



HAL
open science

Le rôle disséminateur et indicateur du Calao longibande (*Tockus semifasciatus*) et la réhabilitation des forêts dans l'est de la Côte-d'Ivoire

Doris Jensch, Hermann Ellenberg

► To cite this version:

Doris Jensch, Hermann Ellenberg. Le rôle disséminateur et indicateur du Calao longibande (*Tockus semifasciatus*) et la réhabilitation des forêts dans l'est de la Côte-d'Ivoire. *Revue d'Écologie*, 1999, 54 (4), pp.333-350. hal-03529071

HAL Id: hal-03529071

<https://hal.science/hal-03529071v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LE RÔLE DISSÉMINATEUR ET INDICATEUR DU CALAO LONGIBANDE (*TOCKUS SEMIFASCIATUS*) ET LA RÉHABILITATION DES FORÊTS DANS L'EST DE LA CÔTE-D'IVOIRE

Doris JENSCH* & Hermann ELLENBERG**

SUMMARY

During five months of observation in 1994 in a moderately exploited semi-deciduous forest of 220 km² and its cultivated surroundings in the south-east of Ivory Coast, a small hornbill species (*Tockus semifasciatus*, ca. 220 g) was found to be a keystone mutualist for seed dispersal of many tree species. Corresponding with the bird's preference of forest edges and open landscape with trees, mainly the seeds of tree species of early successional stages were transported. From June to September the faeces and regurgitated seeds collected monthly at the roosting places contained the seeds of 20 % of those tree species actually bearing fruit. Most of the consumed species, especially the most preferred ones, are rich in energy and the offer of fruit as a whole appears to be reasonably reliable for the birds (the study was done in the season with least fruit supply). Concerning the trees, the germinability of regurgitated seeds of some tested species was not less than that of fresh seeds. Since the digestion period in most cases is much longer than an hour, the seeds may be transported over long distances, up to more than 3.5 km as shown by colour-marked birds flying this distance to their roosting trees in the last hour before sunset. Considering that this hornbill species is the only "large" bird crossing frequently the forest edge and considering the large number of seeds transported in its crop and stomach, *Tockus semifasciatus* may be regarded, among birds, as the single most important provider of genetic exchange between the remaining forest islands in the landscape. And it would be a good supplier of diaspores for the reforestation of clearings and fallow land, provided that the neophyte *Chromolaena odorata* did not cover most of these areas. Only very few hazardly established individuals of woody species could be found under *Chromolaena* cover.

RÉSUMÉ

Une espèce de calao de petite taille, le Calao longibande (*Tockus semifasciatus*, ca. 220 g, présent en grand nombre dans la région), a été étudiée en mars et de juin à septembre 1994 dans une forêt semi-décidue, modérément exploitée, de 220 km² et dans ses environs cultivés dans le sud-est de la Côte-d'Ivoire. Ce calao s'est révélé être un mutualiste-clé de la dissémination de plusieurs espèces d'arbres. *Tockus semifasciatus* préfère comme milieu de vie les lisières de forêt et les espaces ouverts avec des groupes d'arbres isolés. Conformément à cette préférence, il dissémine surtout des graines d'arbres du premier stade de la succession naturelle de la forêt. Chaque mois, entre juin et septembre 1994, on a trouvé, dans les fèces

* Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Biologie, AG Prof. Poschlod. D-35032 Marburg.

** Institut für Weltforstwirtschaft, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Leuschner-strasse 91. D-21031 Hamburg.

ou pelotes de réjection sous les perchoirs, les graines de 20 % des espèces d'arbres en cours de fructification. La plupart des fruits que consomment et préfèrent les calaos sont très riches en énergie. L'offre en fruits recherchés par le Calao longibande paraît assez certaine et suffisante pour supporter des populations, d'autant que notre recherche a eu lieu durant la saison où l'offre en fruits est minimale. Concernant les arbres, la capacité de germination des graines régurgitées des espèces testées n'était pas inférieure à celle des graines fraîches. Comme la digestion dure normalement beaucoup plus d'une heure, les graines peuvent être transportées à plus de 3,5 km, distance parcourue durant l'heure avant le coucher du soleil par des calaos marqués se dirigeant vers leurs dortoirs. Considérant qu'il est le seul « grand » oiseau survolant fréquemment la limite entre la forêt et ses environs et considérant en outre le grand nombre de graines qu'il transporte dans le gésier ou le jabot, le Calao longibande pourrait être vu comme le seul oiseau important qui garantisse l'échange génétique entre les îlots de forêt restants dans le paysage forestier dégradé. Il pourrait aussi être fournisseur de graines pour une réhabilitation de la forêt à la place des friches et clairières, en supposant que le néophyte *Chromolaena odorata* ne couvre pas la plupart de ces surfaces, car peu de plantes ligneuses s'établissent sous le couvert de cette plante.

INTRODUCTION

Le Calao longibande (*Tockus semifasciatus* (Hartlaub) 1855) est l'espèce d'oiseau de taille moyenne la plus répandue dans les forêts semi-décidues exploitées de l'est de la Côte-d'Ivoire (Ellenberg, 1992). Etant le seul oiseau frugivore de sa taille à franchir fréquemment la limite entre la forêt relictuelle et la zone agricole environnante, il est considéré comme un disséminateur potentiel des arbres forestiers et par conséquent, comme un facteur important de la réhabilitation des forêts en jachères et en friches.

Nous avons donc étudié ce calao dans le cadre du « Programme sectoriel d'aménagement forestier et de protection de la nature en Côte-d'Ivoire », qui a pour objectif un aménagement forestier stable, destiné à promouvoir autant que possible le reboisement naturel de la forêt. Dans le cadre de ce projet sur la régénération naturelle d'une forêt partiellement dégradée, quelques recherches sur le rôle des grands frugivores avaient déjà entreprises (e.g. Theuerkauf (1995) sur les éléphants).

Pour caractériser la fonction écologique de *Tockus semifasciatus*, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes : quelles espèces de fruits ce calao mange-t-il ? Quel pourcentage des espèces ligneuses en fructification représentent-elles ? Quels facteurs influencent les choix alimentaires ? Sur quelle distance les graines sont-elles transportées ? La limite de la forêt est-elle transgressée durant ce transport ? Les graines ingérées peuvent-elles encore germer ? Les plantules peuvent-elle ensuite s'établir au point de chute des graines (le plus souvent sous la couverture de *Chromolaena*, Asteraceae) ? D'autres espèces animales jouent-elles le même rôle que *Tockus semifasciatus* ? Suite aux réponses à ces questions, le Calao longibande peut-il servir d'indicateur de la capacité de régénération naturelle de la forêt ?

MATÉRIEL, SITE ET MÉTHODES D'ÉTUDE

LE CALAO LONGIBANDE

Nous considérons *Tockus semifasciatus* comme semi-espèce *sensu* Futuyma (1990), différente de *Tockus fasciatus* (Shaw) par l'aire de distribution (Sanft,

1960) et par des caractères sexuels distincts (couleur du bec et de la peau de la tête) (voir Mackworth-Praed & Grand, 1970). Le poids médian des individus capturés vivants pendant ce travail était de 240 g (n = 20) pour les mâles, de 216 g (n = 18) pour les femelles et de 211 g (n = 30) pour les jeunes d'à peu près six mois (pour d'autres mesures voir Jensch, 1995 ; Jensch & Ellenberg, 1998).

