



**HAL**  
open science

# Diversité spécifique et coexistence en forêt tropicale: l'occupation des milieux par une guildes d'oiseaux insectivores en Guyane

J. M. Thiollay

► **To cite this version:**

J. M. Thiollay. Diversité spécifique et coexistence en forêt tropicale: l'occupation des milieux par une guildes d'oiseaux insectivores en Guyane. *Revue d'Écologie*, 1988, 43 (1), pp.59-92. hal-03529330

**HAL Id: hal-03529330**

**<https://hal.science/hal-03529330>**

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.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET COEXISTENCE EN FORÊT TROPICALE :  
L'OCCUPATION DES MILIEUX  
PAR UNE GUILDE D'OISEAUX INSECTIVORES  
EN GUYANE

J.M. THIOLLAY

*U.A. 258, Laboratoire d'Ecologie, E.N.S. Paris\**

Le très grand nombre d'espèces plus ou moins rares, si caractéristique des forêts tropicales humides matures, pose un double problème d'écologie fondamentale (causalité) et de conservation (maintien face aux perturbations ou à la fragmentation des écosystèmes). L'origine de la richesse spécifique des peuplements tropicaux a donné lieu à de nombreuses hypothèses (voir entre autres Krebs, 1972 et Pianka, 1978) dont les principales peuvent se résumer ainsi :

— Beaucoup de forêts tropicales ont bénéficié d'une longue période d'évolution qui leur a permis d'atteindre le plus haut degré de maturité et de spéciation.

— La faible saisonnalité du climat assure une relative stabilité de la production, d'où une plus grande sédentarité des espèces.

— La productivité plus élevée du milieu augmente la quantité et la variété des ressources alimentaires, d'où l'existence de niches trophiques et même de guildes entières inconnues en zone tempérée.

— La structure plus complexe de la végétation offre plus de possibilité de diversification des niches.

Ces causes historiques et climatiques pourraient expliquer :

— une subdivision plus fine des ressources, d'où un plus grand nombre d'espèces plus spécialisées, en même temps qu'un élargissement des guildes traduit par un plus large éventail de tailles (Terborgh, 1985b),

— une compétition interspécifique plus élevée qui contribuerait à réduire le chevauchement des niches et à favoriser ainsi la coexistence de nombreuses espèces, même au prix de comportements territoriaux interspécifiques (Emlen, 1973),

— une pression de prédation plus importante qui réduirait les effectifs donc la compétition interspécifique et faciliterait la coexistence de plus d'espèces (Roughgarden et Feldman, 1975),

---

\* Adresse : 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05 (France).

— l'existence d'espèces écologiquement très proches qui se remplaceraient l'une l'autre dans un même habitat au niveau régional, ainsi que la survie en milieux marginaux de population maintenues seulement par l'apport des excédents d'autres populations (Shmida et Wilson, 1985).

Peu d'études ont encore tenté d'analyser comment tant d'espèces se maintiennent en forêt tropicale avec une densité aussi faible ou une distribution aussi irrégulière. Cette structure est-elle stable et quels facteurs actuels l'entretiennent-elles ? La nécessité de préserver des échantillons complets de ces communautés face à la destruction rapide des forêts tropicales rend urgent d'élucider les modalités de coexistence de ces nombreuses espèces, avant de pouvoir envisager la dynamique de ces peuplements. Un premier inventaire de l'ensemble de l'avifaune dans trois sites de forêts primaires en Guyane (Thiollay, 1986) a permis de chiffrer globalement la richesse et la diversité spécifique d'une « rainforest » néotropicale ainsi que les densités et les biomasses d'oiseaux qu'elle abrite. Cette étude préliminaire permet de choisir une guildes restreinte sur laquelle puisse porter une analyse plus approfondie. Cette guildes — les petits insectivores du feuillage, cf. Tableau III — a été sélectionnée pour son homogénéité, son omniprésence, ses facilités d'observation, son importance numérique et sa structure représentative de celle de l'ensemble du peuplement avien. Une première étape consiste à comparer l'abondance, la distribution et l'habitat des diverses espèces dans plusieurs localités, afin de déceler les espèces les plus susceptibles d'entrer en compétition et de cerner l'importance d'une première cause possible de rareté : le choix d'un habitat particulier, accusé par la compétition interspécifique. Le but recherché ici n'est pas de définir le milieu propre à chaque espèce ni d'effectuer une ordination des espèces sur un gradient d'habitats, mais de mesurer leur degré de spécialisation, de partage des milieux, de chevauchements interspécifiques et les modalités de leur coexistence.

Ultérieurement un second volet pourriva la comparaison entre espèces rares et communes par l'analyse d'autres paramètres de leurs niches respectives (morphologie, régime, sites, comportements et succès de chasse), pour rechercher s'il existe des caractéristiques générales liées à la rareté ou à l'abondance. Un pas supplémentaire sera ensuite franchi par l'analyse des ressources alimentaires, de leurs fluctuations saisonnières et de la pression de prédation, dont les premières observations suggèrent l'importance et qui sont susceptibles d'influencer considérablement l'organisation de ces peuplements. La présente étude n'est donc qu'une étape dans l'analyse des causes du maintien de la richesse et de la diversité spécifique en forêt tropicale.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Zones d'études*

En 1984, trois secteurs de forêt primaire intacte avaient été recensés dans le centre est et sud de la Guyane : Saül, chassé ; le Pic du Croissant, non perturbé mais à 20 km d'une zone chassée (diminution des gros frugivores erratiques) ; enfin le Mont Belvédère, totalement exempt de perturbations (Thiollay, 1986). Du 23 juin au 27 août 1985, en début de saison sèche, 4 autres secteurs de forêt également intacte furent prospectés, étalés cette fois du nord au sud sur l'ouest du Massif Guyanais (Fig. 1).

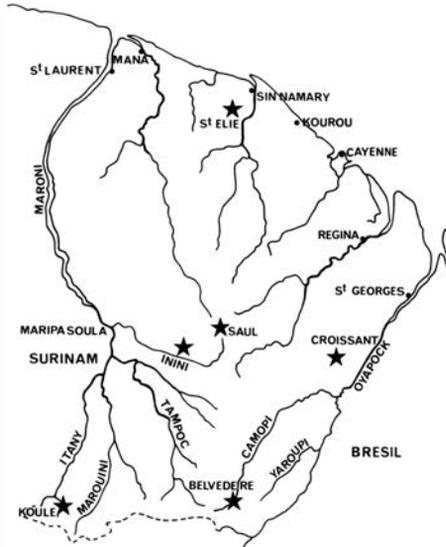


Figure 1. — Distribution des localités étudiées en Guyane Française.

### *Piste de Saint-Elie*

Il s'agit d'une forêt primaire, mais proche de lisières défrichées ou de parcelles exploitées. Au contraire des secteurs suivants, elle est intensivement chassée, d'où une diminution considérable de la grande faune. La végétation est décrite par Sabatier (1985). Il n'y a ni rivière ni affleurement rocheux.

### *Vallée de la Koulé-Koulé*

Bordée par le Litany, fleuve encore large (20-30 m) et traversée par la Koulé-Koulé, rivière de quelques mètres de large en sous-bois, la zone d'étude est couverte pour près de la moitié par une plaine inondable. Ces « flats » sont couverts soit d'un boisement bas, assez dense, chargé de lianes, troué de nombreux chablis, soit d'une haute futaie à sous-bois clair dominée par de grands *Caryocar*. Les vallons marécageux sont occupés comme ailleurs par un peuplement de palmiers pinots (*Euterpe oleracea*). Les anses ou bordures de rivière ouvertes portent une végétation herbacée dense (riche en *Heliconia*), ou des fourrés de bambous (*Guadua macrostachya*), ou encore un peuplement arboré clair de *Cecropia*, *Virola*, *Triplaris* et *Ceiba*. Les collines sont couvertes d'une haute futaie à sous-bois riches en palmiers. Des affleurements rocheux forment des clairières couvertes d'un tapis (1,5-2 m) dense de graminées bambusiformes (*Ladiacis ligulata*). Aucune chasse probablement à plus de 100 km à la ronde.

### *Montagne Bellevue de l'Inini*

Il s'agit d'un transect partant de la rivière Grand Inini jusqu'au sommet le plus élevé de Guyane (environ 850 m, altitude probablement approchée ou égale en 2 ou 3 autres points du département). Les relevés ont été divisés en deux groupes appelés respectivement Inini bas (140-450 m) et Inini haut (500-850 m).

On trouve successivement (Granville et Cremers, 1985) :

- une forêt ripicole le long de la rivière avec notamment des *Ficus*, *Eperua*, *Inga* et *Bonafousia*, ainsi que de nombreuses lianes,
- une forêt marécageuse à palmiers pinots,
- une forêt des « flats » et terrasses alluvionnaires à futaie irrégulière et peu élevée (20-30 m) riche en légumineuses,
- une forêt des pentes de basse altitude d'abord (150-300 m) à sous-bois de palmiers (*Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*), puis (150 à plus de 500 m) de dicotylédones (en particulier *Duguetia*, *Morinda*, *Faramea*, *Clidemia*, *Leandra*, *Mouriri*, etc...). La voûte atteint aisément 40-50 m avec notamment des *Manilkara*, *Geissospermum*, *Vouacapoua*, *Dicorynia*, *Chimarrhis*, *Capirona*, etc...,
- une forêt de pente de moyenne altitude (600-800 m) où la fréquence des brouillards entraîne la prolifération des mousses et des épiphytes. La futaie de hauteur variable, est perturbée par de nombreux chablis d'où la fréquence de petits arbres caractéristiques (*Psychotria*, *Guarea*, *Guatteria*, etc...) ou de petits palmiers (*Hyospathe* et *Geonoma*),
- une forêt de crête et plateau latéritique sommital (750-850 m), où l'affleurement de la cuirasse et la fréquence des vents rendent la forêt instable donc basse, dense et ouverte. Les Myrtacées y dominent parfois une futaie continue de 10-15 m de haut à sous-bois clair de buissons (*Turnera glaziovii*) et à parterre de Broméliacées (*Vriesia splendens*).

Les prospections ont porté de façon aussi égale que possible sur tous les faciès de l'extension altitudinale de chaque étage. Seule la partie basse, à proximité du fleuve, est très occasionnellement chassée.

### Méthodes d'étude

Des 409 relevés d'une heure sur 250 m, effectués en 1984 dans trois localités (Thiollay, 1986), ont été tirés 526 échantillons ponctuels (cf. ci-dessous). Seules les mesures de végétation, alors réalisées sans relation avec les contacts d'espèces de la guilda, n'ont pu être reprises.

Pour lier chaque observation à une mesure de la végétation et préciser les rapports interspécifiques, seuls des relevés ponctuels furent effectués en 1985. Comme précédemment le sous-bois était parcouru en marche lente avec arrêts fréquents, en ligne aussi droite que possible, au hasard, dans toutes les directions autour d'un camp de base. Chaque contact visuel ou auditif avec un oiseau de la guilda considérée déterminait un arrêt de 15 minutes au cours duquel étaient notés tous les individus appartenant à cette guilda, détectés dans un rayon de 25 m (vérifié au télémètre), soit une surface de 0,25 ha. Seuls les individus se posant pendant les 15 minutes dans le cercle étaient enregistrés, quel que soit leur comportement. Les rondes (groupes d'insectivores en déplacement) étaient prises en compte intégralement, même si tous les individus n'avaient pas effectivement traversé le secteur initialement retenu. Sur 320 heures de recherche active en sous-bois, entre le lever et le coucher du soleil, hors des périodes de pluie ou de brouillard, 570 relevés furent d'abord effectués incluant les insectivores de la voûte. Ceux-ci, trop souvent repérés au seul chant, furent ensuite exclus de la guilda étudiée, ramenant le nombre de relevés à 439.

Chaque relevé était assorti d'une :

- estimation à vue (après entraînement répété sur des exemples vérifiés) des hauteurs extrêmes où évoluait chaque espèce pendant les 15 minutes,
- description du milieu et son classement dans un des 11 types (cf. ci-dessous),
- classification selon le degré d'humidité (H) : 1 pour les milieux toujours exondés, 2 pour les bas-fonds humides, 3 pour les « flats » inondables, 4 pour les bords de « criques » ou de rivières et 5 pour les marais (pinotières),
- mesure au télémètre des hauteurs moyennes de la base de la canopée (v) et du sommet des émergents (V),

— évaluation du degré d'ouverture des 3 principales strates, ce qui est à peu près l'inverse du taux de couverture habituel. Pour les strates basse ( $\alpha = 0-2$  m de hauteur) et moyenne ( $\beta = 2-20$  m), on prenait la distance moyenne au télémètre, par tranche de 10 m, de visibilité (occultation par la végétation de plus de la moitié d'un tableau fictif de 1 m<sup>2</sup>), dans 4 directions perpendiculaires, à  $\pm 1$  et 10 m de hauteur respectivement. Pour l'étage le plus élevé ( $\gamma = > 20$  m), on estimait le pourcentage de ciel visible, arrondi à la dizaine en comparant avec une grille de référence. A chaque strate, était ainsi attribué un coefficient de 1 à 5, de la végétation la plus dense à la plus claire, vue du point de relevé.

Une mesure plus détaillée de la structure végétale (Farina, 1985) ou la prise en compte de 4 ou 5 strates (Terborgh, 1985a) aurait été plus délicate et guère plus représentative en raison de l'extrême hétérogénéité de cette forêt. Déjà une seule mesure ne reflète pas correctement l'habitat de toutes les espèces notées sur les 50 mètres de diamètre d'un relevé, surtout aux abords d'un chablis, ou seulement un cas instantané pour les oiseaux qui se dépalcent. Trois étages ne permettent pas un calcul valable de la classique « Foliage Height Diversity ». Enfin la composition floristique complète est presque impossible à obtenir dans un délai raisonnable, même pour un botaniste.

Cette technique particulière d'échantillonnage était destinée d'abord à rassembler le maximum de données dans un temps limité (régions éloignées, d'accès malaisé, milieu difficile, pluies fréquentes, faibles densités). Les essais préalables de relevés ponctuels au hasard, ou répartis uniformément tous les 100 m, produisirent un nombre de contacts très inférieur pour le même temps de recherche en raison de l'absence fréquente de membres de la guildes. La surface et la durée des relevés sont aussi des compromis entre les chances de repérage des espèces discrètes et les risques de surévaluation des espèces mobiles. Si les résultats ne conviennent pas pour une mesure de densité, ils sont néanmoins suffisants pour évaluer la structure du peuplement puisque tous les milieux sont prospectés également. Les arrêts de 15 minutes lors de la rencontre d'un représentant de la guildes pourraient intensifier la recherche dans les secteurs fréquentés par les espèces les plus visibles, mais peu d'oiseaux sont habituellement présents sur un même relevé et les contacts, donc les arrêts, sont en général très espacés.

