



Modélisation de la répartition spatiale du *hocco alector* en Guyane française : un appui pour la gestion cynégétique de l'espèce



THOMAS DENIS^{1,2},
BRUNO HÉRAULT³, GAËLLE JAOUEN⁴,
OLIVIER BRUNAU⁵,
STÉPHANE GUITET^{5,6},
CÉCILE RICHARD-HANSEN¹

¹ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise Guyane, UMR EcoFoG (AgroParisTech, CNRS, Cirad, INRA, Université des Antilles, Université de Guyane) – Kourou.

² Université des Antilles et de Guyane, UMR EcoFoG – Kourou.

³ Cirad, UMR EcoFoG – Kourou.

⁴ AgroParisTech, UMR EcoFoG – Kourou.

⁵ ONF, Département recherche et développement, Direction régionale de Guyane, Réserve de Montabo – Cayenne.

⁶ INRA, UMR Amap – Montpellier.

Contacts : thomas.denis@oncfs.gouv.fr
thomas.denis@ecofog.gf

Le hocco alector : une espèce encore mal connue

Le hocco alector (*Crax alector*) est un grand oiseau terrestre que l'on trouve dans les forêts septentrionales d'Amérique du Sud. Bien qu'étant une espèce communément chassée, les connaissances sur sa biologie, son écologie en général et ses relations avec l'habitat en particulier restent très fragmentaires. Cette espèce est connue pour être très sensible à la chasse et associée à des forêts non perturbées par l'activité humaine (exploitation forestière, chasse, urbanisation...). Une grande part de la Guyane est actuellement peu impactée par ces activités, car la majeure partie du territoire reste difficilement accessible et supporte un faible taux de déforestation. Cependant, les zones affectées devraient s'étendre (Rossi *et al.*, 2015) avec les prédictions de croissance de la population humaine (IUCN, 2014). Nous examinons dans cet article les relations qui existent entre les populations de hocco alector et les conditions environnementales des paysages forestiers de la Guyane, avec ou sans présence de chasse.

Avec la forte augmentation de la population guyanaise, les pressions anthropiques vont s'intensifier sur la frange littorale et risquent d'impacter les habitats de la faune sauvage ainsi que les populations animales qui les occupent. L'amélioration des connaissances de base sur ces espèces est donc essentielle pour la mise en place, dès à présent, de bonnes pratiques de conservation et de gestion. Notre étude sur le hocco alector permet de proposer plusieurs modalités de gestion cynégétique de cette espèce sur des bases scientifiques, à l'échelle du territoire.

© M. Fernandez

► Encadré 1 • Les forêts de terre ferme, une hétérogénéité insoupçonnée

Dans le bassin amazonien, les forêts de terre ferme se distinguent des forêts saisonnièrement inondées (appelées *Varzea*) par la composition de leurs peuplements faunistiques, en particulier les abondances de singes et de grands oiseaux (Haugaasen *et al.*, 2009). Excepté sur une petite marge de la bande côtière, la grande majorité des forêts de Guyane est de type terre ferme. L'hétérogénéité botanique et structurale des peuplements d'arbres de Guyane, bien décrite localement, a été récemment étudiée à une échelle plus large, celle des paysages (Guitet *et al.*, 2015a, b). Concernant le peuplement animal, Richard-Hansen *et al.* (2015) ont montré que la composition et la diversité des communautés de grande faune forestière variaient entre ces différents paysages forestiers. On peut supposer que ces différentes forêts de terre ferme répondent aux exigences écologiques d'une partie de ces espèces, et donc que le patron de distribution d'une espèce donnée est lié en partie aux caractéristiques de son habitat.



▲ Paysage forestier des montagnes de moyenne altitude (100-500 m), où les modelés géomorphologiques présentent de forts dénivelés (> 90 m).