Le Calao longibande dépend d'une forêt clairsemée (e.g. forêt secondaire), des îlots forestiers en savane ou des clairières en forêt primaire (Fry *et al.*, 1988 ; obs. pers. et de Hovestadt). Dans l'est de la Côte d'Ivoire, il affectionne le raphia (*Raphia* sp.) et d'autres plantes sensibles aux vibrations (bambou, palmier à huile), surtout dans des bas-fonds marécageux, pour constituer des dortoirs qui peuvent regrouper plus de 350 individus (d'après les observations de D.J.). Son habitat s'est élargi durant les dernières décennies en raison de l'exploitation des forêts et de l'extension des zones cultivées. Bien qu'il soit nombreux et répandu dans les régions forestières de l'Afrique de l'Ouest, on sait peu de chose de son alimentation. Kemp (1996) le tient pour frugivore-insectivore. Des indications un peu plus précises sont données par Colston & Curry-Lindahl (1986) : insectes, fibres végétales et fruits jaunes ; et par Mackworth-Praed & Grant (1970) : fruits du palmier à huile, insectes et petits vertébrés.

SITE ET PÉRIODE DE RECHERCHE

La forêt classée de la Bossematié (FCB) est une forêt semi-décidue humide de 22 000 ha du sud-est de la Côte-d'Ivoire, située de 3° 35' W à 3° 24' W et de 6° 33' N à 6° 22' N, à une altitude de 115 à 218 m. La moyenne des précipitations annuelles se situe autour de 1 330 mm (Ministère de l'agriculture et des ressources animales, direction Abengourou, 1955-1993), cependant les fluctuations sont énormes. La température moyenne est de 26-27 °C, l'amplitude thermique annuelle des moyennes mensuelles étant de 3,4 °C.

Les recherches de terrain (par D.J.) ont été effectuées pendant cinq mois en 1994, en mars/avril et de début juin à début octobre, donc en fin de grande saison sèche et une partie de la grande saison des pluies, puis en petite saison sèche et début de la petite saison de pluies. Il faut savoir que la plupart des essences forestières fructifient pendant la grande saison sèche (Mühlenberg *et al.*, 1993), un fait qui a fortement influencé le travail.

La végétation de la FCB se divise en une « Forêt à *Celtis* ssp. et *Triplochiton scleroxylon* » au nord-ouest et une « Variante à *Nesogordonia papaverifera* et *Khaya ivorensis* » plus humide au sud-est, qui mène aux forêts pluvieuses sempervirentes plus au sud (Guillaumet & Adjanohoun, 1971). Environ 300 espèces d'arbres ont été identifiées dans la FCB (Aké Assi, 1992). Un néophyte de 1,5 à 2 m de haut, *Chromolaena odorata*, Asteraceae, couvre la plupart des friches et jachères et semble empêcher la régénération des arbres en des endroits suffisamment illuminés ; il réduit aussi la diversité des plantes non-ligneuses et non-forestières.

MÉTHODES

Alimentation du calao et durée de digestion

Chaque mois (pendant deux ou trois jours), au moins 6 km de routes et sentiers forestiers — contenant presque tous les types d'habitats du nord de la FCB

— ont été inspectés et des notes prises sur les arbres et plantes ligneuses en fructification, cela pour connaître la phénologie et donc la base sur laquelle les frugivores pouvaient compter. Deux prospecteurs de la SODEFOR ou — en cas de difficulté — le Prof. Aké Assi, Université d'Abidjan (Botanique), nous ont appris à déterminer les espèces.

A partir des données de la littérature (*e.g.* Gautier-Hion *et al.*, 1985 ; Theuerkauf, 1995, et références citées par eux) et sur la base de nos observations directes des arbres, nous avons attribué des disséminateurs probables à chaque espèce ligneuse, informations qui ont été vérifiées et complétées par l'examen des réjections des calaos sous leurs perchoirs au nord et à l'est de la FCB. La plupart des graines ont pu être identifiées par comparaison à celles des fruits trouvés en forêt et aux environs. Pour classer les espèces d'arbres disséminées par le *Tockus* selon leur demande en lumière, nous avons utilisé le travail de Hawthorne (1996) sur les arbres du Ghana.

La durée du transit intestinal a été recherchée en captivité pour sept espèces différentes de fruits. Quatre jeunes Calaos longibandes (déjà capables de voler) ont été mis en volière. Le matin, une espèce de fruit leur était fournie pendant dix minutes puis, des expériences antérieures ayant indiqué une durée minimale de digestion d'une demi-heure, la volière était inspectée toutes les trente minutes après le nourrissage et les graines rejetées étaient dénombrées.

Ayant auparavant été trouvée comme aliment médiocrement préféré et étant disponible toute l'année, la banane douce a été utilisée comme fruit standard dans les expériences de choix alimentaire effectuées en volière. En donnant aux calaos la même quantité de banane et du fruit testé, la préférence de celui-ci, relativement à la banane, était notée selon cinq catégories (voir Tab. III). Les données de ces expériences et de la calorimétrie des fruits effectuée à l'Institut de Pêche de l'université à Hamburg (fruits transportés surgelés) ont été utilisées pour tester l'hypothèse selon laquelle la valeur énergétique serait à la base de ces préférences.

Le rayon de dissémination

Tockus semifasciatus est un oiseau fidèle à son dortoir comme l'ont prouvé des observations et la recapture sur le même site de deux calaos marqués. Ce calao habitant la cime des arbres et ne descendant normalement pas à terre sauf pour des bains de poussière, son habitude de ne dormir qu'à une hauteur de 1-5 m offre la meilleure possibilité de le capturer. Après plusieurs essais infructueux à cause des vibrations des branches, un oiseleur malien a néanmoins réussi en juillet, en six nuits et à l'aide d'une grande épuisette, à capturer 59 calaos au bord du petit fleuve Manzan. Ces oiseaux ont été remis en liberté le lendemain matin après avoir été mesurés et marqués avec une encre à tampon spéciale (STK BA 4710 de Stempel-POTZ, Kiel, Allemagne), appliquée sur le plumage blanc du ventre (méthode décrite par Ziesemer (1982) pour marquer les ailes d'un Autour des palombes). La couleur demeure visible, dans un climat tropical humide, pendant environ quatre semaines. Durant ce temps, toujours une heure avant le coucher du soleil, les directions d'arrivée des oiseaux aux dortoirs ont été relevées. Les expériences en volière ayant montré que le transit intestinal d'une grande partie des graines de chaque espèce de fruits durait une heure ou plus, la distance parcourue en 1 heure a été retenue comme estimation de la distance possible de dissémination des diaspores des espèces consommées par *Tockus semifasciatus*.

Efficacité de la dispersion

Les graines de six espèces, dont trois consommées en grande quantité et trois mangées rarement par les calaos sauvages mais acceptées par les oiseaux de la volière, ont été examinées quant à leur capacité de germination avant et après ingestion par les calaos, les graines étant mises dans des assiettes en plastique sur du coton hydrophile, exposées au soleil pendant une partie de la journée et arrosées chaque jour.

Afin de déterminer si les plantes ligneuses pourraient s'établir sous le couvert de *Chromolaena*, sept parcelles d'une superficie totale de 80 m² ont été dégagées de cette plante pour y dénombrer les germinations et les plantules des espèces ligneuses et non-ligneuses.

Pour avoir une idée des échanges de graines entre la forêt et la zone agricole, nous avons dénombré durant 27 heures, réparties sur plusieurs jours, les calaos qui franchissaient la limite forêt/zone agricole, en cinq points, sur des tronçons de 200 à 400 m, distribués le long du nord-ouest, du nord et de l'est de la FC Bossematié.