### *Délimitation de la guildes étudiée*

Par souci de ne prendre en compte que les espèces les plus proches écologiquement, et les plus sûrement détectables lors des relevés, la guildes choisie — les petits insectivores du feuillage — a été restreinte aux espèces les plus strictement insectivores, ne dépassant pas 35-38 g, capturant leurs proies sur la végétation, dans la strate moyenne du sous-bois, entre 0,5 et 20 m de hauteur. Parmi les insectivores de taille faible à moyenne, présents dans le massif forestier guyanais (Thiollay, 1986), ont été ainsi exclues :

— 23 espèces essentiellement terrestres (3 *Sclerurus*, 3 *Synallaxis*, 3 *Myrmeciza*, *Mymornis*, 2 *Formicarius*, *Hylopezus*, *Myrmothera*, *Grallaria*, *Scateria*, *Conopophaga*, *Pithys*, *Gymnopithys*, *Corythopis*, *Cyphorhinus*, *Henicorhina*, *Microcerculus*),

— 2 autres Formicariidae en raison de leur taille très supérieure au maximum retenu (*Frederickena*, *Taraba*),

— 19 espèces surtout inféodées à la canopée même si elles descendent occasionnellement plus bas (*Myrmotherula brachyura*, *Herpsilochmus stictocephalus*, *Cercomacra cinerascens*, 2 *Terenura*, 2 *Polioptila*, *Smaragdolanus*, 2 *Vireo*, 5 *Hylophilus*, *Parula*, 3 *Piaya*),

— 21 espèces aériennes diurnes (5 *Apodidae*, 8 *Hirundinidae*) ou nocturnes (7 *Caprimulgidae*, *Nyctibius*),

— 19 *Trochilidae* partiellement pollinivores,

— 67 espèces occasionnellement frugivores et/ou de taille assez forte et/ou capturant la majorité de leurs proies au vol (*Momotus*, 5 *Galbulidae*, 7 *Bucconidae*, 54 *Tyrannidae*). Certains tyrans, pourtant petits et chassant plutôt à la manière des fauvelles à hauteur moyenne (*Tolmomyias*, *Todirostrum*, etc...) ont néanmoins été exclus à l'instar des autres membres de leur famille,

— 64 espèces en partie frugivores (5 *Trogonidae*, 7 des 15 *Cotingidae*, 5 des 12 *Pipridae*, 2 *Turdus*, 5 *Icteridae*, 7 *Coerebidae*, *Tersina*, 25 *Thraupidae*, 7 *Fringillidae*),

— enfin 37 espèces exploitant les écorces ou le bois mort (15 *Picidae*, 18 *Dendrocolaptidae*, 4 *Xenops*).

Restent donc dans la guildes étudiée : 8 *Furnariidae*, 28 *Formicariidae*, 2 *Troglodytidae*, 2 *Sylviidae*, 1 *Vireonidae* et 2 *Parulidae* (Tableau III).

### *Principaux milieux.*

Onze faciès forestiers ont été distingués :

F1 = Futaie haute (30-50 m) et continue à sous-bois clair.

F2 = Futaie haute mais ouverte par des trouées en fin de cicatrisation. Sous-bois plus dense que F1.

F3 = Forêt perturbée, à canopée plus basse (< 30 m), coupée d'ouvertures riches en lianes. Sous-bois assez dense.

C1 = Volis et chablis étroit ou ancien (repousse haute), ou bordure d'un grand chablis.

C2 = Chablis récent avec canopée ouverte sur au moins 100 m<sup>2</sup> et enchevêtrement de troncs et branches sèches au sol.

B = Boisement ouvert bas et dense, chargé de lianes, dominé par quelques émergents isolés sur affleurement rocheux ou pente accidentée.

L = Boisement dense en lisière d'inselberg ou de clairière naturelle.

H1 = Futaie haute à sous-bois clair sur « flats » inondables, mais sans palmiers pinots ni bordure de rivière.

H2 = Rive de fleuve (canopée ouverte) à boisement dense ou grande « crique » (cours d'eau) en sous-bois assez clair.

H3 = Bas-fond humide, vallon encaissé ou bas de pente en bordure de H4.

H4 = Pinotière = boisement très marécageux de palmiers pinots (*Euterpe oleracea*) en fond de vallée.

Cette classification résulte d'un regroupement de subdivisions plus fines initialement effectuées, qui représentaient mieux la diversité des micro-milieus, mais rendaient difficiles les traitements statistiques faute d'un nombre de données suffisant par catégorie.

### *Hétérogénéité de la végétation*

La forêt guyanaise, comme d'autres forêts tropicales, se caractérise par l'extraordinaire diversification des essences, des micro-habitats et des milieux (cf. grands types in Thiollay, 1986). Mis à part les bas-fonds marécageux à palmiers pinots, aucun peuplement n'est homogène. Fondamentalement, au moins sur sol assez profond et bien drainé, on a une futaie haute (30-40 m, avec des émergents jusqu'à 60 m) à sous-bois clair, avec relativement peu de très gros arbres et une charge moyenne, mais omniprésente, en épiphytes et lianes. On y reconnaît habituellement 4 ou 5 strates, contre 3 en forêts tempérées (Terborgh, 1985a). Sur la piste de Saint-Elie, le nombre d'espèces d'arbres de diamètre supérieur à 5 cm comptés sur 2 ha est de 192 ; sur 40 ha, on a compté au moins 144 espèces d'arbres d'un diamètre supérieur à 20 cm (45 familles) et 75 espèces d'arbres supérieurs à 60 cm de diamètre (Hladik, 1986). Il y a dans la seule forêt primaire de terre ferme en Guyane plus de 1 000 espèces d'arbres

et arbustes (de Granville, *com. pers.*). A Saint-Elie, la surface terrière totale est de 21,7 m<sup>2</sup>/ha, non compris les lianes et les palmiers, l'abondance de ces derniers étant caractéristique des forêts amazoniennes. Les 75 % de cette surface terrière sont constitués par les *Caesalpiniaceae*, les *Lecythidaceae*, les *Chrysobalanaceae* et les *Sapotaceae* (Hladik, 1986).

Les éléments de discontinuité qui contribuent le plus à la diversification des milieux sont :

— le relief, modéré mais partout bien marqué. Seuls les « flats » inondables sont plats. Ailleurs les collines sont succédées par des pentes et des bas-fonds dont la végétation varie en fonction de l'inclinaison et du ravinement des premières et de la largeur ou la profondeur des seconds. Les rares plateaux ne sont que des pentes faibles ou des cuirasses latéritiques aux bords accidentés,

— les *chablis* sont un élément fondamental de la structure des forêts primaires. On en distingue 3 types, de taille croissante (Riera, 1986) : les volis dus à la chute de grosses branches, les *chablis* élémentaires résultant de la chute d'un seul arbre (cas le plus fréquent) et les *chablis* multiples créés par la chute de plusieurs arbres à la fois. En Guyane, sur la piste de Saint-Elie (Riera, 1986), leur surface moyenne est respectivement de 40, 200 et 660 m<sup>2</sup>. Cet auteur a mesuré un taux moyen d'apparition de 0,74 *chablis*/ha/an soit une surface de 110 m<sup>2</sup> ainsi ouverte par hectare et par an ( $\pm 1$  %). Dans d'autres forêts néotropicales, Brokaw (1985) trouve en moyenne 3 à 7 *chablis* non cicatrises par hectare, couvrant 4 à 8 % de la surface forestière, ce qui correspond aux données de Guyane.

### *Traitements statistiques*

Les tests paramétriques ont été effectués d'après Sokal et Rohlf (1969), les tests non paramétriques suivent les procédures de Siegel (1956) et les analyses multivariées ont été conduites sur un programme SAS.

## RÉSULTATS

### 1. *Structure du peuplement*

Les deux stations chassées, Saül et Saint-Elie, ont, par rapport aux quatre localités vierges de basse altitude, une richesse spécifique réduite en moyenne de 23,6 %, une diversité spécifique inférieure de 17,8 %, une équitabilité abaissée de 11,3 %, et un indice de dominance supérieur de 43,4 % (Tableau I). Quelques espèces manquent à la station d'altitude, exempte de chasse, mais les trois autres paramètres de structure du peuplement y conservent néanmoins une valeur comparable à celles des stations non chassées.

Pour vérifier qu'il ne s'agit pas d'un artefact dû à la durée des recherches inégale d'une station à l'autre, les mêmes calculs ont été refaits sur les données des 75 premiers relevés de chaque localité. Les résultats montrent la même tendance, bien qu'un peu moins nette puisque la richesse totale est plus rapidement atteinte en forêt chassée qu'ailleurs. En revanche, la richesse moyenne des relevés ne varie pas significativement entre les différentes stations (2,0 à 2,3  $\pm$  1,5 à 1,9, test de Kruskal-Wallis,  $H = 8,32$ ,  $df = 5$ ,  $P > 0,10$ ), le nombre d'espèces simultanément présentes en un même point atteignant rapidement un seuil sans doute indépendant de la richesse totale du peuplement.

TABLEAU I

Nombre de relevés de 15 minutes où la guilda étudiée est présente.  
 Nombre total N d'individus de la guilda dans les relevés.

Richesse S = nombre d'espèces détectées dans les relevés. Diversité  $H' = \sum_i p_i \log_2 p_i$ .

Equitabilité  $J' = H' / \log_2 D$ . Dominance : coefficient de Simpson =  $\sum_i \left( \frac{n_i}{N} \right)^2$   
 où  $n_i$  est le nombre d'individus de l'espèce i.

	Total		Structure			
	Relevés	Individus	Richesse	Diversité	Equitabilité	Dominance
Saint-Elie	77	326	27	3,3158	0,6973	0,0921
Saül	123	497	28	3,8697	0,8049	0,0885
Croissant	122	495	30	4,4056	0,8978	0,0741
Belvédère	281	1171	38	4,2935	0,8182	0,0672
Koulé-Koulé	118	503	39	4,5912	0,8687	0,0548
Inini bas	99	426	31	4,2227	0,8523	0,0669
Inini haut	145	488	25	4,2148	0,9076	0,0637

Il semble donc y avoir une augmentation du nombre et surtout de l'importance numérique relative des espèces dominantes, ainsi qu'une diminution des espèces rares (raréfaction puis disparition de certaines) en forêt chassée (Fig. 2). Ainsi les deux premières espèces forment 27,2 à 28,8 % du peuplement à Saül-Saint-Elie, 24,5 % au Croissant et 20,8-21,9 % ailleurs. En revanche, les derniers 25 % du peuplement sont constitués par 17-20 espèces en zones chassées contre 21 à 28 dans les secteurs non perturbés.

On constate une grande variabilité de la fréquence, et par voie de conséquence, de l'importance numérique relative, de la majorité des espèces d'une station à l'autre. Ainsi la moitié des espèces répandues dans 6 des 7 localités au moins ont une fréquence qui varie de 1 à 2-3 d'une station à l'autre, un tiers varie de 1 à 4-9 et le reste de 1 à 10-23 (Tableau II).

On peut exprimer plus globalement l'abondance des espèces par le nombre d'individus détectés par 100 heures de recherche en sous-bois (durée des relevés ponctuels + déplacements lents qui les relient). Cet indice d'abondance spécifique (IA) montre lui aussi une grande variabilité dans les différentes localités (Tableau III). Plus une espèce est rare, plus son coefficient de variation (CV) tend à être élevé (Fig. 3). Cinq espèces sont abondantes (IA moyen > 30), avec de faibles variations entre stations (CV < 0,30) ; 2 seulement sont abondantes, avec un CV > 0,30 (*T. ardesiacus* et *M. longipennis*), tandis que toutes les autres sont en moyenne peu abondantes ou rares (IA < 30), avec de fortes différences d'une localité à l'autre (CV > 0,30). Aucune n'est également rare partout.

On peut se demander alors si cette variation d'abondance n'est pas liée à la proportion sensiblement différente des principaux milieux dans chaque station. J'ai donc effectué pour chacune des espèces ci-dessus une régression entre la fréquence de l'espèce (Tableau II) dans chaque station et la proportion des

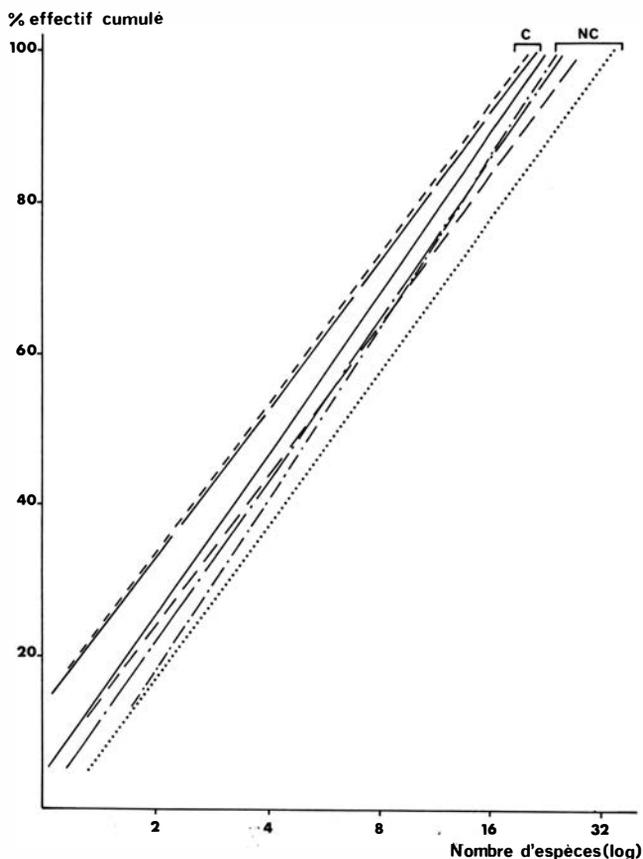


Figure 2. — Régression linéaire (échelle semilogarithmique) de la participation des espèces à l'effectif total du peuplement.

C = 2 localités chassées (pentes : 65,3 à 66,4),  
 NC = 4 localités non chassées (pentes : 66,9 à 77,2),  
 En trait plein = station du Croissant, intermédiaire.

relevés de cette station situés dans les 2 habitats principaux de l'espèce (groupant sur l'ensemble des stations > 50 % de ses effectifs, cf. Fig. 4). Trois espèces seulement (13 %) montrent une corrélation positive significative ( $P < 0,05$ ). Il semble donc que la forte variabilité numérique interstationnelle de la majorité des espèces ne soit pas due, ou pas uniquement du moins, à la proportion des faciès forestiers représentés dans chaque station.