Mettre en évidence les relations entre l'abondance du hocco alector et les conditions environnementales de son habitat

Un plan d'échantillonnage adapté aux contraintes des forêts tropicales

Depuis presque quinze ans, 35 sites à travers la Guyane (84 000 km²) ont pu être suivis grâce à la mise en place de différents programmes menés par l'ONCFS, le Parc amazonien et les réserves naturelles. Dix d'entre eux, proches de zones habitées ou facilement accessibles (en deux-roues, voiture, pirogue) sont régulièrement chassés. Les 25 autres sont exempts de chasse car trop reculés ou situés dans une zone protégée. Les comptages ont été réalisés le long de transects linéaires de façon standardisée (Peres *et al.*, 1999) : chacun des 3 à 4 transects de 3 km de longueur, disposés en croix à partir d'un camp de base, était parcouru à pied à environ 1 km/h, le matin (7h00-11h00) et l'après-midi (14h30-18h00), par un observateur expérimenté. Les observateurs changeaient de layon chaque jour pour éviter les biais. À chaque rencontre d'un hocco ou d'un groupe, la distance perpendiculaire du layon à l'animal (ou le centroïde du groupe) était mesurée grâce à un télémètre laser. Chaque site a été suivi sur une session de terrain d'au moins huit jours. L'effort d'échantillonnage variait de 58 à 174 km (moyenne : 116,3 km ; écart-type : ± 18,9 km) selon le site.

La télédétection pour décrire les différents types de forêts de terre ferme

Tous les sites se sont localisés dans des forêts de terre ferme (*encadré 1*), et ont été sélectionnés de façon à représenter au mieux

les cinq grands types de paysages de Guyane définis par l'ONF (Guitet *et al.*, 2015) : plaine côtière, plateau, « montagnes », formations multi-convexes (collines en demi-orange) ou multi-concaves (larges cuvettes). Sur un rayon de 4 km à partir du point central du dispositif d'échantillonnage, des données issues de télédétection ont été extraites pour chaque site grâce à un système d'information géographique, pour décrire les conditions environnementales présentes et les utiliser comme variables explicatives. Onze descripteurs issus de données géomorphologiques et topographiques

(Guitet *et al.*, 2013), ou de structure forestière (Gond *et al.*, 2011), ont été sélectionnés pour constituer trois facteurs descriptifs non redondants à partir d'une analyse en composantes principales (ACP).

Modèle espèce-habitat

Nous avons utilisé le modèle généralisé de Chandler *et al.* (2011) avec la méthode du *distance sampling* pour estimer la densité de l'espèce (*encadré 2*). La latitude et la longitude ont été ajoutées aux descripteurs environnementaux pour prendre en compte

► Encadré 2 • Une méthode adaptée aux espèces mobiles quand l'aire d'échantillonnage est faible

La méthode de *distance sampling* permet de tenir compte de la détection imparfaite des individus : la probabilité de détecter un individu décroît généralement avec la distance. Le modèle généralisé de Chandler *et al.* (2011) avec *distance sampling* permet d'estimer la densité d'une espèce donnée, en prenant également en compte l'émigration temporaire (*temporary emigration*). En effet, l'hypothèse que les populations soient fermées n'est pas toujours respectée pour les espèces mobiles avec de grands domaines vitaux comme le hocco, et il est fort probable que des individus sortent ou rentrent de la zone d'échantillonnage pendant la durée du suivi. L'émigration temporaire correspond à la probabilité que les individus soient présents dans la zone d'échantillonnage pendant le comptage.

Dans le modèle de Chandler *et al.* (2011), la détection des individus est donc définie comme la probabilité de détecter les individus alors qu'ils sont présents dans la zone d'échantillonnage. Pour expliquer les variations d'abondance, d'émigration temporaire ou de détection entre sites, il est possible d'associer à chacun d'entre eux des variables explicatives comme des descripteurs environnementaux ou des traits biologiques. Le fait de ne pas prendre en compte ces variations peut amener à de fausses conclusions. L'exemple de la densité de sous-bois est parlant. Si l'on souhaite montrer l'effet de cette variable sur l'abondance d'une espèce, il est important de l'associer également à la détection pour démêler l'effet dû aux exigences écologiques de l'espèce (espèce associée aux forêts claires par exemple) de celui dû à la détection (espèce davantage détectée car la visibilité est plus aisée dans les forêts claires).