RÉSULTATS

ALIMENTATION DES CALAOS ET DURÉE DE DIGESTION

Chaque mois, les calaos consommaient au moins 20 % des fruits des arbres dénombrés sur les itinéraires-échantillons en forêt (Fig. 1). Il faut souligner que seulement 70 des 300 espèces d'arbres de la FCB, y compris un petit nombre d'espèces trouvées en fructification hors des routes et sentiers régulièrement contrôlés, fructifièrent pendant la durée de l'étude. Une classification de ces 70 espèces selon leurs disséminateurs principaux indique qu'au moins 37 % d'entre elles sont ornithochores (Fig. 2).

Concernant les espèces « tockochores », 12 sur 13 font partie de la guilde des arbres pionniers ou de celle des « non pioneer light demanders » d'après Hawthorne (1996) ; ces deux guildes ne représentent que 54 % des espèces ligneuses de la FCB (Tab. I).

TABLEAU I

Nombre d'espèces d'arbres en FC Bossematié classées par guilde de régénération d'après Hawthorne (1996).

	1	2	3	Autres	Guilde inconnue	Σ
Toutes les espèces de la FC Bossematié	62	60	86	10	9	227
Espèces dont les fruits sont mangés par le <i>Tockus samifasciatus</i>	6	6	1	0	0	13

1 = pionnier

2 = « non pioneer light demanders »

3 = endurant l'ombre

autres = espèces des marais, de savane et épiphytes

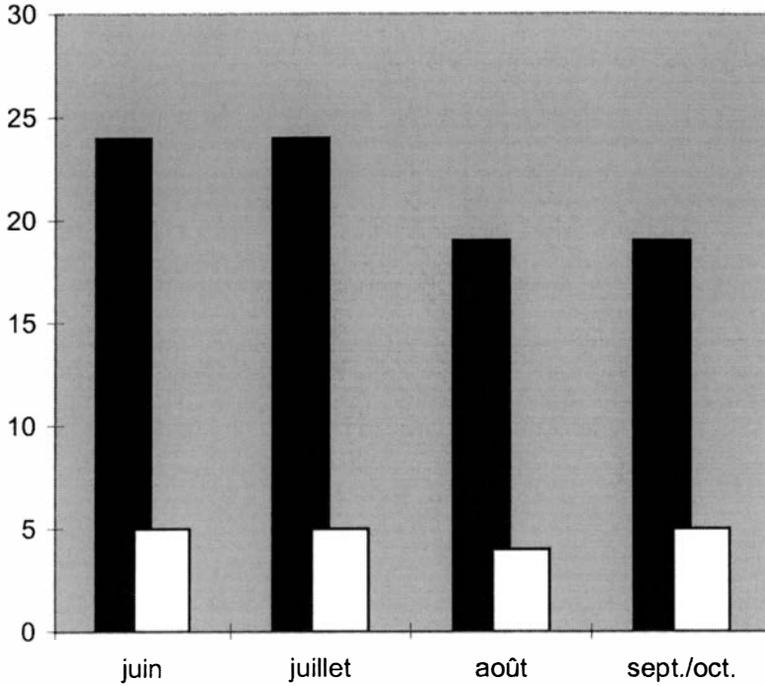


Figure 1. — Nombre d'espèces disséminées (en blanc) par *Tockus semifasciatus* parmi les espèces ligneuses qui fructifiaient (en noir) le long d'un transect de référence de 6km dans la FCB.

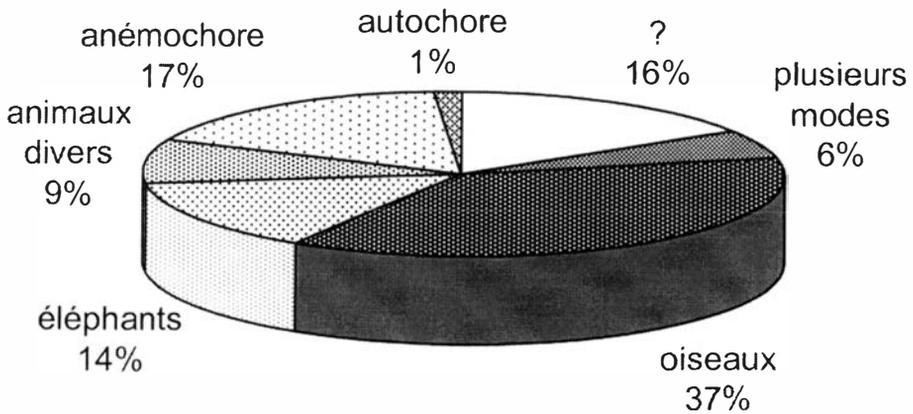


Figure 2. — Spectre des disséminateurs potentiels des arbres en fructification dans la FC Bossematié de juin à septembre 1994 (au total 70 espèces).

Tous les fruits consommés par *Tockus semifasciatus* sont de couleur pourpre à orange ou noir brillant — sauf ceux de *Solanum erianthum* (espèce introduite en Côte-d'Ivoire) qui sont jaunâtres (Tab. II).

TABLEAU II

Liste des espèces d'arbre dont les fruits étaient consommés par *Tockus semifasciatus* en mars et de juin à début octobre 1994 dans la FC Bossematié (Noms vernaculaires d'après Aubréville, 1959).

	Nom vernaculaire	Couleur	Type
ARECACEAE			
<i>Elaeis guineensis</i>	Palmier à huile	orange	fruit à noyau
APOCYNACEAE			
<i>Rauvolfia vomitoria</i>	Dechavi	orange	baie
EUPHORBIACEAE			
<i>Alchornea cordifolia</i>	Vigo	rouge	capsule
<i>Discoglyprema caloneura</i>	Akoret	rouge	capsule à trois loges
FLACOURTIACEAE			
<i>Scottelia chevalieri</i>	Akossika	rouge	baie
MELIACEAE			
<i>Trichilia monodelpha</i>	Banaye	orange & noir	fruit arillé
<i>Trichilia tessmanii</i>	Aribanda	orange & noir	fruit arillé
MORACEAE			
<i>Ficus exasperata</i>	Dédé	jaune/rouge	syconium
MYRISTICACEAE			
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Ilomba	rougeâtre	fruit arillé
SAPINDACEAE			
<i>Blighia sapida</i>	Kaya	noir	capsule (orange)
<i>Blighia welwitschii</i>	Kâkâ	noir	capsule (rouge)
SOLANACEAE			
<i>Solanum erianthum</i>		jaunâtre	baie
STERCULIACEAE			
<i>Cola gigantea</i>	Ouara	rouge	follicule, graine avec pulpe
<i>Sterculia</i> sp.		?	follicule, graine avec pulpe
Autres espèces non arborescentes consommées :			
<i>Capsicum</i> sp. (SOLANACEAE)		orange	baie
<i>Pyrenacantha vogeliana</i> (ICACINACEAE)		?	?
Espèce vue consommée dans la région du FC Mabi située plus au sud :			
<i>Spondias mombin</i> (ANACARDIACEAE)		jaune/orange	fruit à noyau

Les résultats des expériences sur la préférence de la nourriture des calaos sont donnés au tableau III, ceux de la calorimétrie de quelques espèces au tableau IV. On voit que les fruits des deux espèces de *Trichilia* et de *Rauvolfia vomitoria*,

TABLEAU III

Préférences alimentaires de *Tockus semifasciatus* (aliments testés par rapport à la banane).