Une analyse des fluctuations numériques milieu par milieu (Tableau IV) montre encore que :

- toutes les espèces varient en abondance d'une station à l'autre au moins dans un des milieux considérés,
- elles varient dans des proportions différentes selon les milieux,
- ce sont les espèces les plus abondantes qui tendent à varier le moins,
- c'est dans leur habitat optimal qu'elles tendent à varier le moins.

TABLEAU II

*Fréquence (F = % de présence dans les relevés) et abondance (A = % de l'effectif total) des principaux insectivores étudiés.*

Les 8 espèces notées dans une ou deux stations seulement ne sont pas mentionnées (cf. tableau III)

	St-Elie		Saül		Croissant		Belvédère		Koulé		Inini bas		Inini ht	
	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A
Philydor erythrocerus	10,4	5,5	17,9	8,8	14,9	6,3	13,5	5,4	12,0	4,6	16,1	7,5	6,9	3,1
Philydor ruficaudatus	2,6	0,9	5,7	1,8	6,6	2,2	5,0	1,5	6,8	3,0	8,1	3,0	3,4	1,8
Philydor pyrrhodes	1,3	0,3			1,6	0,4	0,3	0,1	1,7	0,4	1,0	0,2		
Automolus infuscatus	3,9	1,2	9,7	4,0	11,6	3,4	12,4	5,1	8,5	4,0	9,1	3,0	4,8	1,6
Automolus ochrolaemus	2,6	0,9			4,1	1,4	2,1	0,9	1,7	0,8	4,0	0,9	0,7	0,2
Automolus rubiginosus	1,3	0,3	2,4	0,8	1,6	0,6	2,5	0,8	0,8	0,4	3,0	0,9	5,5	2,7
Cymbalaimus lineatus	3,9	1,5	4,9	1,8	0,8	0,2	3,5	1,2	7,6	2,6	6,0	1,9	2,7	1,2
Sakesphorus melanothorax			1,6	0,8			1,8	0,8	2,5	1,0	1,0	0,2		
Thamnophilus murinus	2,6	0,6	6,5	2,2	1,6	0,4	3,2	1,0	1,7	0,6	3,0	1,2	3,4	1,8
Thamnophilus punctatus	5,2	2,1	1,6	0,6	1,6	0,6	3,5	1,3	2,5	0,8	1,0	0,2	6,9	3,5
Thmanophilus amazonicus	3,9	1,8	4,0	1,6	4,1	1,2	3,9	1,7	3,4	1,0	8,1	2,6	7,6	3,5
Pygoptila stellaris			0,6	0,2			0,3	0,1	0,8	0,2	1,0	0,2		
Thamnomanes caesius	18,2	7,4	20,3	11,0	19,8	8,9	17,8	8,4	23,7	11,9	22,2	11,5	13,1	8,4
Thamnomanes ardesiacus	29,9	14,7	8,9	3,8	13,2	5,3	17,8	9,7	11,0	5,0	17,2	6,1	17,2	9,2
Myrmotherula surinamensis					0,8	0,4	2,8	1,0	2,5	1,0				
Myrmotherula guttata	15,6	8,3	3,2	1,6	6,6	3,2	8,2	3,7	5,1	2,2	9,1	4,4		
Myrmotherula gutturalis	23,4	11,7	12,2	6,8	13,2	7,5	17,1	12,2	17,8	8,9	19,2	10,1	16,5	9,8
Myrmotherula axillaris	13,0	6,1	11,4	5,8	18,2	9,3	14,9	8,9	11,9	5,5	13,1	7,0	9,6	5,1
Myrmotherula longipennis	24,7	14,1	17,9	13,3	17,3	10,1	14,2	9,6	5,9	2,8	13,1	7,3	10,3	5,9
Myrmotherula behni	1,3	0,3	0,8	0,2	0,2						2,0	0,7		
Myrmotherula menetriesii	19,5	10,1	20,3	13,1	21,5	14,4	12,8	6,3	13,6	7,9	15,1	9,6	13,8	11,1
Herpsilochmus sticturus	1,3	0,3					1,4	0,7	2,5	1,0	1,0	0,2	1,4	0,8
Cercomacra tyrannina			1,6	0,6	0,8	0,2	1,0	0,3	0,8	0,4			4,1	1,4
Cercomacra nigrescens	2,6	0,6	0,8	0,2			0,7	0,2	0,8	0,2	1,0	0,2		
Myrmoborus leucophrys							0,7	0,3	10,2	4,0	1,0	0,2		
Hypocnemis cantator	9,1	3,7	30,0	13,9	11,6	4,9	15,6	5,7	17,8	7,5	19,2	8,4	15,2	7,1
Hypocnemoides melanopogon					0,8	0,4	0,7	0,3	11,0	4,8				
Percnostola rufifrons	7,8	2,5	1,6	0,6	1,6	0,6	6,0	2,0	7,6	3,2	4,0	1,2	9,6	4,7
Percnostola leucostigma	1,3	0,6	0,6	0,2	14,0	5,9	3,2	1,0	10,2	3,8	3,0	1,2	0,7	0,4
Hylophylax poecilonota	3,9	1,2	5,7	2,2	8,3	3,0	3,5	1,3	1,7	0,8	8,1	3,0	11,7	6,2
Hylophylax naevia	1,3	0,3	0,8	0,2	14,9	6,3	14,2	4,9	9,3	3,2	8,1	2,8	10,3	4,9
Thryothorus coraya	5,2	2,1			0,8	0,4	1,8	0,8	3,4	1,6	3,0	1,2	5,5	2,7
Microbates collaris			8,9	3,2	0,8	0,4	2,5	0,7			4,0	1,6	4,8	2,1
Ramphocaenus melanurus					0,8	0,4	0,7	0,2			2,0	0,9	1,4	0,6
Cychlaris gujanensis			1,6	0,4	5,0	1,6	0,7	0,2	0,8	0,2				
Basileuterus rivularis	1,3	0,6					0,3	0,1	0,8	0,2				

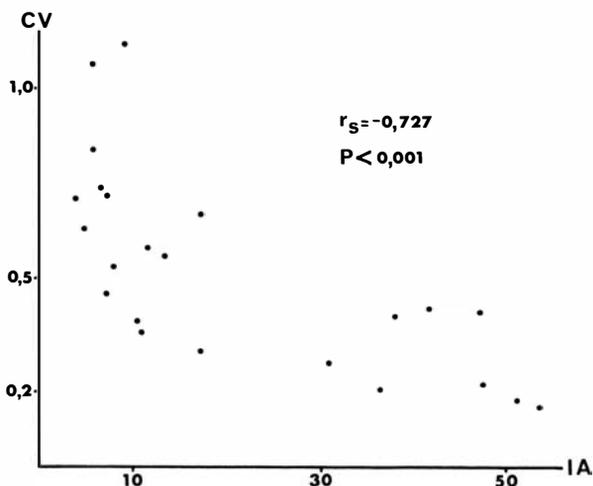


Figure 3. — Relation entre le coefficient de variation de la fréquence d'apparition dans les relevés (CV) et l'indice moyen d'abondance (cf. Tableau III) sur les 7 stations, de 23 espèces présentes dans au moins 75 % des stations. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman est hautement significatif.

TABLEAU III

*Indice d'abondance des espèces de la guildes des insectivores du feuillage (nombre d'individus détectés par 100 heures de recherche en sous-bois, soit sur  $\pm 100$  ha, hors pluie ou brouillard, entre lever et coucher de soleil).*

Coefficient de variation (CV) de la fréquence F (% de présence dans les relevés où une espèce de la guildes est notée) et de l'abondance A (% de l'effectif total de la guildes recensé dans chaque station). Nom des stations (cf. texte) suivi, entre parenthèses, du nombre total d'heures de recherche. Le CV d'espèces notées dans moins de la moitié des stations n'a pas été indiqué.

	Indice d'abondance							CV de	
	Elie (60)	Saül (111)	Crois. (108)	Belv. (189)	Koulé (93)	I. bas (74)	I. haut (93)	F	A
Philydor erythrocerus	30,0	39,6	28,7	33,9	24,7	43,2	16,1	0,28	0,32
Philydor ruficaudatus	5,0	8,1	10,2	9,5	16,1	17,6	9,7	0,36	0,38
Philydor pyrrodes	1,7		1,8	0,5	2,1	1,4		0,87	0,87
Automolus infuscatus	6,7	18,0	15,7	31,7	21,5	17,6	8,6	0,31	0,44
Automolus ochrolaemus	5,0		6,5	5,8	4,3	5,4	1,1	0,71	0,65
Automolus rubiginosus	1,7	3,6	2,8	4,8	2,1	5,4	14,0	0,63	0,87
Automolus rufipileatus					6,5				
Cranioleuca gutturata					1,1				
Cymbilaimus lineatus	8,3	8,1	0,9	7,4	14,0	10,8	6,5	0,53	0,58
Sakesphorus melanothorax		3,6		4,8	5,4	1,4		1,03	1,12
Thamnophilus doliatus		0,9		0,5					
Thamnophilus murinus	3,3	9,9	1,9	6,3	3,2	6,8	9,7	0,84	0,60
Thamnophilus punctatus	11,7	2,7	2,8	7,9	4,3	1,4	18,3	0,46	0,88
Thamnophilus amazonicus	10,0	7,2	5,6	10,6	5,4	14,9	18,3	0,39	0,45
Pygoptila stellaris		0,9		0,5	1,1	1,4		1,06	1,06
Thamnomanes caesiüs	40,0	49,5	40,7	52,4	64,5	66,2	44,1	0,18	0,18
Thamnomanes ardesiacus	80,0	17,1	24,1	60,3	26,9	35,1	48,4	0,42	0,26
Myrmotherula surinamensis			1,9	6,3	5,4				
Myrmotherula guttata	45,0	7,2	14,8	23,3	11,8	25,7		0,72	0,79
Myrmotherula gutturalis	63,3	30,6	34,3	75,7	48,4	58,1	51,6	0,22	0,21
Myrmotherula axillaris	33,3	26,1	42,6	55,0	30,1	40,5	26,9	0,21	0,25

TABLEAU III, suite

	Indice d'abondance						CV de		
	Elie (60)	Saül (111)	Crois. (108)	Belv. (189)	Koulé (93)	I. bas (74)	I. haut (93)	F	A
<i>Myrmotherula longipennis</i>	76,7	59,5	46,3	59,8	15,1	41,9	31,2	0,41	0,45
<i>Myrmotherula behni</i>	1,7	0,9	0,9			4,1		1,09	1,26
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	55,0	58,6	65,7	39,2	43,0	55,4	58,1	0,16	0,27
<i>Herpsilochmus sticturus</i>	1,7			4,2	5,4	1,4	4,3	0,81	0,94
<i>Microhoppas quixensis</i>				5,3	8,6				
<i>Cercomacra tyrannina</i>		2,7	0,9	2,1	2,1		7,5	1,18	1,17
<i>Cercomacra nigrescens</i>	3,3	0,9		1,1	1,1	1,4		1,03	1,00
<i>Myrmoborus leucophrys</i>				2,1	21,5	1,4			
<i>Hypocnemis cantator</i>	20,0	62,2	22,2	35,4	40,9	48,6	37,6	0,40	0,45
<i>Hypocnemoides melanopogon</i>			1,9	2,1	25,8				
<i>Pernostola rufifrons</i>	13,3	2,7	2,8	12,7	17,2	6,8	24,7	0,58	0,71
<i>Pernostola leucostigma</i>	3,3	0,9	26,9	6,3	20,4	6,8	2,1	1,12	1,15
<i>Hylophylax poecilonata</i>	6,7	9,9	13,9	7,9	4,3	17,6	32,3	0,56	0,73
<i>Hylophylax naevia</i>	1,7	0,9	28,7	30,7	17,2	16,2	25,8	0,67	0,73
<i>Hylophylax punctulata</i>					3,2				
<i>Thryothorus coraya</i>	11,7		1,9	4,8	8,6	6,8	14,0	0,74	0,76
<i>Thryothorus leucotis</i>					3,2				
<i>Microbates collaris</i>		14,4	1,9	4,2		9,5	10,8	1,07	1,05
<i>Ramphocaenus melanurus</i>			1,9	1,1		5,4	3,2	1,12	1,17
<i>Cychlaris gujanensis</i>		1,8	7,4	1,6	1,1			1,55	1,12
<i>Granatellus pelzeni</i>				1,1	2,1				
<i>Basileuterus rivularis</i>	3,3			0,5	1,1				

## 2. Distribution spatiale

Nous avons précédemment montré (Thiollay, 1986) que la plupart des espèces étaient irrégulièrement réparties, même dans leur habitat apparemment optimal. Les membres de la guildie étudiée ici offrent à nouveau des exemples de cette distribution irrégulière qui n'est pas uniquement liée à celle des taches de microhabitats préférés. Une mesure simple de la distribution est le rapport variance/moyenne du nombre de contacts le long des itinéraires. Si les couples sont distribués au hasard, ce rapport est égal à 1 ; il est inférieur si la distribution est uniforme, et supérieur si elle est contagieuse. Ce mode de distribution a été calculé d'après le nombre de relevés ponctuels où l'espèce a été contactée dans chaque ensemble de relevés (Sherry et Holmes, 1985). Chaque relevé de ces oiseaux territoriaux ne comprenant qu'un seul individu (ou couple, ou groupe familial) d'une même espèce, on ne considère donc que l'éventuelle agrégation des contacts (=couples) et non des individus en tant que tels. Les mesures de dispersion étant influencées par les surfaces considérées, j'ai regroupé les relevés en ensembles homogènes (séries continues dans un même secteur d'une même localité) successivement de 4 et 12 ha, soit respectivement 58 et 17 ensembles de 16 et 48 relevés. Deux indices de dispersion ont alors été calculés (Vandermeer, 1981), l'indice de « patchiness » de Lloyd :  $L = S^2/X^2 + 1 - 1/X$  où  $S^2$  est la variance et  $X$  la moyenne du nombre de contact par tranche de 4 ou 12 ha et celui de Morisita :  $M = L(N/N - 1)$ , où  $N$  est le nombre d'ensembles ci-dessus. Les valeurs supérieures à 1 indiquent une distribution groupée (contagieuse), et celles inférieures à 1 une distribution régulière — chaque tendance étant d'autant plus marquée qu'on s'éloigne de 1.

