu de la grande diversité du régime et des types de fruits et de plantes, nous n'oserions pas, actuellement, en dépit de certaines préférences alimentaires des Coqs de roche, parler de coévolution entre ces derniers et les plantes dont ils consomment les fruits. Ceci tant que n'auront pas été mis plus correctement en évidence : 1) les avantages que les oiseaux procurent aux plantes en disséminant les diaspores (notamment quelle est la valeur réelle des sites pour la germination des graines qui y ont été disséminées, quel y est le devenir des plantules et quel est l'effet sur la génétique des populations ? (cf. Furnier *et al.*, 1987)), 2) les contraintes qu'exercent les prédateurs végétariens sur les caractéristiques des fruits et de la plante (comment séparer les résultats des pressions sélectives exercées par la prédation et les adaptations facilitant la dissémination des diaspores ?) ou sur les relations de mutualisme entre la plante et les disséminateurs de ses graines (cf. Herrera, 1982b, 1984 ; Jordano, 1987) et 3) les impératifs physiologiques liés à la germination et à la croissance des plantes concernées (cf. Snow, 1971b ; Janzen, 1983 ; Wheelwright, 1985). Bien sûr nous ne parlerons pas ici des autres contraintes susceptibles de s'opposer à des relations de coévolution entre les plantes et les animaux (cf. Wheelwright & Orians, 1982 ; Howe, 1984 ; Herrera, 1985 ; Wheelwright, *sous presse*).

SUMMARY

The diet of the Guianan Cock-of-the-Rock (*Rupicola rupicola*) was studied in a pristine lowland rainforest, near an inselberg in French Guiana. Droppings were collected under a nest and observations were conducted on a radio-tagged female.

Nestlings were mostly fed fruit, but not exclusively so, as insects, small snakes, and lizards were also delivered to the chicks. The characteristics of the fruits consumed, and of the fruiting plants, were given special attention.

The fruit diet is highly diversified : 65 species belonging to 31 families were recorded as ingested in a little more than one month. Remains of fifty-two species belonging to 26 families were identified under the nest itself. A quantification by

feeding units (representing what the bird actually takes on the plant) shows that three quarters of the diet were contributed by only a quarter of the fruit species. Two thirds of the feeding units were contributed by only four plant families. Half the number of fruit species and two thirds of the feeding units were drupes, generally 10 to 20 mm in breadth, with seeds 5-15 mm wide. 83 % of the fruits were uniformly coloured. Taken together, black and red fruits were three times more abundant than all the others. The pulp of more than two thirds of the fruits amounted to at least three fifths of the fruit itself. A large proportion of the fruits consumed were those of canopy trees and lianas. More than three quarters of the fruits were from plants with large simultaneous crop production. These fruits were plucked out on the wing by the adult female which patrolled a home range of 9.7 ha when feeding her brood, going from one fruiting tree to another.

These results are compared with the scanty literature data on the diet of the two *Rupicola* species. Cocks-of-the-rocks cannot be considered as specialized frugivores, *sensu* Snow (1981). The assumed coevolution between cocks-of-the-rocks and plants is briefly discussed.