Mangés Moins volontiers	Autant mangés	Plutôt préférés	Particulièrement préférés
<i>Musanga cecropioides</i> <i>Xylopia</i> sp. <i>Ficus capensis</i> <i>Momordica foetida</i>	<i>Elaeis guineensis</i> <i>Lannea welwitschii</i>	<i>Scottelia chevalieri</i> <i>Dracaena surculosa</i> <i>Rauwolfia vomitoria</i> <i>Solanum erianthum</i>	<i>Trichilia monodelpha</i> <i>Trichilia tessmannii</i> <i>Rauwolfia vomitoria</i> sauterelles œuf dur

Refusés : *Cordia senegalensis*, *Cordia platythyrsa*, *Megaphrynium macrostachum*, *Spondias mombin*, *Nesogordonia papaverifera*, *Dioscoreophyllum cumminsii*, *Paullinia pinnata*.

TABLEAU IV

Poids du fruit frais et de la pulpe (en g), teneur en eau de la pulpe et valeur énergétique (en J/g de pulpe sèche) de fruits consommés par *Tockus semifasciatus*.

	n	Fruit frais	Pulpe	H ₂ O	Valeur énergétique
<i>Dracaena surculosa</i>	10	2,42	1,58	89,0 %	17 431
<i>Rauwolfia vomitoria</i>	234	0,32	0,25	75,9 %	27 332
<i>Scottelia chevalieri</i>	50	0,07	0,03	63,3 %	—
<i>Solanum erianthum</i>	38/9*	0,90	0,61	83,9 %	19 690
<i>Spondias mombin</i>	6	12,1	6,98	90,3 %	18 818
<i>Trichilia monodelpha</i>	116	0,43	0,28	61,3 %	25 887
<i>Trichilia tessmannii</i>	20	0,81	0,33	53,2 %	27 897

* = Le poids frais de *Solanum erianthum* a été mesuré sur 38 fruits, la valeur énergétique sur 9 fruits.

préférés par les calaos, ont une valeur énergétique élevée, comparable à celle de l'œuf (28 100 J/g d'après nos mesures par la même méthode).

La figure 3 montre le nombre de graines régurgitées en fonction du temps. Les premières graines de *Solanum erianthum* qui sont expulsées dans les fèces apparaissent après 50 minutes ; elles sont toutes rejetées après trois heures. Parce qu'il est impossible d'observer la relation directe entre le nombre de fruits ingérés et le nombre de graines avalées avec ces fruits, nous ne pouvons pas exprimer le nombre de graines régurgitées par rapport à celui ingéré. Il est sûr que des graines sont détruites dans le gésier mais nos données indiquent que, même après trois heures et plus, des graines restent dans l'estomac des calaos et sont régurgitées intactes !

RAYON DE DISSÉMINATION

La figure 4 donne les résultats des observations de calaos marqués pendant la dernière heure avant le coucher du soleil. Le point le plus éloigné est à 3,5 km du

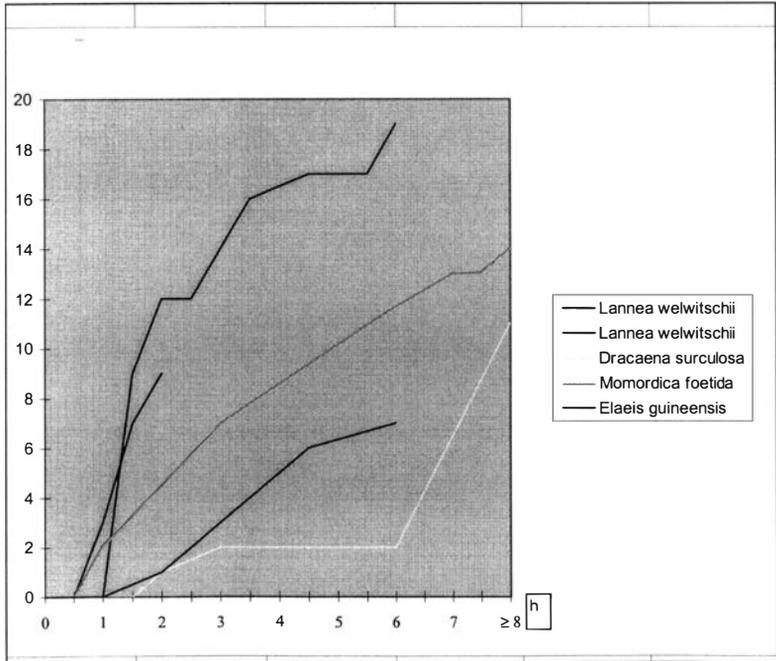
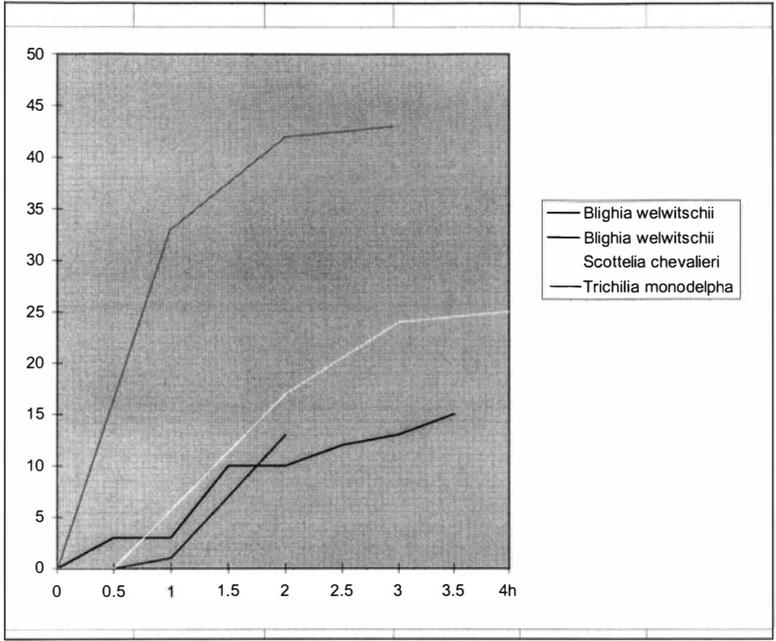


Figure 3. — Durée de la digestion : nombre cumulé (en ordonnée) des graines recrachées un certain temps (en abscisse) après nourrissage. Dans la figure du bas, *Elaeis* est à droite des deux *Lannea*.

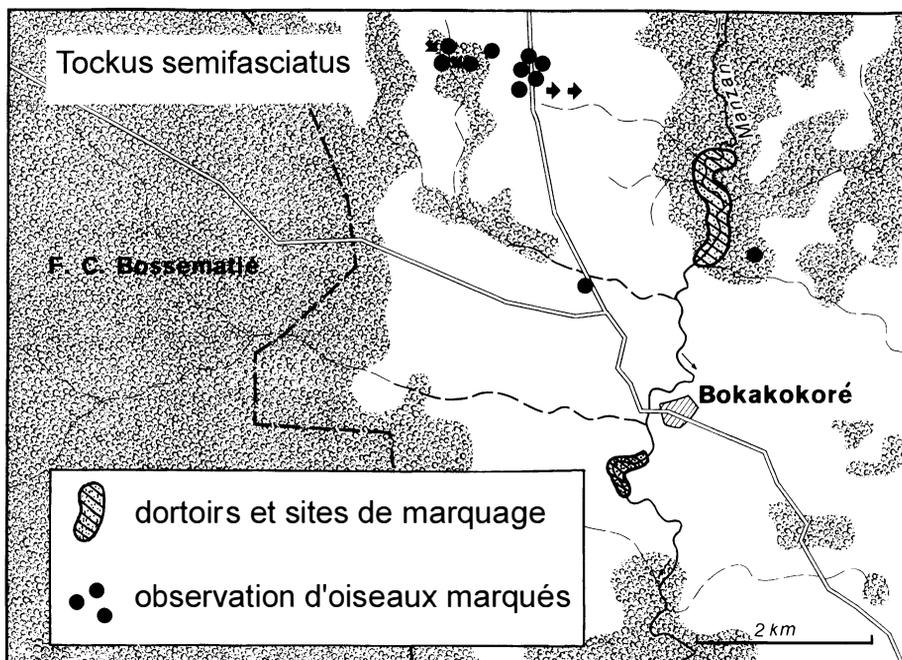


Figure 4. — Lieux d'observation des calaos marqués.

lieu de marquage. Les oiseaux sont venus en vol depuis des sites encore plus distants du point d'observation. Normalement, les calaos parcourent quelques dizaines à quelques centaines de mètres puis stationnent de quelques minutes à une heure dans un arbre pour se reposer ou pour se nourrir. Cela dépend des risques de la situation.