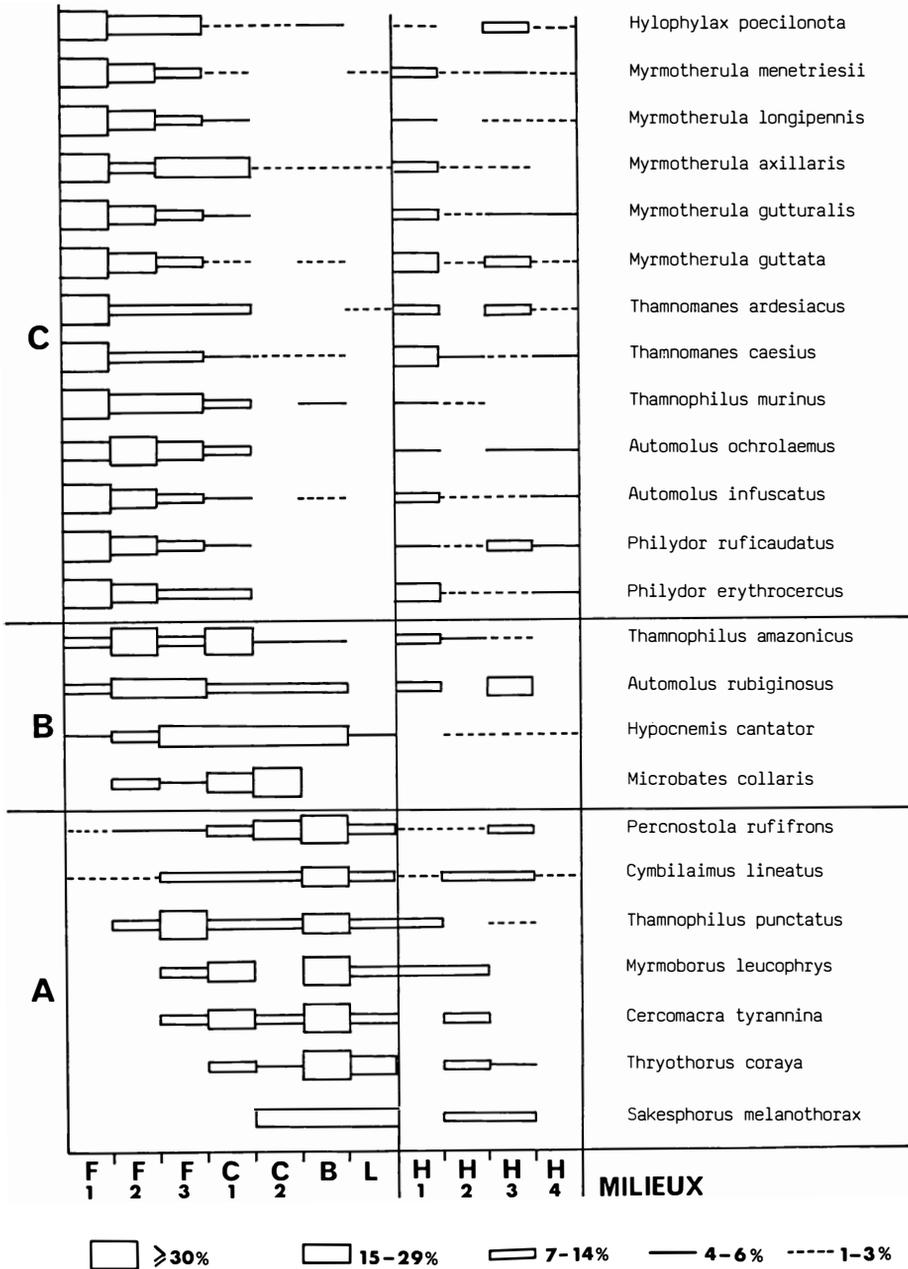


Figure 4. — Distribution, en pourcentage de l'effectif observé dans les 11 types de milieux, des principales espèces groupées par affinité d'habitat (cf. texte) : A = chablis et taillis denses ; B = ouvertures en forêt haute ; C = futaies continues.

TABLEAU IV

*Variations d'abondance des principales espèces par milieu (hors H, cf. texte).*

Valeurs extrêmes (Ext.), dans les 7 stations, du pourcentage représenté par l'espèce dans l'effectif total de la guild. Signification statistique de ces variations d'après une analyse de variance de Krustal-Wallis portant sur le nombre d'individus par relevé (Siegel 1956) et l'hypothèse nulle d'une abondance égale de l'espèce dans un même milieu sur toutes les stations.

\* =  $P < 0,05$  — \*\* =  $P < 0,01$  — NS = non significatif.

	F1		F2		F3		C1-2		B-L	
	Ext.	P	Ext.	P	Ext.	P	Ext.	P	Ext.	P
Ph. erythrocerus	0,2- 9,2	*	1,5-12,5	**	0 -15,3	**	0 -12,0	**		
Ph. ruficaudatus	0,2- 4,3	*	3,0- 6,6	NS	0 - 1,9	NS	0 - 5,3	*		
A. infuscatus	1,1- 6,1	*	4,5- 6,3	NS	0 - 6,7	**	0 - 1,1	NS		
A. ochrolaemus	0 - 4,1	*	0 - 3,3	NS			0 - 4,0	NS		
Cymbilaimus	0 - 0,6	NS	0 - 1,6	NS	0 - 8,5	**	0 - 6,6	**	2,0-19,4	**
Th. murinus	0 - 6,1	**	0 - 2,5	*	0 -13,3	**	0 - 4,0	NS		
Th. punctatus			0 - 5,7	**	0 -22,2	**	0 - 3,4	*	0 -16,3	**
Th. amazonicus	0 - 2,0	NS	0 -10,6	**	0 -13,3	**	0 -24,0	**		
Th. caesius	9,4-15,9	NS	6,6-12,5	NS	5,0-16,9	*	0 - 9,1	**	0 - 2,0	NS
Th. ardesiacus	6,1-17,7	*	6,1-17,1	**	0 -10,2	**	3,3- 8,0	NS	0 - 5,6	*
M. guttata	0 - 6,6	**	0 -14,3	**	0 -16,7	**	0 -11,5	**		
M. gutturalis	12,7-16,2	NS	10,0-17,1	NS	9,3-16,7	NS	0 - 5,3	*		
M. axillaris	5,2-12,2	*	0 - 6,1	*	3,4-13,3	**	4,5- 8,0	*	0 - 5,8	**
M. longipennis	6,5-21,0	**	5,0-13,6	**	0 - 4,6	*	0 - 4,5	**		
M. menetriesii	11,6-18,2	NS	5,7-15,2	*	0 -12,0	**	0 - 8,0	**	0 - 5,6	*
Hypocnemis	0 - 8,2	**	0 -16,3	**	0 -11,1	**	19,3-36,8	NS	13,9-18,4	NS
P. rufifrons			0 - 3,3	**	0 - 4,6	**	0 -12,0	**	13,0-34,7	*
H. poecilnota	0 - 9,7	**	0 - 4,5	*	0 - 9,3	**	0 - 3,3	**	0 - 2,8	NS
H. naevia	0 - 0,9	NS	0 - 3,0	**	0 - 5,6	**	0 - 5,7	**	0 - 2,0	NS
Thryothorus coraya					0 - 2,8	NS	0 - 3,5	*	14,3-28,6	NS

Le calcul ne porte que sur les espèces qui ne sont pas strictement liées à un chablis et qui sont suffisamment fréquentes pour donner un résultat significatif (peu de groupes de relevés sans contact). Il va de soi en effet que les espèces de chablis ont une distribution au hasard, voire presque régulière, tout comme celle des chablis eux-mêmes, dans la mesure où il n'y a généralement qu'un couple (et un relevé) de chaque espèce par chablis.

Pour tester si la distribution observée diffère significativement d'une distribution au hasard, chaque distribution observée a été comparée à la distribution prédite par un modèle de Poisson en utilisant un test de  $\chi^2$  (df = 1, cf. Tableau V). La première série d'indices (groupes de 16 relevés) donne plus d'importance aux variations de fréquence intrastationnelles et la seconde série (groupes de 48 relevés) représente pour la plus grande part les différences entre stations puisqu'il n'y a en moyenne 8,3 groupes de relevés tirés par station dans le premier cas contre 2,4 dans le second.

TABLEAU V

*Modes de distribution des principales espèces.*

Rapport variance ( $S^2$ )/moyenne ( $\bar{X}$ ) du nombre de contacts dans chaque groupe de 16 ou 48 relevés consécutifs d'une même station et indices de Lloyd (L) ou Morisita (M), cf. texte. Test  $\chi^2$  de comparaison avec une distribution au hasard ( $H_0$ ) : \* =  $P < 0,05$  ; \*\* =  $P < 0,01$  et NS = différence non significative, dans chacun des deux groupes de 16 et 48 relevés successivement.

	16 relevés (4 ha)			48 relevés (12 ha)		
	$S^2/\bar{X}$	L	M	$S^2/\bar{X}$	L	M
Philydor erythrocerus * NS	0,731	0,870	0,885	0,882	0,980	1,041
Philydor ruficaudatus NS	0,946	0,932	0,948	1,065	1,028	1,093
Automolus infuscatus **	0,837	0,884	0,899	0,431	0,866	0,920
Thamnophilus murinus **	1,052	1,104	1,123	1,289	1,196	1,271
Thamnophilus punctatus **	1,261	1,473	1,498	1,102	1,058	1,124
Thamnophilus amazonicus **	0,890	0,859	0,874	0,757	0,894	0,950
Thamnomanes caesius NS	0,824	0,940	0,957	0,487	0,943	1,002
Thamnomanes ardesiacus **	1,337	1,130	1,149	1,538	1,070	1,137
Myrmotherula guttata **	1,611	1,600	1,628	3,179	1,741	1,850
Myrmotherula gutturalis NS	1,059	1,023	1,040	0,590	0,946	1,005
Myrmotherula axillaris NS	0,814	0,913	0,929	0,813	0,971	1,032
Myrmotherula longipennis * NS	0,230	0,631	0,642	0,978	0,996	1,059
Myrmotherula menetriesii NS	0,831	0,932	0,949	1,194	1,028	1,093
Hypocnemis cantator **	1,261	1,099	1,119	2,012	1,131	1,202
Hylophylax peocilonota **	1,365	1,392	1,417	1,597	1,216	1,292
Hylophylax naevia **	0,425	0,625	0,636	2,444	1,299	1,381

Les espèces les plus communes et les plus répandues ont une répartition spatiale qui n'est pas significativement différente d'une distribution au hasard et tend souvent à être régulière (Tableau V). Ce sont également les espèces dominantes des rondes plurispécifiques (*Philydor*, *Automolus*, *T. caesius*, 4 *Myrmotherula*). Les autres espèces analysées, en général moins abondantes mais cependant répandues partout, ont une distribution irrégulière de type contagieux à l'intérieur d'une même station, tandis que leur fréquence globale est encore plus variable d'une station à l'autre. En effet 8 des 16 espèces du tableau V peuvent être considérées comme abondantes (indice de densité  $> 33$  ind./100 ha d'après la moyenne des 6 localités de basse altitude du tableau III) et les 8 autres comme nettement moins fréquentes ( $< 21/100$  ha). Parmi les dernières, 5 sur 8 ont une distribution significativement et toujours très inégale alors que parmi les plus communes, 2 sur 8 seulement montrent une telle irrégularité (*T. ardesiacus* lié aux rondes plurispécifiques et *Hypocnemis*, espèce de chablis).

### 3. Sélection de l'habitat

Une analyse discriminante de l'habitat entre espèces, toutes stations confondues, montre que l'ensemble de l'avifaune est bien corrélé à la structure de la végétation — les 3 premiers coefficients de corrélation canonique étant hautement significatifs (0,646, 0,439 et 0,329,  $P < 0,001$ ) — laquelle en explique près des trois-quarts ( $R^2 = 42, 19$  et  $11\%$  respectivement). Chaque relevé correspondant à un habitat particulier et à une mesure de six paramètres structuraux, on peut classer les espèces selon leur type d'habitat (Fig. 4 et 5). Un premier groupe (A) est constitué par les espèces qui sont normalement ( $> 90\%$  des observations) liées à des chablis bien marqués ou à des boisements bas et denses associés à des zones perturbées, lisières, affleurements rocheux, etc... (C1, C2, B, L). La voûte est basse ( $\bar{v} = 1,6-2,6$ ), très ouverte ( $\bar{\gamma} = 3,6-4,4$ ) et la strate inférieure du sous-bois est dense ( $\bar{\alpha} = 1,0-1,4$ ). Il s'agit de : *Cymbilaimus lineatus*, *Sakesphorus melanothorax*, *Thamnophilus punctatus*, *T. doliatus*, *Microrhopias quixensis*, *Cercomacra tyrannina*, *Percnostola rufifrons*, *Myrmoborus leucophrys*, *Thryothorus coraya*, *T. leucotis*, *Ramphocaenus melanurus*, *Cycharis gujanensis* (+ *Cranioleuca gutturata* et *Granatellus pelzeni* qui ont donné lieu à trop peu d'observations).

Un second groupe (B) est constitué par quelques espèces habituellement liées à des ouvertures peu marquées en forêt assez haute (les 4 premières) ou à des chablis âgés en régénération (surtout *Hypocnemis*) ou aux enchevêtrements de branches tombées dans les chablis récents mais étroits (*Microbates*). Ces deux dernières espèces peuvent à la limite occuper respectivement des petits îlots de repousse ou des tas de bois en sous-bois de haute futaie fermée. La canopée est moyennement haute ( $\bar{v} = 3,0-4,0$ ) et ouverte ( $\bar{\gamma} = 2,5-3,2$ ), le sous-bois moins dense que précédemment ( $\bar{\alpha} = 1,5-2,2$ ) et, sauf pour les deux dernières espèces, aucune des catégories de milieux (F, C, B ou H) n'abrite plus de  $50\%$  des effectifs. Il s'agit de : *Automolus rubiginosus*, *Thamnophilus amazonicus*, *Pygiptila stellaris*, *Herpsilochmus sticturus*, *Hypocnemis cantator*, *Microbates collaris*.