RÉFÉRENCES

- ALEXANDRE, D.Y. (1982). — Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, 37 : 579-588.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1988). — La frugivorie opportuniste de trois marsupiaux Didelphidés de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43 : 47-57.
- BENALCAZAR, C.E. & BENALCAZAR, F. SILVA DE (1984). — Historia natural del Gallo de roca andino (*Rupicola peruviana sanguinolenta*). *Cespedesia*, 13 : 59-92.
- BERRY, R.J., TODD, W. & PLASSE, R. (1982). — Breeding of the Scarlet Cock-of-the-rock *Rupicola peruviana* at the Houston Zoological Gardens. *Int. Zoo Yearbook*, 22 : 171-175.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GERARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.M. & PREVOST, M.F. (1981). — Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 341-435.
- CONNELL, J.H. (1971). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, pp. 298-310 in P.J. DEN BOER & G.R. GRADWELL (eds) : *Dynamics of population*. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Pop., Oosterbeek, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CRONQUIST, A. (1981). — *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- DARWIN, C. (1859). — *On the origin of species*. Murray, Londres.
- DENSLOW, J.S. & MOERMOND, T.C. (1982). — The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs : an experimental study. *Oecologia (Berl.)*, 52 : 170-176.
- ERARD, C. (1988). — Bird community structure in two rainforests : Africa (Gabon) and South America (French Guiana). A comparison, pp. 89-122 in M.L. HARMELIN-VIVIEN & F. BOURLIERE (eds) *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer Verlag, New York & Berlin.
- ERARD, C. & SABATIER, D. (sous presse). Rôle des oiseaux frugivores terrestres dans la dynamique forestière en Guyane française. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 19.
- FORESTA, H. DE, CHARLES-DOMINIQUE, P., ERARD, C. et PREVOST, M.F. (1984). — Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39 : 369-400.
- FOSTER, M.S. (1977). — Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58 : 73-85.

- FOSTER, R.B. (1982). — Famine on Barro Colorado island., pp. 151-172 in G. LEIGH, Jr., A.S. RAND & D. WINDSOR (eds). *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FURNIER, G.R., KNOWLES, P., CLYDE, M.A. & DANCIC, B.P. (1987). — Effects of avian seed dispersal on the genetic structure of whitebark pine populations. *Evolution*, 41 : 607-612.
- 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. & THIOLLAY, J.-M. (1985). — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia (Berlin)*, 65 : 324-337.
- GILLIARD, E.T. (1962). — On the breeding behavior of the Cock-of-the-rock (Aves, *Rupicola rupicola*). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 124 : 31-68.
- HANIF, M. (1967). — Observations on the nesting behaviour of the Cock of the Rock, *Rupicola rupicola*, in captivity. *J. Guyana Mus. & Zoo*, 43 : 28-33.
- HERRERA, C.M. (1981). — Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? *Am. Nat.*, 118 : 896-907.
- HERRERA, C.M. (1982a). — Seasonal variations in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and animal dispersers. *Ecology*, 63 : 773-785.
- HERRERA, C.M. (1982b). — Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *Am. Nat.*, 120 : 218-241.
- HERRERA, C.M. (1984). — Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos*, 42 : 203-210.
- HERRERA, C.M. (1985). — Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44 : 132-141.
- HERRERA, C.M. & JORDANO, P. (1981). — *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.*, 51 : 203-218.
- HOWE, H.F. (1984). — Constraints on the evolution of mutualisms. *Am. Nat.*, 123 : 764-777.
- HOWE, H.F. & EASTABROOK, G.F. (1977). — On interspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.*, 111 : 817-832.
- HOWE, H.F. & PRIMACK, R.B. (1975). — Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica*, 7 : 278-283.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.
- HOWE, H.F. & VANDE KERCKHOVE, G.A. (1980). — Nutmeg dispersal by birds. *Science*, 210 : 925-927.
- JANSON, C.H. (1983). — Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 213 : 187-189.
- JANZEN, D.H. (1971). — Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 465-492.
- JANZEN, D.H. (1983). — Physiological ecology of fruits and their seeds: physiological plant ecology, pp. 625-655 in O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds). *Encyclopedia of plant physiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- LEVEY, J.D., MOERMOND, T.C. & DENSLOW, J.S. (1984). — Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology*, 65 : 844-850.
- MARTIN, T.E. (1985). — Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density? *J. Trop. Ecol.*, 1 : 157-170.
- McATEE, W.L. (1947). — Distribution of seeds by birds. *Am. Midl. Nat.*, 38 : 214-223.
- McKEY, D. (1975). — The ecology of coevolved seed dispersal systems, pp. 159-191 in L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (eds). *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas Press, Austin.
- MOERMOND, T.C. & DENSLOW, J.S. (1983). — Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Anim. Ecol.*, 52 : 407-420.
- MOERMOND, T.C. & DENSLOW, J.S. (1985). — Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Orn. Monogr.*, 36 : 865-897.
- MOORÉ, L.A. & WILLSON, M.F. (1982). — The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. *Can. J. Bot.*, 60 : 557-560.