EFFICACITÉ DE LA DISSÉMINATION

En raison du faible nombre de graines sur lesquelles les tests de germination ont pu être conduits de manière adéquate, les résultats (Tab. V) ne sont pas significatifs et l'on peut simplement dire que *Trichilia* et *Dracaena* germent immédiatement et sans accélération par les calaos ; les autres espèces montrent une inhibition qui pourrait être en partie levée par la digestion du calao ; d'autres tests seraient nécessaires pour conclure à ce sujet. En tout cas les résultats révèlent que les graines ingérées puis recrachées intactes ne germent pas plus mal que celles qui ne l'ont pas été.

Tockus semifasciatus défèque des graines d'un diamètre inférieur à 3-5 mm, comme celles de *Solanum erianthum*. Les fèces étant excrétées non seulement pendant les arrêts sur les arbres mais aussi en vol, les petites graines sont uniformément dispersées. En revanche, les graines régurgitées ne se trouvent qu'à l'ombre d'un peuplement clairsemé d'arbres-reposoirs (perchoirs, arbres alimentaires). Là, se situent aussi les zones recouvertes par *Chromolaena odorata*. Le

TABLEAU V

Germination de graines fraîches ou après digestion par les calaos.

Plante	Graines fraîches		Graines après ingestion		Après jours de germination	Signification (χ^2) de la différence
	N (total)	n (germé)	N (total)	n (germé)		
<i>Dracaena surculosa</i>	5	4	12	6	86	n.s.
<i>Momordica foetida</i>	26	0	27	1	46	n.s.
<i>Rauvolfia vomitoria</i>	47	0	50	1	75	n.s.
<i>Scottelia chevalieri</i>	37	0	44	5	86	*p = 0,05
<i>Trichilia monodelpha</i>	31	30	18	18	46	n.s.

tableau VI donne les 61 espèces de plantes trouvées sur 80 m² de terrain dégagé du *Chromolaena*. Pour la plupart, elles n'atteignaient pas la hauteur de *Chromolaena* ; seules six espèces d'arbres avaient déjà réussi à pousser, dont deux dont les fruits sont fréquemment consommés et leurs graines disséminées par le calao. La comparaison avec des clairières sans *Chromolaena* ne fut pas possible, de telles clairières n'existant plus.

TABLEAU VI

Espèces dont des jeunes plants étaient présents sur des terrains couverts de Chromolaena odorata (7 sites étudiés).

Nom d'espèce	Famille	Nombre de sites
<i>Acacia pennata</i>	Mimosaceae	2
<i>Albizia adianthifolia</i>	Mimosaceae	2
<i>Alchornea cordifolia</i>	Euphorbiaceae	1
<i>Baphia nitida</i>	Fabaceae	3
<i>Bussea occidentalis</i>	Caesalpinaceae	3
<i>Calopogonium</i> sp.	Fabaceae	1
<i>Calycobolus africanus</i>	Convolvulaceae	2
<i>Campylostemon</i> sp.	Celastraceae	4
<i>Cassia hirsuta</i>	Caesalpinaceae	1
<i>Celtis mildbraedii</i>	Ulmaceae	1
<i>Cissus aralioides</i>	Vitaceae	1
<i>Clerodendrum</i> sp.	Verbenaceae	1
<i>Combretum racemosum</i>	Combretaceae	4
<i>Combretum</i> sp.	Combretaceae	1
<i>Cordia senegalensis</i>	Borraginaceae	1
<i>Craterispermum</i> sp.	Rubiaceae	1
<i>Dioscorea minutiflora</i>	Dioscoreaceae	3
<i>Dioscorea praeheasilis</i>	Dioscoreaceae	2
<i>Dioscoreophyllum cumminsii</i>	Menispermaceae	5
<i>Diospyros</i> sp.	Ebenaceae	1
<i>Entada</i> sp.	Mimosaceae	1
<i>Ficus exasperata</i>	Moraceae	1

Nom d'espèce	Famille	Nombre de sites
<i>Funtumia africana</i>	Apocynaceae	2
<i>Funtumia elastica</i>	Apocynaceae	2
<i>Griffonia simplicifolia</i>	Caesalpiniaceae	5
<i>Guibourtia ehie</i>	Caesalpiniaceae	1
<i>Mallotus oppositifolius</i>	Euphorbiaceae	1
<i>Mansonia altissima</i>	Sterculiaceae	2
<i>Mezoneuron benthamianum</i>	Caesalpiniaceae	1
<i>Milletia lane-poolei</i>	Fabaceae	1
cf. <i>Mimosa</i> sp.	Mimosaceae	1
<i>Monodora</i> sp.	Annonaceae	1
<i>Montandra guineensis</i>	Apocynaceae	4
<i>Napoleona(ea) vogelii</i>	Lecythidaceae	1
<i>Nesogordonia papaverifera</i>	Sterculiaceae	6
<i>Neuropeltis acuminata</i>	Convolvulaceae	1
<i>Olyra latifolia</i>	Poaceae	2
cf. <i>Panda oleosa</i>	Pandaceae	1
<i>Panicum</i> sp.	Poaceae	1
<i>Parquetina nigrescens</i>	Phytolaccaceae	5
<i>Platysepalum hirsutum</i>	Fabaceae	2
<i>Pterygota macrocarpa</i>	Sterculiaceae	1
<i>Rinorea</i> sp.	Violaceae	1
<i>Salacia owabiensis</i>	Celastraceae	1
<i>Secamone afzelii</i>	Asclepiadaceae	2
<i>Sida acuta</i>	Malvaceae	2
<i>Solanum erianthum</i>	Solanaceae	1
<i>Sorghum arundinaceum</i>	Poaceae	4
<i>Sphenocentrum jollyanum</i>	Menispermaceae	1
<i>Sterculia oblonga</i>	Sterculiaceae	1
<i>Sterculia rhinopetala</i>	Sterculiaceae	1
<i>Tiliachora dinklagei</i>	Menispermaceae	1
<i>Trachyphrynium violacea</i>	Marantaceae	4
<i>Trema orientalis</i>	Ulmaceae	2
<i>Trichilia monodelpha</i>	Meliaceae	1
<i>Urera</i> espèce 1	Urticaceae	3
<i>Urera</i> espèce 2	Urticaceae	1
espèce 1, liane		2
espèce 2, liane		1
espèce 3, herbe		1
espèce 4, annuelle		1

ECHANGES DE GRAINES ENTRE LA FORÊT ET LA ZONE AGRICOLE

Nous avons estimé que, pendant la journée, 19 calaos par heure et par kilomètre de lisière circulent entre la zone agricole et la forêt (172 oiseaux traversant, en 27 h, les tronçons de lisière observés). Toutefois, les observations n'ayant eu lieu qu'aux endroits facilement accessibles, il se peut que l'intensité de la circulation des oiseaux ait été sous-estimée.