Le troisième groupe (C) rassemble les espèces caractéristiques des futaies hautes, plus ou moins régulières, à sous-bois clairs ( $\bar{\alpha} = 1,7-2,6$ ). La canopée y est la plus élevée ( $\bar{v} = 3,6-4,6$ ) et la plus fermée ( $\bar{\gamma} = 1,9-2,5$ ). Plus de  $50\%$  des effectifs sont concentrés en F1-F2 (et F3 pour *P. pyrrhodes* et *M. axillaris*

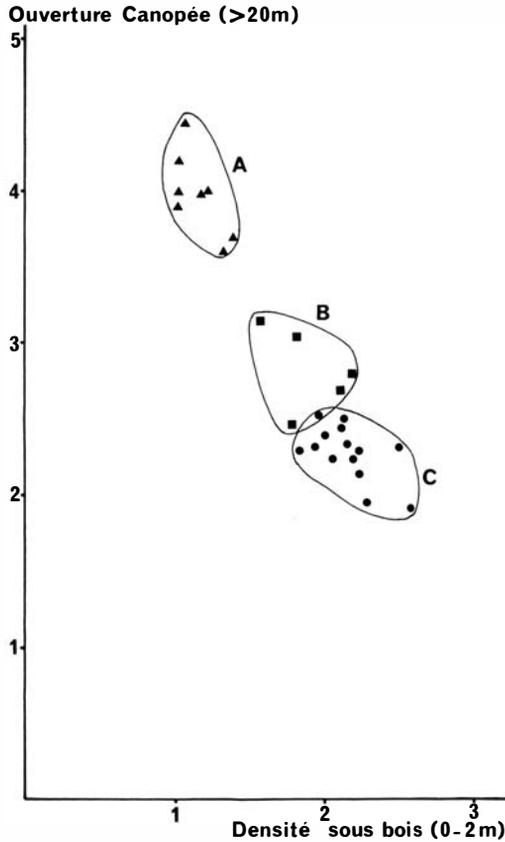


Figure 5. — Distribution des principales espèces en fonction des degrés d'ouverture de la voûte forestière et de la densité moyenne de la strate basse du sous-bois. Les indices 1 à 5, moyennes des valeurs mesurées sur chaque relevé où l'espèce est présente, correspondent à une ouverture croissante de la végétation (cf. méthodes). Groupes d'espèces A, B, C : (cf. Fig. 4).

qui affectionnent souvent les enchevêtrements de lianes). Il s'agit de : *Philydor erythrocerus*, *P. ruficaudatus*, *P. pyrrhodes*, *Automolus infuscatus*, *A. ochrolaemus*, *Thamnophilus murinus*, *Thamnomanes caesius*, *T. ardesiacus*, *Myrmotherula guttata*, *M. gutturalis*, *M. axillaris*, *M. longipennis*, *M. menetriesii*, *M. behni*, *Hylophylax poecilonota*.

Le groupe (D) abrite les espèces le plus souvent liées à un sous-bois très humide ( $\bar{H} = 2,8-3,8$ , contre moins de 2 pour tous les groupes précédents), quelle que soit sa structure (futaie, chablis, taillis dense) : *Automolus rufipileatus*, *Cercomacra nigrescens*, *Hylophylax naevia*, *H. punctulata*, *Percnostola leucostigma*.

Un dernier groupe (E) réunit les espèces attachées aux bords de rivières (*Hypocnemoides melanopogon*) et autres boisements denses en lisière d'une zone humide (*Myrmotherula surinamensis*), ou aux petits cours d'eau en sous-bois (*Basileuterus rivularis*).

On peut aussi caractériser chaque type de boisement par ses espèces les plus représentatives, j'ai choisi les seules espèces qui atteignaient dans le milieu considéré leur abondance optimale, classées ensuite par abondance décroissante, en limitant leur nombre aux 5 premières. Une guildes basée sur les espèces dominantes privilégierait les plus abondantes, qui sont aussi les plus répandues, d'où ce choix différent. Ainsi, bien que la plupart aient une distribution beaucoup plus large, les meilleurs indicateurs des milieux suivants sont :

F1 = *M. gutturalis*, *T. ardosiacus*, *M. menetriesti*, *T. caesius*, *M. longipennis*.

F2 = *Automolus ochrolaemus*, *Herpsilochmus sticturus*.

F3 = *Thamnophilus punctatus*.

C1 = *Hypocnemis cantator*, *Thamnophilus amazonicus*.

C2 = *Microbates collaris*, *Ramphocaenus melanurus*.

B = *P. rufifrons*, *T. coraya*, *Myrmoborus*, *C. tyrannina*, *Cymbilaimus*.

L = *Cyhalis gujanensis*.

H1 = *Hylophylax punctulata* (dans le sud).

H2 = *Hypocnemoides melanopogon*, *Basileuterus rivularis*, *Myrmotherula surinamensis*.

H3 = *Hylophylax naevia*, *Automolus rubiginosus*.

H4 = *Percnostola leucostigma*, *Automolus rufipileatus*.

Dans la caractérisation d'un milieu, chaque espèce exprime une tendance et c'est en fait un groupe de plusieurs espèces qui représenterait le mieux un habitat (Verner, 1984), hormis celles des rondes qui traversent différents types de végétation successivement.

Si on compare la proportion des différents habitats représentés dans les relevés et la distribution de chaque espèce parmi ces 11 habitats, on constate que les 35 espèces suffisamment fréquentes pour être analysées dévient toutes très nettement (tests G,  $P < 0,01$ , sauf  $P < 0,05$  dans 3 cas), d'une répartition au hasard dans les milieux disponibles. Ainsi aucune n'utilise les différents types de boisement dans la proportion où ils se présentent et toutes choisissent donc à des degrés divers une structure de végétation particulière.

Chaque observation étant associée à la mesure de 6 paramètres, il est possible de dresser la valeur moyenne (ou le barycentre) de ces 6 indices représentant la structure de végétation préférée de chaque espèce. Il s'avère que parmi aucune des 43 espèces étudiées on ne retrouve la même valeur pour tous les paramètres. Le tableau VI en donne un exemple pris volontairement sur les espèces dont l'habitat est le plus proche et qui coexistent le plus souvent (au sein des rondes). Des séries de tests  $\chi^2$  comparant 2 à 2 la distribution de ces valeurs parmi les 35 espèces suffisamment fréquentes montrent que toutes sont différentes au moins au seuil de signification de 95 %. Ainsi, chaque espèce fréquente un milieu aux caractéristiques structurales moyennes particulières, même si elles peuvent être assez proches de celles d'une ou deux espèces voisines. Le regroupement sur un dendrogramme (Fig. 6) permet de visualiser les affinités entre espèces et de retrouver les préférences soulignées plus haut.

Le degré de similitude entre les habitats de deux espèces peut aussi se calculer par la formule :

$$S = 1 - \frac{\sum_{i=1}^6 (g_i A - g_i B)}{GA + GB}$$

TABLEAU VI

*Barycentres des paramètres de structure de l'habitat des espèces plus souvent associées (calculés sur 100 mesures pour chaque espèce).*

Humidité (H) ; hauteur de la voûte (v) et des émergents (V) ; degré d'ouverture des strates < 2 m ( $\alpha$ ), 2-20 m ( $\beta$ ) et > 20 m ( $\gamma$ ). Indices de 1 à 5 (cf. méthodes).

	H	v	V	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$
P. erythrocerus	1,63	3,91	4,10	2,11	2,73	2,44
P. ruficaudatus	1,39	4,14	4,42	2,50	3,17	2,33
A. infuscatus	2,13	3,70	4,11	2,23	2,88	2,30
T. caesius	1,88	3,84	4,09	1,96	2,82	2,53
T. ardesiacus	1,52	4,45	4,60	2,17	2,87	2,26
M. gutturalis	1,62	4,11	4,25	2,13	2,85	2,51
M. axillaris	1,56	3,95	4,20	2,00	2,79	2,39
M. longipennis	1,35	4,60	4,73	2,28	3,06	1,96
M. menetriesii	1,54	4,23	4,36	2,21	2,92	2,16

où  $g_iA$  et  $g_iB$  sont les barycentres des paramètres descriptifs de l'habitat des espèces A et B, et GA et GB les sommes de ces valeurs pour chaque espèce. Les valeurs obtenues (Tableau VII) sont généralement élevées mais les différences interspécifiques restent marquées. Le chevauchement des habitats, même parmi les espèces qui se regroupent systématiquement au sein des rondes et tendent ainsi à fréquenter les milieux les plus proches, n'excède presque jamais 75 à 85 % (Tableau VIII). Une analyse discriminante pas à pas de toutes les variables chez l'ensemble des espèces permet de déterminer les paramètres structuraux de la végétation qui jouent le rôle le plus important dans la ségrégation des espèces (Tableau IX). Les deux variables, qui ne sont pas ainsi discriminées (hauteur de la base de la canopée et son degré d'ouverture) sont en fait liées partiellement aux autres.

L'amplitude d'habitat de chaque espèce a d'abord été appréciée par le  $\log_e$  du déterminant de la matrice des variances-covariances intragroupe (varie selon l'espèce de - 8,160 à - 3,786). Le test d'homogénéité de cette matrice est très significatif :  $\chi^2$  calculé = 586,92 >  $\chi^2$  théorique (0,999) 462. Les espèces ont donc bien entre elles des amplitudes d'habitat différentes. Une mesure plus simple de cette amplitude est donnée par  $AH_{11} = \left( \sum p_i^2 \right)^{-1}$ , où  $p_i$  est la proportion de l'espèce dans chacun des 11 milieux. Elle est, sur 37 espèces, d'au maximum 8 (sur 11 dans le cas où l'espèce serait également distribuée dans tous les milieux), et en moyenne de 4,2 ( $\pm 1,5$ ). Ceci dénote un assez fort degré de spécialisation chez la plupart de nos espèces. Il n'y a pas de corrélation significative entre l'indice d'abondance globale de l'ensemble des espèces et leur amplitude d'habitat ( $r_s = 0,215$ ,  $P > 0,10$ ), c'est-à-dire qu'on trouve des spécialistes et des généralistes aussi bien parmi les espèces communes que rares. Ainsi les 6 espèces les plus abondantes ont une amplitude de  $3,9 \pm 0,9$  contre

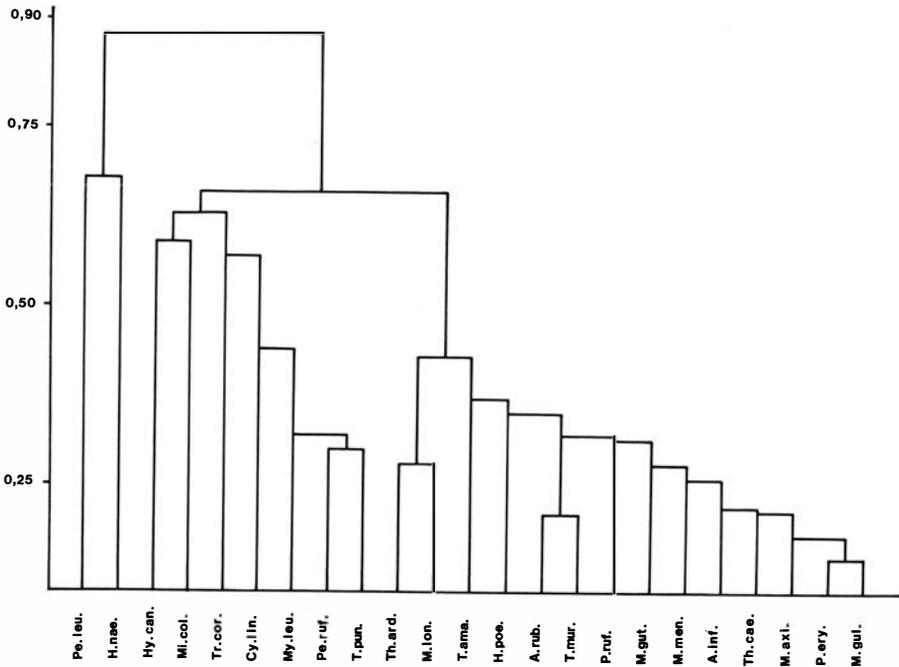


Figure 6. — Classification hiérarchique des espèces les plus fréquentes d'après les distances euclidiennes entre les moyennes des variables de l'habitat : A = *Automolus (infuscatus, rubiginosus)*, *Cymbilaimus lineatus* ; H = *Hylophylax (poecilnota, naevia)*, *Hypocnemis cantator*, *Microbates collaris*, *Myrmoborus leucophrys* ; M = *Myrmotherula (axillaris, guttata, gutturalis, longipennis, menetriesii)* ; P = *Phylidor (erythrocerus, ruficaudatus)* ; Pe = *Percnostola (leucostigma, rufifrons)* ; T = *Thamnophilus (amazonicus, murinus, punctatus)* ; Th = *Thamnomanes (ardesiacus, caesioides)*, *Thryothorus coraya*. Sur cette figure les noms d'espèces sont représentés par la ou les 2 premières lettres du nom de genre, et les 3 premières lettres du nom d'espèce.

$3,5 \pm 1,5$  chez les six plus rares ( $P > 0,10$ ). Les trois espèces dont la gamme d'habitat est la plus large ( $AH = 7,42$  à  $8,01$  : *Automolus rubiginosus*, *Cymbilaimus lineatus* et *Hylophylax naevia*) sont des espèces répandues mais peu abondantes. En revanche, les trois espèces les plus étroitement spécialisées ( $AH = 1,37$  à  $1,99$  : *Cychlaris*, *Microbates* et *Hypocnemoides*) sont rares à cause de leur habitat très localisé, mais elles sont très fréquentes dans cet habitat. Cependant, chez les six espèces dominantes, l'amplitude d'habitat tend à augmenter d'une station à l'autre avec l'abondance de l'espèce ( $r_s = 0,695$  à  $0,804$ ), la corrélation étant néanmoins tout juste significative (autour de  $P = 0,05$ ). Ceci peut être dû à l'occupation de milieux de plus en plus marginaux quand la population croît (O'Connor et Fuller, 1985), et aussi à la réduction de la compétition interspécifique par diminution de certains compétiteurs potentiels ou par restriction de l'habitat de ces derniers.

Certaines espèces en effet n'occupent pas exactement la même gamme de milieux d'une localité forestière à l'autre. Pour tester cette hypothèse, une analyse discriminante des habitats de chaque espèce a été réalisée entre les deux

stations où les milieux sont les plus similaires (Inini bas et Koulé-Koulé). Cinq espèces montrent ainsi des divergences d'habitat très significatives ( $P = 0,0002$  à  $0,0031$ , coefficients de corrélation canonique  $0,597$  à  $0,731$ ) : *Phylidor erythrocerus*, *Thamnomanes caesius*, *T. ardesiacus*, *Myrmotherula longipennis* et *Hypocnemis cantator*. Cependant, d'autres espèces, qui n'étaient pas suffisamment représentées dans ces deux stations, ont à l'évidence une gamme d'habitats sensiblement différente entre certaines stations au moins (confirmé par une série de tests de Kolmogorov-Smirnov sur la distribution des valeurs moyennes des 6 paramètres de structure dans quatre localités prises deux à deux,  $P < 0,05$ ) : *Cymbilaimus lineatus*, *Thamnophilus amazonicus*, *Percnostola leucostigma*, *Hylophylax naevia* et *Microbates collaris*. Une telle potentialité permet sans doute de s'adapter à différentes pressions de compétition interspécifique.