- MORDEN-MOORE, A.L. & WILSON, M.F. (1982). — On the ecological significance of fruit color in *Prunus serotina* and *Rubus occidentalis* : field experiments. *Can. J. Bot.*, 60 : 1554-1560.
- MORTON, E.S. (1973). — On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit-eating in tropical birds. *Am. Nat.*, 107 : 8-22.
- OLALLA, A.M. & MAGALHAES, A. COUTO DE (1956). — Passaros. Flia Rupicolidae, Galos de Serra, da Rocha ou do Para. *Bibl. zool. Sao Paulo*, 2 : 26-40.
- PRATT, T.K. & 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.
- PRATT, T.K. & STILES, E.W. (1985). — The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica*, 17 : 314-321.
- RIDLEY, H.N. (1930). — *The dispersal of plants throughout the world*. Reeve, Ashford.
- SCHUCHMANN, K.L. (1984). — Zur Ernährung des Cayenne Felsenhahnes (*Rupicola rupicola*, Cotingidae). *J. Orn.*, 125 : 239-241.
- SNOW, D.W. (1971a). — Notes on the biology of the Cock-of-the-rock (*Rupicola rupicola*). *J. Orn.*, 112 : 323-333.
- SNOW, D.W. (1971b). — Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113 : 194-202.
- SNOW, D.W. (1976). — *The web of adaptation. Bird studies in the American tropics*. Cornell Univ. Press, Ithaca & London.
- SNOW, D.W. (1980). — Regional differences between tropical floras and the evolution of frugivory. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 17 : 1192-1198.
- SNOW, D.W. (1981). — Tropical frugivorous birds and their food plants : a world survey. *Biotropica*, 13 : 1-14.
- SNOW, D.W. (1982). — *The Cotingas*. British Museum (Nat. Hist.) & Oxford Univ. Press, London & Oxford.
- SORENSEN, A.E. (1983). — Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia (Berl.)*, 56 : 117-120.
- STILES, E.W. (1982). — Fruit flags : two hypotheses. *Am. Nat.*, 120 : 500-509.
- TRAIL, P.W. (1985a). — Territoriality and dominance in the lek-breeding Guianan Cock-of-the-Rock. *Natl Geogr. Res.*, 1 : 112-123.
- TRAIL, P.W. (1985b). — Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science*, 227 : 778-780.
- TRAIL, P.W. (1985c). — The courtship behavior of the lek-breeding Guianan Cock-of-the-Rock : a lek's icon. *Amer. Birds*, 39 : 235-240.
- TRAIL, P.W. (1987). — Predation and antipredator behavior at Guianan Cock-of-the-Rock leks. *Auk*, 104, 496-507.
- TRAIL, P.W. & KOUTNIK, D.L. (1986). — Courtship disruption at the lek in the Guianan Cock-of-the-Rock. *Ethology*, 73 : 197-213.
- VAN DER PIJL, L. (1969). — *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Verlag, New York.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1983). — Fruits and the ecology of Resplendent Quetzals. *Auk*, 100 : 286-301.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985). — Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66 : 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. (sous presse). — Constraints on coevolution between fruit-eating birds and fruiting plants : a tropical case history. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 19.
- 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.
- WHEELWRIGHT, N.T. & JANSON, C.H. (1985). — Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *Am. Nat.*, 126 : 777-799.
- WHEELWRIGHT, N.T. & ORIANS, G.H. (1982). — Seed dispersal by animals : contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.*, 119 : 402-413.
- WILLSON, M.F. (1986). — Avian frugivory and seed dispersal in eastern North America. *Current Ornithology*, 3 : 223-279.
- WILLSON, M.F. & THOMSON, J.N. (1982). — Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits. *Can. J. Bot.*, 60 : 701-713.