Manifestement, les calaos transportent les graines en grande quantité. L'estomac d'un individu mort lors de sa capture contenait 30 graines de ≥ 5 mm et 153 de < 5 mm de diamètre. De plus, un calao capturé et enfermé pendant toute une journée dans une cage a régurgité 88 graines de *Discoglyprena caloneura* d'un diamètre d'environ 5 mm.

DISCUSSION

SÉLECTION DE NOURRITURE PAR LE CALAO

La couleur des fruits consommés par *Tockus* correspond bien au syndrome de fruits d'oiseaux et singes décrit par Gautier-Hion *et al.* (1985) et par Willson *et al.* (1989), d'autant plus que *Blighia welwitschii*, les *Trichilia* et le *Pycnanthus* sont bicolores, une spécialité de la guildes.

Oiseau au bec de faible hauteur, contrairement à, par exemple, *Ceratogymna fistulator*, qui occupe à peu près le même habitat et que nous avons vu manger des fruits durs, le Calao longibande ne consomme que des fruits mous ou fondants. Cela rejoint l'hypothèse de Bühler (1993) qui associe la hauteur du bec des toucans à la force nécessaire pour obtenir et manger la nourriture. N'étant pas aussi lourd que les plus grands calaos de la région et ayant un cou plus long que les autres oiseaux frugivores, le Calao longibande peut cueillir des fruits difficilement accessibles mais riches en énergie, qui peuvent être extraits de leur capsule avec peu de force (*Trichilia* sp., *Elaeis*, *Blighia*). Il consomme aussi des fruits facilement accessibles mais moins nutritifs (normalement aussi moins gros) comme ceux de *Discoglyprena* et de *Scottelia*. Le cas de *Rauvolfia vomitoria*, qui est rarement consommé par d'autres espèces d'oiseaux et mammifères dans la région (information des observateurs indigènes) mais important en qualité (énergie) et quantité (graines les plus courantes dans les réjections en juin et juillet) est unique. S'agit-il d'un cas d'interdépendance, d'une coévolution diffuse (Howe, 1986 ; Tréca & Tamba, 1997) ?

Divers auteurs (*e.g.* Snow, 1971 ; McKey, 1975 ; Howe & Estabrook, 1977), classent les frugivores et les fruits en fonction de leur spécialisation selon que la taille et la valeur énergétique des fruits paraissent adaptées à des frugivores spécialisés. De telles espèces d'arbres alimentent un petit nombre de frugivores d'une grande efficacité en termes de qualité de dissémination des graines. Comme le montre le cas de *Rauvolfia* — et aussi de *Trema orientalis* avec des petits fruits de grande valeur énergétique (Frost, 1980) —, la conception a besoin d'innovation. Il faut ainsi tenir compte de l'influence des produits toxiques des plantes qui pourraient déterminer une spécialisation chez l'animal.

Les recherches de Gautier-Hion *et al.* (1985, 1993) ont beaucoup aidé à comprendre les problèmes de frugivorie en Afrique tropicale. Comparée à leurs transects de 5 km en forêt au Gabon et au Zaïre, où fructifiaient respectivement et par mois 9 à 24 et 2 à 13 espèces d'arbres, la FCB avec ses 10 à 16 espèces sur une distance de 6 km offre une bonne disponibilité de fruits, semblable à celle du Gabon, si l'on tient compte du fait que nous n'avons pas étudié les mois les plus riches en fruits. D'autre part les fruits arillés, les plus importants pour les oiseaux frugivores pour Gautier-Hion *et al.* (1985, 1993), sont plus rares en FCB où ils ne sont représentés que par *Trichilia*, *Blighia* et *Pycnanthus* contre 2 à 7 espèces/mois au Zaïre et 3 à 14 au Gabon.

La comparaison avec d'autres forêts tropicales révèle que l'offre en types de fruits varie selon les régions : en Asie, les figues (*Ficus* sp.) jouent un rôle important (Leighton & Leighton, 1983 ; Leighton, 1982 ; Lambert, 1989) ainsi qu'en Amérique du Sud (Renner, 1991) mais pas au Gabon (Gautier-Hion & Michaloud, 1989) ni en FCB. En dehors du *Ficus exasperata* nous n'avons jamais vu de calao consommer des espèces de *Ficus* ; en volière, les jeunes calaos ont

goûté à *Ficus capensis*, mais n'en ont mangé qu'une infime quantité (Tab. III). En tout cas les figuiers, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus, sont assez rares en FCB, peut-être à cause de l'exploitation de bois qui nuit aux *Ficus* plus qu'aux autres groupes de plantes (Leighton & Leighton, 1983). Cela implique qu'une modification de la nourriture des frugivores, à cause d'un changement de fréquence des plantes, ne peut pas être exclue. Ces idées s'accordent à la théorie selon laquelle la nourriture serait choisie par l'animal pour maximiser ses gains (poids et valeur énergétique des fruits) et minimiser ses dépenses (dépenses énergétiques, temps pour chercher et traiter la nourriture, guetter les prédateurs) (Martin, 1985 ; Jensch, 1995).

Les Calaos longibandes de l'est de la Côte d'Ivoire semblent trouver suffisamment de fruits à haute teneur énergétique si l'on s'en réfère aux données de la littérature (e.g. Frost, 1980 ; Foster & McDiarmid, 1983 ; Johnson *et al.*, 1985 ; Sorensen, 1984 ; Waldhoff, comm. pers.). Toutefois *Tockus semifasciatus* n'est pas exclusivement frugivore. Si l'on considère que Foster & McDiarmid (1983) et Frost (1980) ont trouvé des taux de matières grasses de 60 % chez *Trichilia cuneata* et de 47 % chez *Trichilia emetica*, la teneur en matières grasses de nos fruits de *Trichilia* est probablement forte (voir aussi les préférences alimentaires, Tab. III), mais celle en protéines n'excède pas 10 %. Soit que la nourriture animale soit facilement accessible, soit que la teneur en protéines des fruits soit trop basse, les calaos montrent une plasticité alimentaire qui leur permet de vivre dans les régions moins riches en fruits que la FCB, par exemple au bord de la savane. Cela s'explique peut-être aussi par la récente et importante extension de l'aire de distribution de *Tockus semifasciatus*. Il y a cent ans, dans un paysage beaucoup plus boisé, l'offre en fruits pour un oiseau qui évite la forêt dense n'était pas aussi riche qu'aujourd'hui, dans un paysage caractérisé par de nombreux petits fragments de forêt. En forêt de Taï, le Calao longibande est présent en lisière de la zone de protection voisine des champs et jachères des paysans et aussi — en petit nombre — à côté des petits « îlots montagneux » du centre de la forêt mais il est totalement absent en forêt primaire (H.E., obs. pers.).