TABLEAU VII

Matrices de similitude de l'habitat (*S*, cf. texte) de : A - 8 espèces de chablis larges en forêt basse, B - 5 espèces liées aux ouvertures moyennes en forêt haute (chablis étroits ou âgés) et C - 14 espèces de haute futaie régulière (cf. texte).

A	<i>Cymbilaimus</i>	<i>T. punctatus</i>	<i>C. tyrannina</i>	<i>C. nigrescens</i>	<i>P. rufifrons</i>	<i>Myrmoborus</i>	<i>T. coraya</i>
<i>T. punctatus</i>	.953						
<i>C. tyrannina</i>	.928	.953					
<i>C. nigrescens</i>	.929	.947	.947				
<i>P. rufifrons</i>	.925	.971	.965	.963			
<i>Myrmoborus</i>	.932	.945	.950	.935	.954		
<i>T. coraya</i>	.868	.910	.916	.914	.921	.933	
<i>Ramphocaenus</i>	.917	.918	.958	.944	.942	.924	.888

B	<i>A. rubiginosus</i>	<i>T. amazonicus</i>	<i>H. sticturus</i>	<i>Hypocnemis</i>
<i>T. amazonicus</i>	.946			
<i>H. sticturus</i>	.933	.953		
<i>Hypocnemis</i>	.939	.924	.905	
<i>Microbates</i>	.920	.929	.904	.937

TABLEAU VII (suite)

C	P. erythrocerus	P. ruficaudatus	P. pyrrhodes	A. infuscatus	A. ochrolaemus	T. murinus	T. caesius	T. ardesiacus	M. guttata	M. gutturalis	M. axillaris	M. longipennis	M. menetriesii
P. ruficaudatus	.950												
P. pyrrhodes	.944	.917											
A. infuscatus	.967	.941	.961										
A. ochrolaemus	.908	.959	.874	.894									
T. murinus	.967	.941	.941	.910	.912								
T. caesius	.981	.937	.959	.972	.895	.953							
T. ardesiacus	.956	.972	.916	.945	.953	.940	.943						
M. guttata	.961	.955	.944	.953	.914	.953	.966	.962					
M. gutturalis	.983	.963	.936	.960	.921	.951	.974	.969	.974				
M. axillaris	.987	.956	.944	.962	.914	.962	.978	.962	.985	.983			
M. longipennis	.926	.958	.890	.917	.973	.915	.941	.971	.932	.938	.947		
M. menetriesii	.964	.972	.926	.955	.944	.946	.950	.981	.970	.976	.971	.963	
H. poecilonota	.971	.955	.935	.954	.928	.975	.961	.957	.966	.968	.975	.940	.965

TABLEAU VIII

*Chevauchement de l'habitat entre les couples d'espèces qui montrent la plus grande similitude (tab. 7, > .975).*

Où  $J = 1 - 0,5 \sum (p_{ih} - p_{jh})$  où  $p_i$  et  $p_j$  représentent les fréquences d'utilisation de chaque habitat par les espèces  $i$  et  $j$ .

$AH_{11}$  = amplitude d'habitat.

$AH_{11}$	Espèces	P. erythrocerus	T. caesius	T. ardesiacus	M. guttata	M. gutturalis	M. axillaris
4,417	T. caesius	.850					
3,534	T. ardesiacus	.755	.810				
4,496	M. guttata	.810	.820	.750			
3,634	M. gutturalis	.810	.840	.860	.760		
5,181	M. axillaris	.750	.760	.815	.670	.730	
3,413	M. menetriesii	.760	.830	.890	.740	.930	.730

TABLEAU IX  
*Analyse discriminante des variables de structure du milieu  
sur l'ensemble des relevés.*

Variables entrées		R partiel	F	P <
Nombre	Nom			
1	Hauteur maximum des arbres (V)	0,3451	13,509	0,0001
2	Degré d'humidité (H)	0,2032	6,525	0,0001
3	Densité de la strate basse ( $\alpha$ )	0,1323	3,894	0,0001
4	Densité de la strate moyenne ( $\beta$ )	0,1013	2,875	0,0001

Un autre mode de ségrégation est la hauteur de la strate fréquentée. Comme on pouvait s'y attendre, la plupart des espèces ont des hauteurs moyennes de chasse nettement séparées (Fig. 7), malgré de larges chevauchements, ne serait-ce que sur l'écart-type des distributions observées. Si on considère les hauteurs extrêmes atteintes par chaque espèce, on constate que celles des chablis ont une extension moyenne ( $6,1 \pm 5,1$  m, N = 10) très significativement (tests t, P < 0,01) inférieure à celle des espèces du groupe B ( $11,0 \pm 9,8$  m, N = 5, *Microbates* exclu) et encore plus à celle des espèces de futaie continue ( $18,1 \pm 6,9$  m, N = 12, en excluant les espèces se nourrissant partiellement sur la litière). En effet, beaucoup d'habitants des strates moyennes, partenaires réguliers des groupes plurispécifiques, peuvent descendre jusqu'à 1-2 m, mais aussi monter jusque dans la canopée, alors que les espèces de chablis restent attachées aux fourrés ou taillis bas et denses. La plupart des espèces qui occupent des types de forêt très proches, et qui ont donc un indice de chevauchement élevé ou qui sont regroupées sur le dendrogramme de la figure 6, fréquentent en fait des strates nettement distinctes, susceptibles de les séparer efficacement.

#### 4. Associations interspécifiques

Une caractéristique du peuplement est l'association systématique de certaines espèces en rondes ou groupes plurispécifiques qui se déplacent constamment : 22 % des relevés concernent de tels groupes et 53 % de tous les individus notés leur appartenaient. Ces rondes sont principalement formées par 12 des 43 espèces de la guildes : les 3 *Philydor*, *Automolus infuscatus*, *A. ochrolaemus*, les 2 *Thamnomanes* et 5 *Myrmotherula* (*gutturalis*, *axillaris*, *longipennis*, *behni*, *menetriesii*). 94 % de l'effectif total de ces espèces faisait partie de ces rondes. Ces groupements plurispécifiques rassemblent d'autres espèces régulières non incluses dans la guildes étudiée (Thiollay, 1986) et de nombreuses espèces occasionnelles dont la plupart de celles de notre guildes. Il ne s'agit là que des rondes d'insectivores de la strate moyenne du sous-bois. Deux autres types de groupements peuvent intervenir dans nos relevés ceux accompagnant les

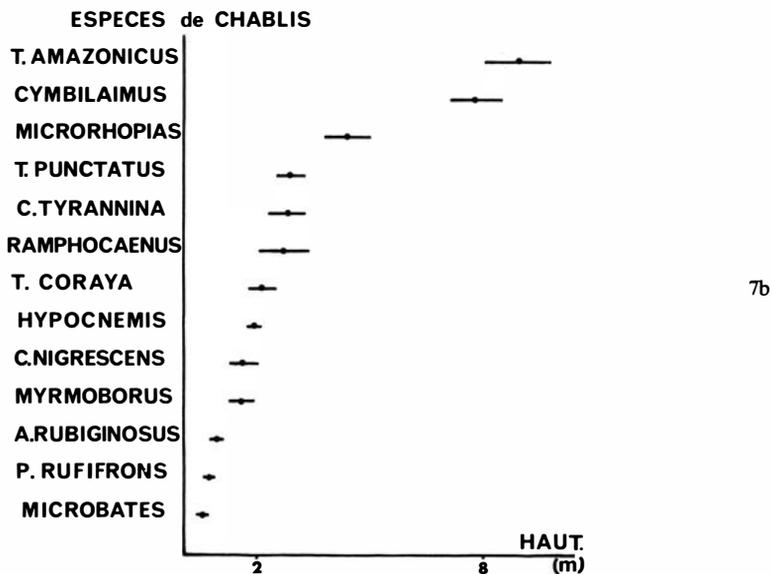
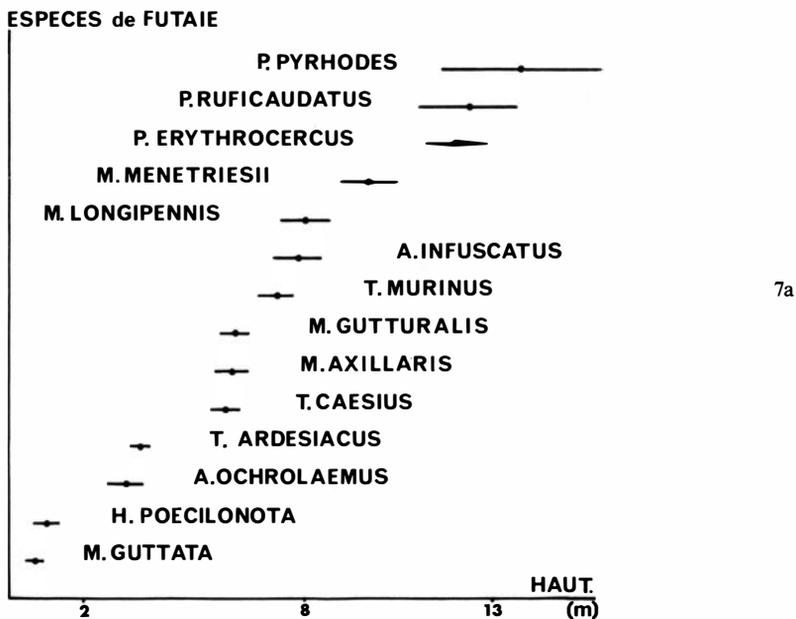


Figure 7. — Distribution verticale des principales espèces en chasse (moyennes des hauteurs observées en mètres  $\pm$  SE. Extrêmes de 0 à 30 m).

colonnes de fourmis, composés d'espèces caractéristiques (*Pithys*, *Gymnopithys*, etc...), et parfois en ce qui nous concerne de *Perconostola* ou *Hylophylax* ; ceux aussi qui se tiennent dans la canopée (cf. Munn, 1985), composés surtout de *Polioptila*, *Viréonidés*, *Coerebidés*, *Thraupidés*, etc... auxquels se joignent occasionnellement nos *Philydor* et *Myrmotherula*. Alors que les relevés incluant des rondes contiennent 2 à 9 espèces de la guilde ( $X = 4,50 \pm 1,85$ ), les autres en ont 1 à 4 ( $X = 1,47 \pm 2,15$ ) seulement ce qui montre à quel point, en dehors des cas d'association active, deux espèces ou plus de la même guilde cohabitent rarement.

Les espèces congénériques, ou dont l'habitat est proche, tendent à s'éviter ou à s'exclure (comportements agressifs observés), ou bien à choisir un type de végétation particulier. Ainsi la fréquence simultanée de deux espèces congénériques peut être inférieure à 1 % des relevés où l'une d'elle est notée (*Cercomacra*, *Perconostola*, *Hylophylax*). Sur 100 relevés où apparaissent les 4 espèces propres à la strate basse (0-1,5 m) et peu dense des sous-bois humides des hautes futaies primaires, *Myrmotherula guttata* est seule dans 23 relevés et coexiste une fois seulement avec chacune des trois autres (*Hylophylax peocilonota*, *H. naevia* et *Automolus rubiginosus*) qui ne se rencontrent jamais dans les 77 relevés où elles figurent. Les 14 espèces de chablis apparaissent dans 192 relevés. Une seule d'entre elles est présente dans 84,4 % des cas, 2 sont présentes simultanément dans 12,5 % des cas, 3 dans 2,6 % des relevés et 4 dans 0,5 % (jamais plus).

Au sein des rondes, les fréquences observées de deux espèces congénériques sur un même relevé (Tableau X) sont semblables aux fréquences théoriques attendues d'une répartition au hasard (produit des fréquences d'apparition de chaque espèce). Le test sur les coefficients d'association suggère même

TABLEAU X

*Présence dans 570 relevés ponctuels des espèces les plus caractéristiques des groupements plurispécifiques.*  
*Fréquence totale d'apparition de chaque espèce,*  
*puis des deux espèces simultanément, sur 100 relevés.*

V = coefficient d'association d'après un tableau de contingence et le test de  $\chi^2$  correspondant  
r = coefficient de corrélation entre les abondances respectives des deux espèces en cas de présence simultanée (trop peu de cas chez *Automolus*)  
Signification statistique : \* =  $P < 0,05$  - \*\* =  $P < 0,01$  - NS = non significatif P = *Philydor* - A = *Automolus* - T = *Thamnomanes* - M = *Myrmotherula*.

	Présence/100 relevés		v	$\chi^2$	r
	totale	conjointe			
P. erythrocerus - P. ruficaudatus	8,4- 4,0	0,3	0,26	38,19 **	- 0,081 NS
A. infuscatus - A. ochrolaemus	5,1- 1,6	0,1	0,10	5,56 *	
T. caesius - T. ardesiacus	14,6-13,7	2,0	0,17	16,23 **	- 0,577 **
M. axillaris - M. longipennis	8,9- 9,5	0,8	0,36	74,01 **	- 0,299 NS
M. axillaris - M. menetriesii	8,9-11,6	1,0	0,36	72,71 **	+ 0,039 NS
M. longipennis - M. menetriesii	9,5-11,6	1,1	0,56	176,81 **	- 0,005 NS

un rapprochement actif de ces espèces choisies aussi proches que possible. La variation des effectifs de ces deux espèces quand elles sont en présence est faible puisqu'elles sont généralement représentées par un seul couple ou famille. Aussi la corrélation généralement négative ( $r = -0,128$  à  $-0,301$ ) entre les effectifs de *Philydor*, *Thamnomanes* ou *Myrmotherula* en sympatrie, bien qu'indiquant une possible compétition, n'est cependant pas significative.