d'éventuels gradients régionaux, et le paramètre « chasse », fondamental dans la distribution spatiale de l'espèce (de Thoisy *et al.*, 2010; Kattan *et al.*, 2016), a été inclus par une variable binaire (présence/absence). Un site a été considéré comme étant chassé s'il était facilement accessible à partir d'une route, d'une piste ou d'un cours d'eau, ou si des indices le prouvaient (présence de chasseurs, cartouches, layons...). Parce que les forêts diffèrent d'un paysage à l'autre par leur composition mais aussi par leur structure, la variable *type de paysage* (voir les cinq catégories dans le paragraphe précédent) a été utilisée comme variable explicative dans le modèle de détection, afin de prendre en compte d'éventuels biais causés par des différences de visibilité entre sites. 128 modèles ont ainsi été comparés, soit toutes les combinaisons possibles à partir des 6 variables¹ pour expliquer l'abondance, et d'une variable pour expliquer la détection de l'espèce sur les sites. Un poids a été calculé pour chaque modèle, afin de déterminer l'importance relative des variables² explicatives et estimer finalement la densité de hoccos en nombre d'individus/km² dans chacun des 35 sites.

Prédire la distribution de l'espèce sur l'ensemble de la Guyane

Disposant des descripteurs environnementaux pour l'ensemble du territoire de la Guyane, nous avons pu établir une carte prédictive de la distribution du hocco. Des zones de même taille que celle utilisée pour extraire les descripteurs (50,4 km²) ont été utilisées. Une zone tampon de 2,5 km autour des voies d'accès (cours d'eau facilement navigables, routes...) et des zones habitées (carte en bas à droite de la *figure 1*) représente les zones potentiellement chassées.

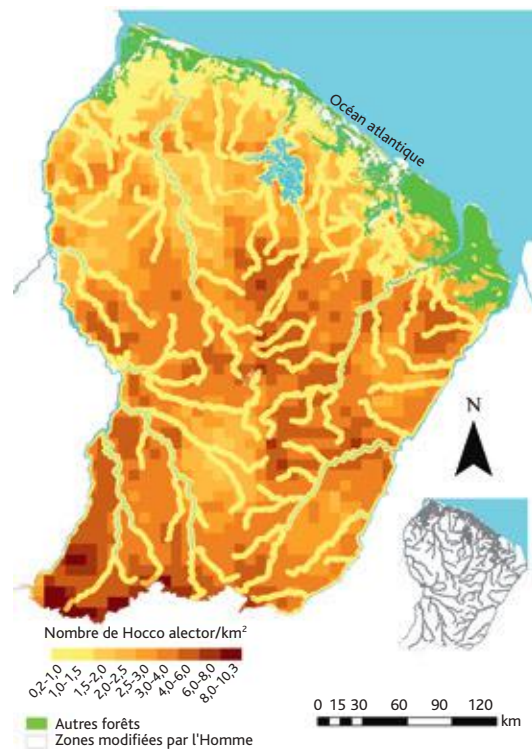
La topographie et la chasse : meilleurs prédicteurs de la densité de hoccos

Les comparaisons entre modèles ne montrent pas de différence significative de détectabilité entre les forêts des différents paysages. Ainsi, il n'y a pas de preuves flagrantes que l'espèce est plus détectable dans un site que dans un autre. Par contre, la pente moyenne des modèles géomorphologiques et la chasse ont visiblement un effet sur l'abondance de l'espèce à l'échelle du site. L'abondance des hoccos augmente avec la pente moyenne des sites, qu'ils soient chassés ou non (*figure 2*). La densité varie

entre 0,37 et 1,08 individu/km² dans les dix sites chassés, tandis qu'elle varie de 1,47 à 5,31 individus/km² dans les 25 sites non chassés. Basée sur l'intervalle de confiance à 95 %, la densité entre les sites chassés ou non diffère significativement à partir d'une pente moyenne supérieure à 2°. Même si son effet reste à démontrer, on peut noter que la latitude est corrélée négativement avec l'abondance de l'espèce ; ce qui pourrait signifier que cette dernière est plus abondante dans le sud de la Guyane, indépendamment des autres facteurs environnementaux ou de la chasse.