Durant les cinq mois de notre étude, les calaos trouvaient évidemment une offre suffisante en fruits mais cela ne prend pas en compte la totalité du cycle annuel ni les éventuelles fluctuations sur une plus longue période. Toutefois, au Ghana, selon Longman & Jenik (1974) les fluctuations interannuelles (sur trois ans) du nombre d'espèces d'arbres en fruits seraient faibles. Par ailleurs, la comparaison de nos résultats avec les données obtenues en 1992 par Mühlenberg *et al.* (1993) montrent une bonne correspondance pour 13 espèces d'arbres et une identité pour 7 espèces (fructification en 1994 en partie pendant les mêmes mois qu'en 1992). Cependant, une espèce (*Discoglyprena caloneura*) semble avoir fructifié de manière totalement asynchrone pendant des années. Il semble donc qu'en général l'offre en fruits serait assurée en FCB bien que des années de pénurie ne soient pas à exclure. Cela expliquerait pourquoi les Calaos longibandes de la FCB ne migrent pas comme d'autres calaos frugivores d'Afrique (Fry *et al.*, 1988) et d'Asie (Leighton & Leighton, 1983).

En résumé, *Tockus semifasciatus*, apparaît comme une espèce qui consomme des fruits mous ornithochores typiques, riches en énergie, qui représentent un fort pourcentage des disponibilités dans la FCB. Ces fruits constituent une source de nourriture assurée pour les calaos durant toute l'année. La plupart de ces espèces végétales sont des arbres pionniers, les plus aptes à s'établir dans les jachères et les friches.

COMMENT LES ARBRES ET LES FORESTIERS PROFITENT DE *TOCKUS SEMIFASCIA-TUS*

Le temps de digestion chez le Calao longibande est très long comparé à celui des autres oiseaux frugivores (cf. données de Sorensen, 1984 ; Howe, 1986 ; Murray, 1988 ; Lambert, 1989). Pour cette raison, la distance à laquelle il transporte des graines peut paraître inhabituelle pour un oiseau alors que celle qu'il couvre en vol durant la journée est comparable à celle des plus grands Bucerotidés. Ainsi, à Bornéo, *Buceros rhinoceros* (poids ~ 2,6 kg) parcourt 9,7 km par jour, *Anthraceros malayanus* (poids ~ 1 kg) 5,6 km, et *Anorrhinus galeritus* (poids ~ 0,9 kg) 7 km (Leighton, 1982) ; en Thaïlande, *Buceros bicornis* (poids ~ 3 kg) parcourt en moyenne 7,6 km (Poonswad & Tsuji, 1993).

Les modalités de germination des graines diffèrent selon les espèces (voir par exemple Prins & Maghembe (1994) pour les arbres tropicaux). Les graines des fruits consommés par le Calao longibande conservent au moins en partie leurs potentialités de germination après leur transport, peut-être même celles-ci sont-elles accélérées par la digestion du calao. Elles sont pour une bonne part disséminées dans les lieux ensoleillés. Ces plantes étant dépendantes de la lumière pour leur germination, le Calao longibande serait donc un bon disséminateur, leur permettant en outre d'échapper aux risques de mortalité près de l'arbre maternel (voir Howe, 1986). Les graines se trouvent alors placées sous les reposeirs des calaos dans des sites fertilisés naturellement par les excréments des oiseaux (voir Tréca & Tamba, 1997).

Il apparaît aussi que les graines sont transportées en dehors de la forêt. Toutefois, l'étendue des friches et clairières couvertes de *Chromolaena* est telle qu'à notre avis les problèmes soulevés par la présence de cette plante invasive viennent, pour les forêts d'Afrique de l'Ouest, juste après l'accroissement de la population humaine et ses conséquences. Nos résultats soulignent que les arbres ne peuvent s'établir qu'au hasard sous *Chromolaena* — ou peut-être avec l'aide des éléphants forestiers (Theuerkauf, 1995), s'il existe une banque de graines ou de plantules assez permanente pour attendre une brèche. Par conséquent, l'action bénéfique du calao à l'égard de la régénération et de la réhabilitation des forêts reste faible tant que persiste *Chromolaena*.

Pour les forêts ivoiriennes, déjà fort fragmentées et à cause des longues distances de dissémination, *Tockus semifasciatus* favorise, probablement avec peu d'autres espèces d'oiseaux, les échanges génétiques entre « îlots ». Quand les graines tombent au sol dans un fragment de forêt, leur probabilité de germination est plus grande que sous un couvert de *Chromolaena*. Nos observations, qui n'ont toutefois pas porté sur les animaux nocturnes et sur la faune terrestre, n'ont pas révélé d'autres espèces susceptibles de jouer ce rôle (Jensch, 1995 ; Ellenberg, 1992-96). Seul *Ceratogymna fistulator* est assez grand et assez nombreux, parcourant de longues distances pendant la digestion, pour transporter des graines en grand nombre ; consommant des fruits plus durs que *T. semifasciatus*, il peut être important pour d'autres espèces d'arbres.

LE CALAO INDICATEUR DE LA TRANSFORMATION DU PAYSAGE ?

Le Calao longibande étant un oiseau des forêts ouvertes et des paysages agricoles en partie couverts d'arbres, on peut s'attendre à ce que la réhabilitation

d'une forêt exploitée soit suivie par une diminution de ses effectifs, accompagnée d'un accroissement du nombre des grands calaos comme *Ceratogymna atrata* et *C. elata*, dépendants d'une forêt plus dense et qui jouent un rôle dans la dissémination des graines à l'intérieur des forêts. Cette hypothèse, qui était à la base du programme de monitoring en FCB (Mühlenberg *et al.*, 1993), a été renforcée par nos observations. Cependant, dans toute la zone de forêt semi-décidue de l'est de la Côte-d'Ivoire, le Calao longibande occupe une position-clé comme disperseur de graines et son déclin en paysage ouvert doit être pris comme signal d'alarme, montrant qu'une régénération de la forêt précédée d'une période de friche arborée est fort compromise, sinon déjà empêchée par *Chromolaena*, et que les échanges génétiques entre les fragments de forêts sont menacés. Nos observations ont montré la même situation pour les forêts ouvertes en zone plus humide, ca 50 km plus au sud, à 80 km de la mer (FC Mabi). Dans les savanes du nord, ce *Tockus* est plus rare et son influence très faible (Hovestadt, comm. pers. pour le sud du Parc National de la Comoë), mais il pourrait être en partie remplacé par *T. nasutus* et *T. erythrorhynchus* (Tréca & Tamba, 1997).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été exécuté et partiellement financé dans le cadre du Programme sectoriel d'aménagement forestier et de protection de la nature en Côte-d'Ivoire, un projet entrepris conjointement par la SODEFOR (Société Ivoirienne de Développement des Forêts), la DPN (Direction de la Protection de la Nature du MINAGRA, C.I.) et de la KfW/GTZ (Kreditanstalt für Wiederaufbau et Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit). C'est dans le cadre de la section « Forêts Classées de l'Est » que Doris Jensch a profité des structures et de l'assistance du projet à Apoisso. Les résultats font partie de sa thèse de biologie. Nous remercions tous ceux qui nous ont aidés, surtout la fondation « Walderhaltung in Afrika » (Conservation de la Forêt en Afrique), Hamburg, pour le financement d'un vol Hamburg-Abidjan ; les collaborateurs du projet « Réhabilitation des Forêts de l'Est » en Côte-d'Ivoire : Dr. Hansjörg Wöll, Dr. Ekki Waitkuwait et Atse N'da, Pascal Ehouman, Vassina Bamba et Tanoh Kouablan ; ainsi que Daouda Ouattara, le jeune Sobou Kambou, Amadou Diga (oiseleur Malien), le Prof. Aké Assi, les amis d'Apoisso et de Bettié, Thomas Hovestadt, Gabriele Waldhoff, Michael Mühlenberg et Martin Saltzwedel.