Un test plus général pour détecter le degré d'association ou d'exclusion entre espèces est l'utilisation du rapport  $V$  de la variance du nombre total d'espèces dans les relevés sur la somme des variances des différentes espèces (Schluter, 1984). Soit  $n$  espèces ( $i$ ) en  $N$  relevés ( $j$ ),  $p_i = n_i/N$ ,  $T$  le nombre

d'espèces par échantillon et  $t$  sa moyenne :  $V = S_T^2 / \sum \sigma_i^2$ , ou en présence/absence :  $\sigma_i^2 = p_i(1 - p_i)$  et  $S_T^2 = (1/N) \sum_j (T_j - t)^2$ . La valeur

attendue de cet indice  $V$  selon l'hypothèse nulle (pas de covariance des espèces entre les relevés) est de 1. Une valeur obtenue supérieure ou inférieure à 1 indique que les espèces impliquées covarient positivement ou négativement. La valeur critique de cet indice dans la table de  $\chi^2$  est donnée par  $W = VN$  avec  $N$  degrés de liberté. Le test a été effectué pour les 4 stations de 1985. Sur les 95 relevés où figuraient une ronde comportant 2 à plusieurs des 12 espèces caractéristiques de ces groupements :  $V = 1,15$ ,  $\chi_{95}^2 = 109,25$ ,  $P > 0,05$ . Sur les 344 autres relevés, groupant les 43 espèces de la guildes (y compris les 12 espèces ci-dessus hors de rondes),  $V = 0,58$ ,  $\chi_{344}^2 = 499,52$ ,  $P < 0,01$ . D'où une tendance nette de la plupart des espèces à covarier négativement, sauf dans le cas des associations au sein des rondes.

Pour séparer l'influence de la compétition interspécifique de celle de l'habitat dans les cas de cohabitation entre espèces, il est nécessaire d'estimer les effets indépendants de la présence des autres espèces et de la structure du milieu sur l'abondance de chaque espèce. J'ai d'abord choisi les 11 espèces qui, au moins deux à deux, se rencontrent le plus souvent sur un même relevé (dont 9 au sein des rondes) et sont aussi les plus abondantes. J'ai ensuite effectué 2 régressions progressives où la variable dépendante était l'effectif de l'espèce dans le relevé et les variables indépendantes les 6 variables du milieu (mesurées lors des relevés), ainsi que l'abondance des autres espèces du groupe des 11 comme variable spécifique.

La première analyse extrait les variables spécifiques d'abord, puis celles du milieu, la seconde analyse faisant l'opération inverse. Les deux résultats sont comparés par un coefficient de corrélation partielle calculé pour chaque série de données et qui exprime le pourcentage de variation chez l'espèce dépendante ( $R_{HS}^2$ ) qui est attribuable aux variables de l'habitat ( $R_{H,S}^2$ ) et à l'abondance des autres espèces ( $R_{S,H}^2$ ) respectivement (Cohen et Cohen, 1975). Dans tous les cas, les variables descriptives du milieu avaient une influence plus importante (27 à 51 %) que les variables spécifiques, bien que les deux types de variables contribuaient de façon importante (34 à 69 %) au degré de variation expliqué par la régression. Le rapport supérieur à 1 de la différence entre les coefficients de corrélation sur le pourcentage total de variation expliqué montre que les variables de l'habitat ont un effet plus important que les variables spécifiques (contribuent plus fortement à la réduction de variance). Il reste néanmoins que la présence d'autres espèces, non prises en compte ici, ou de variables de milieu non mesurées, peuvent aussi jouer un rôle.

## 5. Origine géographique

Il existe (au moins en Amérique du Nord) une relation positive entre l'étendue de l'aire de distribution d'une espèce et son abondance moyenne (Bock et Ricklefs, 1983 ; Brown, 1983), les espèces à large répartition tendant à avoir une grande amplitude d'habitat et une meilleure aptitude compétitrice (Bock, 1984). Pour tester cette hypothèse, j'ai donc attribué à chaque espèce de la guilda un rang d'abondance de 1 à 4 en fonction de sa fréquence dans ses deux milieux optimaux (et non sur l'ensemble des relevés). Puis d'après les distributions données par Meyer de Schauensee (1966), l'étendue de la distribution de chacune a été codée de 1 à 4 dans chaque direction selon sa limite nord (Sud Venezuela, Nord Venezuela, Panama, Amérique Centrale), ouest (Guyana, Venezuela, Est Andes, Ouest Andes), sud (Amazone, Centre Pérou, Nord Bolivie, Nord Argentine) et est (Amapa, Para, Maranhao, Pernambuco). La somme donne un indice d'extension géographique de 1 à 16. La corrélation est très significativement positive (Fig. 8). Dans leur habitat caractéristique, ces insectivores tendent donc à être d'autant plus abondants qu'ils ont une plus vaste distribution.

Il est admis qu'une bonne partie de la spéciation en Amérique du Sud s'est opérée dans les refuges forestiers subsistant au cours des périodes sèches du Pléistocène (Haffer, 1974 ; Whitmore et Prance, 1984). Le bouclier guyanais où se trouve notre zone d'étude est unanimement reconnu comme l'un de ces centres de spéciation ou aires d'endémisme (Cracraft, 1985 ; Haffer, 1980). On pourrait penser qu'une espèce ayant évolué dans ce refuge a des chances d'y être mieux installée qu'une espèce arrivée plus tard par dispersion à partir d'un autre refuge éloigné, donc d'y mieux résister à la compétition de cette dernière et ainsi d'être plus abondante. Haffer (1974) et Cracraft (1985) dressent une liste de 44 espèces d'oiseaux endémiques ou originaires du Centre guyanais : 40,9 % d'entre elles peuvent être considérées en Guyane comme plus ou moins abondantes, ou du moins régulières, dans leur milieu optimal, et 59,1 % comme rares ou localisées (d'après Thiollay, 1986). Parmi les quatre espèces de notre guilda figurant sur cette liste, 2 appartiennent à la première catégorie

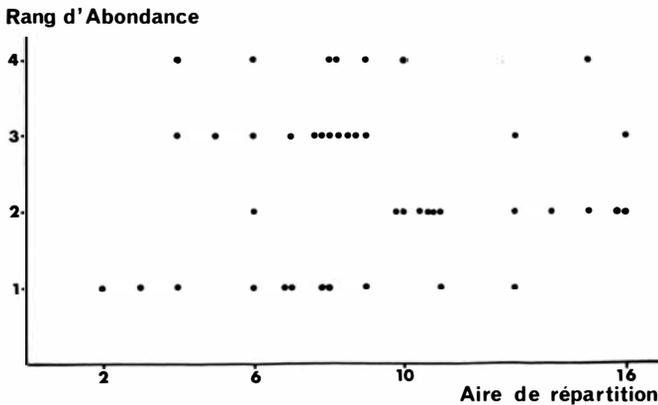


Figure 8. — Corrélation entre l'abondance d'une espèce et l'étendue de sa distribution géographique (cf. texte).  $r_s = 0,820$  ( $t = 6,403$ ,  $df = 41$ ,  $P < 0,001$ ).

(*Myrmotherula guttata* et *M. gutturalis*) et 2 à la seconde (*Frederickena viridis* et *Sakesphorus melanothorax*). Si on classe de même les 318 autres espèces de nos stations forestières, on y trouve 49,4 % d'espèces abondantes ou régulières contre 50,6 % d'espèces plus ou moins rares.

Les espèces originaires du refuge guyanais n'ont donc pas une tendance significative ( $P > 0,05$ ) à être plus souvent abondantes que celles ayant évolué ailleurs. Il est vrai que, par définition, la plupart des endémiques guyanais ont une distribution géographique restreinte. On en revient donc à la corrélation précédente entre abondance et large répartition.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La guilda finalement retenue, aussi homogène que possible d'un point de vue écologique et morphologique, comprend 43 espèces appartenant à 6 familles qui sont cependant susceptibles d'interférer à divers degrés avec 252 autres insectivores identifiés jusqu'ici (parmi un peuplement total de plus de 420 espèces forestières). Ces autres espèces, arbitrairement exclues en raison de leur taille, de leur comportement de chasse, de la strate exploitée ou de leur régime, ont néanmoins des niches chevauchant souvent celles de certains des taxons de la guilda retenue. C'est donc par simplification que cette guilda restreinte a été étudiée comme une entité. Sur les trois premières stations inventoriées, elle représentait 330 à 440 individus/km<sup>2</sup> et 27 à 29 % du peuplement avien (Thiollay, 1986). Sur l'ensemble de la communauté d'oiseaux, la distribution des abondances spécifiques tendait à suivre une distribution lognormale canonique, alors que dans ce petit groupe d'espèces apparentées, où des ressources plus limitées sont utilisées de façon plus égale, la distribution des abondances tend plutôt vers le type « bâton brisé ».

La structure du peuplement, classique en forêt tropicale, avec peu d'espèces abondantes et une majorité d'espèces rares, se retrouve au niveau de cette guilda particulière mais atténuée par le fait que les espèces, écologiquement très proches, ont une abondance surtout régie par la disponibilité de leurs microhabitats préférés. Or cette structure semble se modifier sous l'influence de la pression de chasse dans un sens analogue à celui observé lors d'une exploitation ou d'une secondarisation de la forêt (Thiollay, 1985b) : augmentation des espèces dominantes et raréfaction des espèces rares, conduisant à une diminution de la richesse, de la diversité et de l'équitabilité du peuplement. Il est certes difficile de comparer deux stations nécessairement différentes, mais les relevés ont été, dans le cas présent, effectués selon la même méthode, par le même observateur, à la même saison, et la même année dans des forêts strictement « primaires » aussi semblables que possible, et dans la même zone climatique. Un résultat identique avait déjà été obtenu pour les rapaces diurnes et le peuplement avien complet (Thiollay, 1985a et 1986).

Il est remarquable que la seule réduction de l'abondance des gros mammifères et oiseaux frugivores, sans autre perturbation visible, puisse avoir une répercussion sur des espèces sans rapport direct avec le gibier. Ce phénomène traduirait l'existence d'un réseau complexe d'interactions entre les différents niveaux trophiques et la possibilité d'une réaction en chaîne en cas de diminution d'une composante quelconque de la biocénose forestière.

Depuis l'utilisation de la « Foliage Height Diversity » par MacArthur et MacArthur (1961), de nombreuses études ont tenté de relier la diversité du peuplement d'oiseaux ou de guildes particulières à la structure verticale de la végétation (Anderson et Shugart, 1974 ; Cody, 1985 ; Erdelen, 1984 ; Karr et Roth, 1971 ; Pearson, 1975 ; Wiens, 1973). Puis la diversité horizontale de la végétation (« patchiness ») a été reconnue comme un prédicteur de la structure des communautés aviennes (Abbott, 1978 ; Roth, 1976 ; Wiens, 1974 ; Willson, 1974). Enfin l'importance de la composition floristique est maintenant soulignée dans de nombreux cas (Pearson et Pearson-Ralph, 1978 ; Rotenberry, 1985, et références in Rice *et al.*, 1984). Notre méthode d'étude prend en compte l'hétérogénéité verticale et horizontale de la végétation mais non sa diversité floristique trop difficile à mesurer. Cependant les observations de terrain ne laissent pas pressentir que certains de nos insectivores puissent être liés à des espèces végétales particulières autrement que par la localisation ou l'architecture propre de ces dernières.

Chaque espèce a ici un habitat particulier, défini par une combinaison propre des valeurs moyennes de 6 paramètres structuraux. Les chevauchements interspécifiques sont nombreux et élevés mais excèdent rarement 75 %. La prise en compte des strates fréquentées — également distinctes bien que chevauchantes — accroît la ségrégation interspécifique. Cette guilda spécialisée occupe la totalité des milieux et strates disponibles, espace limité subdivisé entre les espèces de façon fine et régulière, malgré des recouvrements importants. Cette dispersion maximale des niches sur l'axe des ressources (milieux) pourrait être interprétée comme un effet de la compétition interspécifique qui réduirait la similitude possible des niches d'espèces coexistantes (MacArthur et Levins, 1967).

Ces niches, définies ici par la seule amplitude de l'habitat, sont relativement étroites, aussi bien chez les espèces communes que rares, ce qui laisse penser qu'elles sont limitées par la compétition qui résulte de l'amalgame de nombreuses espèces et empêche probablement que les chevauchements ne soient plus élevés (Pianka, 1974 ; Rusterholz, 1981). Certaines espèces qui ont une niche largement chevauchante et qui cohabitent exceptionnellement pourraient s'exclure et se remplacer l'une l'autre.

La dispersion de nos mesures traduit en fait des variations de micro-habitats selon l'heure, les conditions météorologiques, la saison, l'année ou la station qui sont frappantes en forêt tropicale (déjà signalées par Karr et Free-mark, 1985 ; Karr *et al.*, 1983). Elles traduisent des mouvements au sein d'une mosaïque de micro-habitats nécessaire à la survie des espèces toute l'année. Cette variété de situations et d'adaptations changeantes contribue aussi à expliquer la coexistence de si nombreuses espèces en un assemblage dynamique, non équilibré. Le maintien d'une grande diversité spécifique exigerait donc celui d'une mosaïque de micro-habitats (Lloyd et White, 1980) dont la complexité maximale est atteinte en forêt tropicale primaire.

Cependant la sélection étroite de l'habitat par une espèce, et la relation entre sa présence et certains paramètres de la végétation, sont aujourd'hui très discutées (cf. Cody, Morse, Sherry et Holmes ou Wiens in Cody, 1985). D'autres facteurs influencent largement la distribution d'une espèce. Outre les variations horaires ou saisonnières, la pression de chasse, la proximité d'un site de nid et surtout les risques de prédation ou la compétition interspécifique, peuvent limiter ou déplacer la niche d'une espèce.

La crainte des prédateurs semble être un facteur important, qui fera l'objet d'une étude ultérieure. L'association active et constante en rondes plurispécifiques des espèces écologiquement les plus proches, donc potentiellement compétitrices, montre que le coût d'une possible compétition interspécifique est inférieur au bénéfice retiré d'un tel groupement dont la valeur antiprédatrice est maintenant établie (Munn, 1985 ; Powell, 1985 ; Thiollay, 1985c). Le prélèvement des prédateurs ajoute à l'hétérogénéité du milieu et à la fréquence des perturbations (chablis) pour réduire la dominance de certaines espèces et favoriser la cohabitation de nombreuses espèces à densité faible (Abugov, 1982 ; Connell, 1978 ; Denslow, 1985 ; Huston, 1979 ; Hutchinson, 1951).

La compétition interspécifique, dont la réalité et l'importance sont de plus en plus discutées, surtout quand beaucoup d'espèces sont rares, est difficile à prouver, notamment celle par exploitation de ressources communes limitées. Des exemples d'interférence (comportements agressifs ou d'intimidation) ont été observés et supportent l'idée d'exclusions interspécifiques dans certains cas. La rareté des cas de coexistence d'espèces proches, hormis les rondes, en est une indication, mais la fréquence des relevés où ne figure qu'une seule espèce (81 % hors des rondes) empêche les calculs de covariance entre présences de compétiteurs potentiels.