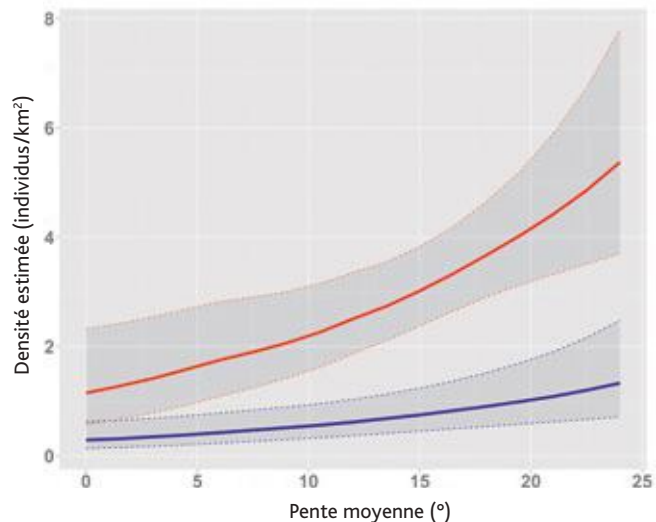
La carte de prédiction (*figure 1*) montre que la plaine côtière (habitée et présentant de faibles reliefs), les bords des principaux cours d'eau (où la plupart des villes et villages sont situés) et deux secteurs situés au sud de la Guyane (correspondant à des pénéplaines intérieures) sont les zones où la densité de hoccos est estimée la plus faible. À l'inverse, les zones à forte densité se situent dans le sud-ouest ou dans le centre-est de la Guyane, là où les pentes sont les plus abruptes et les sites éloignés des voies d'accès.

Figure 1 Carte prédictive de la distribution du hocco alector (individus/km²) en Guyane.



Les prédictions sont réalisées uniquement pour les forêts de terre ferme. Les autres forêts (forêts de sable blanc, forêts régulièrement inondées comme les mangroves ou forêts marécageuses) sont représentées en vert. Les zones modifiées par l'homme (savanes, zones artificielles, agricoles ou encore perturbées) sont représentées en blanc. Les zones d'eau comme les rivières principales, le lac de Petit Saut et l'Océan atlantique sont représentées en bleu. Les zones en gris sur le plan en bas à droite (zone tampon de 2,5 km long des routes, fleuves ou autour des habitations) sont considérées comme chassées.

Figure 2 Prédiction à l'échelle des paysages (lignes épaisses) de la densité estimée de hoccos alector (individus/km²) en Guyane en fonction de l'absence (ligne rouge) ou de la présence (ligne bleue) de chasse et de la pente moyenne des modèles géomorphologiques. Les lignes en pointillés représentent l'intervalle de confiance à 95 %.



¹ Les trois conditions environnementales issues du SIG, la longitude, la latitude et la chasse.

² Les cinq types de paysages forestiers décrits au paragraphe précédent.