RÉFÉRENCES

- AKE ASSI, L. (1992). — *Rapport de la première visite de travail*. Rapport du projet SODEFOR/GTZ, non publié.
- AUBRÉVILLE, A. (1959). — *La Flore Forestière de la Côte-d'Ivoire*. 3 tomes, 2^e éd., Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.
- BÜHLER, P. (1993). — Interaktionen zwischen Tukanen (Ramphastidae, Aves) und fruchtenden Palmen (*Oenocarpus bacaba*, Arecoideae). Pp. 89-102, in : W. Barthlott, C.M. Naumann, K. Schmidt-Loske & K.-L. Schuchmann *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*. Results of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Environments, Bonn, February 13-16, 1992. Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- COLSTON, P.R. & CURRY-LINDAHL, K. (1986). — *The birds of Mount Nimba, Liberia*. British Museum (Natural History), London.
- ELLENBERG, H. (1992). — *Vögel im Bossematié-Wald, Côte-d'Ivoire : Ergebnisse eines Kurzzeit-Einsatzes im GTZ-Projekt 88.2522.6-01.100, mit Ergänzungen zum Einsatz im März/April 1993*. Rapport non publié.
- ELLENBERG, H. (1992-96). — *Six mois d'observations ornithologiques de terrain dans cinq forêts en Côte-d'Ivoire*. Manuscrit, non publié.

- FOSTER, M.S. & MCDIARMID, W. (1983). — Nutritional Value of the Aril of *Trichilia cuneata*, a Bird-Dispersed Fruit. *Biotropica*, 15 : 26-31.
- FROST, P.G.H. (1980). — Fruit-frugivore interactions in a South African coastal dune forest. *Acta XVII Congr. Int. Orn. Berlin 1978*, 2 : 1179-1191.
- FRY, C.H., URBAN, E.K. & BROWN, L.H. (eds) (1988). — *The Birds of Africa*. Vol. 3. Academic Press, London.
- FUTUYMA, D.J. (1990). — *Evolutionsbiologie*. Birkhäuser, Basel.
- 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. & THIOUILLAY, J.-M. (1985). — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65 : 324-337.
- GAUTIER-HION, A., GAUTIER, J.-P. & MAISELS, F. (1993). — Seed dispersal versus seed predation : an inter-site comparison of two related African monkeys. Pp. 237-244, in : T.H. Fleming & A. Estrada (eds) : *Frugivory and Seed Dispersal : Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer, Dordrecht.
- GAUTIER-HION, A. & MICHALOUD, G. (1989). — Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates ? A test in Gabon. *Ecology*, 70 : 1826-1833.
- GUILLAUMET, J.-L. & ADJANOHOON, E. (1971). — La végétation de la Côte-d'Ivoire. Pp. 157-263, in : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire*, Mémoires ORSTOM, 50.
- HAWTHORNE, W. D. (1996). — Holes and the sums of the parts in Ghanaian forest : Regeneration, scale and sustainable use. *Proceedings of the Royal Society, Section D, Edinburgh*, 104 : 75-176.
- HOWE, H.F. (1986). — Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189, in : D.R. Murray (ed.) *Seed Dispersal*. Academic Press, Australia, Sydney.
- HOWE, H.F. & ESTABROOK, F. (1977). — On intraspecific competition for dispersal agents in tropical trees. *American Naturalist*, 111 : 817-832.
- JENSCH, D. & ELLENBERG, H. (1998). — Samenausbreitung durch einen Hornvogel und seine Rolle für die Wiederbewaldung im Osten der Côte d'Ivoire. Pp. 173-177, in : H. Ellenberg (ed.) *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg*. Vorträge und Poster der 8. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie. Kommissionsverlag Buchhandlung Max Wiedebusch, Hamburg.
- JENSCH, D. (1995). — *Ausbreitung von Gehölzarten durch Tockus semifasciatus (Hartlaub) 1855 und seine Bedeutung für die Wiederbewaldung im Osten der Côte-d'Ivoire*. Thèse de Diplôme, Universität Hamburg, non publié.
- JOHNSON, R.A., WILLSON, M.F., THOMPSON, J.N. & BERTIN, R.I. (1985). — Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology*, 66 : 819-827.
- KEMP, A.C. (1996). — *The Hornbills*. Oxford University Press, Oxford.
- LAMBERT, F.R. (1989). — Pigeons as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. *Ibis*, 131 : 521-527.
- LEIGHTON, M. & LEIGHTON, D.R. (1983). — Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rainforest. Pp. 181-196, in : S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A. Chadwick (eds) *Tropical rainforest ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- LEIGHTON, M. (1982). — *Fruit resources and patterns of feeding, spacing and grouping among sympatric Bornean hornbills (Bucerotidae)*. Ph. D. thesis, University of California, Davis.
- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. (1974). — *Tropical forest and its environment*. Longman, London.
- MACKWORTH-PRAED, C.W. & GRANT, C.H.B. (1970). — *Birds of West Central and Western Africa*. 2 tomes. Longman, London.
- MARTIN, T.E. (1985). — Resource selection by tropical frugivorous birds : integrating multiple interactions. *Oecologia*, 66 : 563-573.
- MCKEY, D. (1975). — The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 159-191, in : L.E. Gilbert & P. Raven (eds) *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- MILTON, K. (1981). — Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *American Naturalist*, 117 : 496-505.
- MÜHLENBERG, M., SLOWIK, J. & WAITKUWAIT, E. (1993). — *Waldrehabilitierung in der Ostregion der Côte-d'Ivoire*. Bericht über die Ökologischen Begleitmaßnahmen in der Projektphase 1991-1993. GTZ, Eschborn, 86 p. + app.
- MURRAY, K.G. (1988). — Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 54 : 271-298.
- POONWAD, P. & TSUJI, A. (1994). — Ranges of males of the Great Hornbill *Buceros bicornis*, Brown Hornbill *Ptilolaemus tickelli* and Wreathed Hornbill *Rhyticeros undulatus* in Khao Yai National Park, Thailand. *Ibis*, 136 : 79-86.

- PRINS, H. & MAGHEMBE, J.A. (1994). — Germination studies on seed of fruit trees indigenous to Malawi. *Forest Ecology and Management*, 64 :111-125.
- RENNER, S. (1991). — Special topics : Seed dispersal. *Progress in Botany*, 53 : 435-453.
- SANFT, K. (1960). — *Bucerotidae (Aves/Upupae)*. Das Tierreich (76), Berlin.
- SNOW, D.W. (1971). — Evolutionary aspects of fruit-eating in birds. *Ibis*, 113 : 194-202.
- SORENSEN, A.E. (1984). — Nutrition, energy and passage time : Experiments with fruit preference in European Blackbirds (*Turdus merula*). *Journal of animal Ecology*, 53 : 545-557.
- THEUERKAUF, J. (1995). — Ökologische Untersuchungen am Afrikanischen Waldelefanten (*Loxodonta africana cyclotis* Matschie, 1900) als Grundlage für die Bewertung der Habitatqualität und das Management im Staatswald Bossematié, Elfenbeinküste. *Ed. Wiss. Reihe : Biol.*, 7, 123 p. en microfiches.
- TRÉCA, B. & TAMBA, S. (1997). — Rôle des oiseaux sur la régénération du ligneux *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. en savane sahélienne au nord Sénégal. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 52 : 239-260.
- WILLSON, M.F., IRVINE, A.K. & WALSH, N.G. (1989). — Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographical comparisons. *Biotropica*, 21 : 133-147.
- ZIESEMER, F. (1982). — Eine Stempelfarbe zur dauerhaften Markierung von Vögeln. *Die Vogelwarte*, 31 : 465-466.