La variabilité d'abondance interstationnelle, d'autant plus marquée qu'une espèce est plus rare et dans un milieu suboptimal, pourrait indiquer que sa sensibilité à la compétition interspécifique est inversement proportionnelle à son niveau de dominance. La pression des compétiteurs peut aussi expliquer les déplacements d'habitats entre stations. Ainsi *Hypocnemis*, normalement limité aux chablis anciens, est répandu à Saül dans la grande futaie primaire où les *Hylophylax* sont plus rares qu'ailleurs. De même, *H. naevia* est remplacé par *H. punctulata* dans les sous-bois humides des « flats » de la Koulé-Koulé.

Les causes de rareté varient d'une espèce à l'autre (Karr, 1977). L'occupation d'un habitat très localisé dont l'espèce s'écarte peu en est la plus évidente, expliquant 12 cas sur 24. Pour les autres, il faudrait mesurer le rôle des compétiteurs ou des prédateurs, celui du succès de chasse comme du taux de reproduction, pour expliquer le confinement à des milieux souvent variables et peut-être suboptimaux. Il est probable en effet que différents facteurs concourent à réduire la densité des espèces : compétition et prédation, mais aussi saisonnalité, abondance ou accessibilité des ressources, souvent très limitantes (Thiollay, en prép.). Cette réduction des densités spécifiques favorise la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces, ce qui accentue la compétition, la dépression des ressources et donc encore la tendance à une diminution des densités (Moulton et Pimm, 1986). Ce seraient donc paradoxalement des facteurs limitants qui favoriseraient, en un cycle se refermant sur lui-même, une richesse spécifique toujours plus grande.

C'est pourquoi cette accumulation d'espèces s'accompagne assez peu d'une hyperspécialisation des niches, mais plus souvent d'un semi-généralisme et d'un large chevauchement, qui laisse toutefois une marge d'individualité à chaque espèce. On retrouve ici l'importance des perturbations aléatoires (chablis, inondations) qui structurent les peuplements d'arbres tropicaux et tendent à favoriser la coévolution de généralistes plutôt que de spécialistes (Hartshorn, 1978 ; Hubbell et Foster, 1986). La diversification des habitats, accrue par ces perturbations, favorise certes la multiplication des espèces (Remsen, 1985) mais n'en serait pas la cause première.

## SUMMARY

The structure and distribution of a guild of 43 species of small foliage gleaners in the lower strata have been compared between 7 localities of primary rain forest in French Guiana, using a sample plot census method. This is the second step (see Thiollay, 1986) in a longterm study of the the determinants of the maintenance of bird species diversity in a neotropical rain forest.

This subset (10 %) of a larger bird community has a structure similar (although more even) to that of the whole avian population, with a majority of relatively rare and patchily distributed species. The human hunting pressure, in otherwise undisturbed primary forest, tends to increase the abundance of dominant species, while some rare species decrease and eventually disappear. A similar pattern of indirect effects of hunting pressure (reduction of species richness, diversity, and evenness, increase of dominance index) had already been found amongst other non game species. In submontane forest (500-850 m), the species richness decreases, but not the other parameters of the guild structure.

The frequency of most species varies among localities, independently of the proportion of the different habitats available. The rarer the species the more uneven its distribution ; within particular habitats, a species abundance is more variable in marginal than in optimal habitats, as if it was more sensitive to interspecific competition in low density or suboptimal situations.

Only habitat parameters have been measured. Along this axis, most species' niches appear relatively narrow, densely packed, overdispersed over the full range of available habitats, and often widely overlapping, while retaining pronounced specific differences. Likewise, foraging heights are finely subdivided between species, but less so within multispecies flocks, where antipredator advantages far exceed the risks of competition. However, microhabitat selection may change according to the time of the day, seasons and localities, probably under the influence of prey availability, interspecific competition and pressure of predators.

Among several ecological correlates of rarity, the specialization in a very localized habitat accounts for the low overall density and the very patchy distribution of half the rare species. There is no significant correlation between niche width and abundance, but the commonest species tend to have the widest geographical distribution. Species originating from the Guianan Pleistocene refuge show no tendency to be more abundant in Guiana than those that originated in more distant refuges. The low rate of cooccurrence of congeneric, or ecologically similar species (outside multispecies flocks), and a negative correlation (although non significant) between the abundance of species members of such pairs of co-occurring species, as well as their sharp niche segregation, all indicate a limited niche similarity, and competitive exclusion. This points out the probable importance of interspecific competition in this « oversaturated » community. The low density of most species, probably originating from limiting environmental factors (including food availability), favors a higher species packing, which in turn reduces the specific densities through increased competition.

## REMERCIEMENTS

La poursuite de ce travail a été permise grâce à un contrat du Ministère de l'Environnement (SRETIE), à l'aide logistique du Commandement Militaire en Guyane (Mission de la Koulé-Koulé)

et du Centre ORSTOM (Saint-Elie, Inini), mais aussi à la collaboration d'ornithologues (J.L. Dujardin, O. Tostain) et de botanistes (Ch. Feuillet, J.J. de Granville) expérimentés. J. Clibert a réalisé les analyses statistiques multivariées. Que tous reçoivent l'expression de ma profonde gratitude.

## RÉFÉRENCES

- ABBOTT, I. (1978). — Factors determining the number of land birds on islands around Southwest Australia. *Oecologia*, 33 : 221-233.
- ABUGOV, R. (1982). — Species diversity and the phasing of disturbance. *Ecology*, 63 : 289-293.
- ANDERSON, Sh. et SHUGARD, H.H. (1974). — Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee deciduous forest. *Ecology*, 55 : 828-837.
- BOCK, C.E. (1984). — Geographical correlates of abundance vs. rarity in some North American winter land birds. *Auk*, 101 : 266-273.
- BOCK, C.E. et RICKLEFS, R.E. (1983). — Range size and local abundance of some North American song birds : a positive correlation. *Am. Nat.*, 122 : 295-299.
- BROKAW, N.V. (1985). — Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. pp. 53-71 in *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. S.T. Pickett and P.S. White, eds., Academic Press, Londres.
- BROWN, J.H. (1983). — On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 124 : 255-279.
- CODY M.L. éd. (1985). — *Habitat selection in birds*. Academic Press, Londres.
- COHEN, J. et COHEN, P. (1975). — *Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences*. Halsted, New-York.
- CONNELL, J.H. (1968). — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- CRACRAFT, J. (1985). — Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna : areas of endemism ; pp. 49-84 in *Neotropical Ornithology*, P.A. Buckley et al. eds., *AOU Monogr.*, 36.
- DENSLow, D.S. (1985). — Disturbance-mediated coexistence of species ; pp. 307-324 in *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, S.T. Pickett et P.S. White eds., Academic Press, Londres.
- EMLen, J.M. (1973). — *Ecology : an evolutionary approach*. Addison-Wesley, Reading, Ma.
- ERDELEN, M. (1984). — Bird communities and vegetation structure : I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia*, 61 : 277-284.
- FARINA, A. (1985). — Quantitative methods of habitat description in ornithological studies : a review ; pp. 45-66 in *Bird census and atlas studies*, K. Taylor et al. eds., BTO Publication, Tring.
- GRANVILLE, J.J. de et CREMERS, G. (1985). — *Rapport de mission sur les montagnes Bellevue de l'Inini (Guyane Française)*. Centre ORSTOM, Cayenne, 29 p.
- HAFFER, J. (1974). — Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Orn. Club*, 14.
- HAFFER, J. (1980). — Avian speciation patterns in Upper Amazonia. *Acta XVII Cong. Int. Orn.*, 1251-1255.
- HARTSHORN, G.S. (1978). — Treefalls and tropical forest dynamics ; pp. 617-638 in *Tropical trees as living systems*, P.B. Tomlinson et M.H. Zimmermann eds., Cambridge University Press, Cambridge.
- HARTSHORN, G.S. (1980). — Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12 (Suppl.) 23-31.
- HLADIK, A. (1986). — Données comparatives sur la richesse spécifique et les structures des peuplements des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique. *Mémoires MNHN*, Paris, Série A. *Zool.*, 132 : 9-17.
- HUBBELL, S.P. et FOSTER, R.B. (1986). — Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities ; pp. 314-329 in *Community Ecology*, J. Diamond and T. Case eds., Harper & Row, Cambridge.
- HUSTON, M. (1979). — A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113 : 81-101.
- HUTCHINSON, G.E. (1951). — Copepodology for the ornithologist. *Ecology*, 32 : 571-577.
- KARR, J.R. (1977). — Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. *Auk*, 94 : 240-247.
- KARR, J.R. et FREEMARK, K.E. (1985). — Disturbance and vertebrates : an integrative perspective ; pp. 153-168 in *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, S.T. Pickett et P.S. White eds., Academic Press, Londres.

- KARR, J.R. et ROTH, R.R. (1971). — Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Am. Nat.*, 105 : 423-435.
- KARR, J.R., SCHEMSKE, D.N. et BROKAW, N.V. (1983). — Temporal variation in the understory bird community of a tropical forest ; pp. 441-453 in *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and longterm changes*, E.G. Leigh, A.S. Rand et D.M. Winsor eds., Smithsonian Institution, Washington.
- KREBS, Ch.J. (1972). — *Ecology*, Harper & Row, New-York.
- LLOYD, M. et WHITE, J. (1980). — On reconciling patchy microspatial distribution with competition models. *Am. Nat.*, 115 : 29-44.
- MACARTHUR, R.H. et LEVINS, R. (1967). — The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101 : 377-385.
- MEYER DE SCHAUSENSEE, R. (1966). — *The species of birds of South America with their distribution*. Livingston Publ. Co., Narbeth.
- MOULTON, M.P. et PIMM, S.L. (1986). — The extent of competition in shaping an introduced avifauna ; pp. 80-97 in *Community Ecology*, J. Diamond et T. Case eds., Harper & Row, Cambridge.
- MUNN, C.A. (1985). — Permanent canopy and understory flocks in Amazonia : species composition and population density ; pp. 683-712 in *Neotropical Ornithology*, P.A. Buckley et al. eds., *AOU Monogr.*, 36.
- O'CONNOR, R.J. et FULLER, R.J. (1985). — Bird population responses to habitat ; pp. 197-212 in *Bird census and atlas studies*, K. Taylor et al., eds., BTO Publication, Tring.
- PEARSON, D.L. (1975). — The relation of foliage complexity to ecological diversity of three amazonian bird communities. *Condor*, 77 : 453-466.
- PEARSON, O. et PEARSON-RALPH, C. (1978). — The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, 18, Lima.
- PIANKA, E.R. (1974). — Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 71 : 2141-2145.
- PIANKA, E.R. (1978). — *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New-York.
- POWELL, G.V. (1985). — Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics ; pp. 713-732 in *Neotropical Ornithology*, P.A. Buckley and al. eds., *AOU Monogr.*, 36.
- REMSEN, J.V. Jr (1985). — Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes ; pp. 733-756 in *Neotropical Ornithology*, P.A. Buckley et al. eds., *AOU Monogr.*, 36.
- RICE, J. ANDERSON, B.W. et OHMART, R.D. (1984). — Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization. *J. Wild. Mgmt*, 48 : 1045-1049.
- RIERA, B. (1986). A propos de chablis en forêt guyanaise, piste de Saint-Elie ; pp. 109-114 in *Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique*. *Mem. MNHN, A. Zool.*, 132 : 109-114.
- ROTEBERRY, J.T. (1985). — The role of habitat in avian community composition : physiognomy or floristics ? *Oecologia*, 67 : 213-217.
- ROTH, R.R. (1976). — Spatial heterogeneity and land bird species diversity. *Ecology*, 57 : 773-782.
- ROUGHGARDEN, J. et FELDMAN, M. (1975). — Species packing and predation pressure. *Ecology*, 56 : 489-492.
- RUSTERHOLZ, K.A. (1981). — Niche overlap among foliage-gleaning birds : support for Pianka's Niche overlap hypothesis. *Am. Nat.*, 117 : 395-399.
- SABATIER, D. (1985). — Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40 : 289-320.
- SCHLUTER, D. (1984). — A variance test for detecting species associations with some example applications. *Ecology*, 65 : 998-1005.
- SHERRY, T.W. et HOLMES, R.T. (1985). — Dispersion patterns and habitat responses of birds in northern hardwoods forests ; pp. 283-310 in *Habitat selection in birds*, M. L. Cody ed., Academic Press, Londres.
- SHMIDA, A. et WILSON, M.V. (1985). — Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12 : 1-20.
- SIEGEL, S. (1956). — *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. MacGraw Hill. Tokyo.
- SOKAL, R.R. et ROHLF, F.J. (1969). — *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- TERBORGH, J.W. (1985a). — The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *Am. Nat.*, 126 : 760-776.
- TERBORGH, J.W. (1985b). — Habitat selection in Amazonian birds ; pp. 311-340 in *Habitat selection in birds*, M.L. Cody ed., Academic Press, Londres.
- THIOLLAY, J.M. (1985a). — Raptor community structure of a primary rain forest in French

- Guiana. *Raptor Research*, 18 : 117-122.
- THIOLLAY, J.M. (1985b). — Composition of Falconiform communities along successional gradients from primary rain forest to secondary habitats ; pp. 181-190 in *Conservation studies on raptors*, I. Newton et R. Chancellor eds., ICBP Tech. Publication n° 5, Cambridge.
- THIOLLAY, J.M. (1985c). — Pressions de prédation comparées sur trois groupements d'oiseaux en forêt tropicale. *Gerfaut*, 74 : 209-225.
- THIOLLAY, J.M. (1986). — Structure comparée du peuplement avien dans trois sites de forêt primaire en Guyane. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 41 : 59-105.
- VANDERMEER, J. (1981). — *Elementary mathematical ecology*. Wiley, New-York.
- VERNER, J. (1984). — The guild concept applied to management of bird populations. *Environ. Mgmt*, 8 : 1-14.
- WHITMORE, T.C. et FRANCE, G.T. (1984). — *Biogeography and quaternary history in Tropical Latin America*. Oxford Univ. Press, New-York.
- WIENS, J.A. (1973). — Pattern and process in grassland bird communities. *Ecol. Monogr.*, 43 : 237-270.
- WIENS, J.A. (1974). — Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *Am. Midl. Nat.*, 91 : 195-213.
- WIENS, J.A. (1977). — On competition and variable environments. *Am. Scientist*, 65 : 590-597.
- WILLSON, M.A. (1974). — Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55 : 1017-1029.