▲ *En dehors de l'influence de la chasse sur la densité de hoccos, il apparaît que les zones forestières les plus pentues sont aussi celles qui répondent le mieux aux exigences écologiques de l'espèce.*

Effet des paysages forestiers

Si la densité de hoccos est très différente entre sites chassés et non chassés, on voit également des différences assez marquées entre les zones les plus plates et les plus pentues, où la densité varie d'un facteur 3 pour les sites chassés et d'un facteur 4 pour les sites non chassés. En dehors de l'influence de la chasse, il y a donc une hétérogénéité relativement importante dans la distribution

des populations du hocco en Guyane. Les zones les plus pentues sont visiblement celles qui répondent le mieux aux exigences écologiques de l'espèce. Il est peu probable que la pente influence directement sa présence, mais la topographie est un bon indicateur des conditions environnementales actuelles des forêts de terre ferme, ainsi que de leurs histoires écologiques (Guitet *et al.*, 2013 ; Guitet *et al.*, 2015a). De plus en plus d'études montrent que la topographie

(notamment par le drainage du sol) influence fortement la structure des forêts et leur composition botanique (Ferry & Morneau, 2010), lesquelles ont potentiellement un effet plus direct sur les animaux.

Vulnérabilité de l'espèce face à la chasse

Nos résultats confirment la vulnérabilité du hocco face à la chasse. C'est le facteur qui explique le mieux la distribution de l'espèce en Guyane. Même dans des conditions optimales (zones les plus pentues), la densité prédite est très basse lorsque la zone est chassée. Cette espèce est un gibier très populaire car c'est un gros oiseau (environ 3 kg), qui s'avère facilement chassable de surcroît (facile à détecter et peu farouche). Parmi les oiseaux, il représente environ 5 % seulement du nombre des prises, mais 40 % du poids total (C. Richard-Hansen, obs. pers.). Une étude précédente a montré que les prélèvements réalisés aux environs d'un village du centre de la Guyane avaient toutes les chances de ne pas être durables (Niel *et al.*, 2008). Pourtant, ce village est situé dans une zone où les conditions apparaissent optimales au vu de nos résultats. La petite fécondité de l'espèce (2 petits/an) est probablement l'un des facteurs expliquant sa vulnérabilité vis-à-vis de la chasse.

Mais cette dernière n'explique pas toujours sa faible présence dans certains secteurs. En effet, il existe des zones où la densité de hoccos est faible en dehors de tout effet de la chasse. Les analyses de tableaux de chasse et de durabilité doivent donc être interprétées à la lumière de ces résultats. L'absence de l'espèce dans les prélèvements là où son habitat est pourtant optimal est révélatrice

▼ *Les densités de hoccos apparaissent très basses là où il est chassé, mais elles peuvent l'être aussi dans des zones non chassées.*



d'une pression de chasse excessive, qui a conduit à son extinction locale ; tandis que son absence des tableaux de chasse là où son habitat n'est pas optimal est probablement due en grande partie à une faible densité « naturelle ».

Quelles implications pour la gestion cynégétique et quelles perspectives ?

Mieux connaître le statut de conservation du hocco en Guyane

La carte prédictive de la distribution de l'espèce à l'échelle de la Guyane permet d'avoir une image des zones où l'habitat lui est optimal, et où la densité des populations est la plus forte. Ces résultats, conjugués avec ceux d'études récentes, permettent de mieux définir le statut de conservation du hocco (Niel *et al.*, 2008 ; de Thoisy *et al.*, 2010 ; Clément *et al.*, 2014). En termes de stratégie de conservation, les zones où la densité de hoccos alector est forte, c'est-à-dire les forêts des paysages les plus montagneux, sont aussi associées à un fort taux d'endémisme et à

la présence d'espèces végétales rares, car hébergeant des milieux particuliers et originaux comme les forêts sur cuirasse latéritique, forêts sub-montagnardes dites « à nuages », les inselbergs...

Maintenir la connectivité entre populations

La carte prédictive a un certain nombre d'applications directes et indirectes pour la gestion cynégétique de l'espèce, et peut servir d'outil de prise de décisions pour les politiques publiques de gestion des ressources naturelles en Guyane. Nous recommandons de maintenir une connectivité entre les populations de hocco pour favoriser leur persistance. Les prédictions montrent que les zones considérées comme chassées pourraient isoler certaines d'entre elles. Ceci est particulièrement vrai dans le nord de la Guyane, où la présence humaine est la plus forte. C'est aussi là que les fleuves ont la plus forte influence en termes de barrière naturelle de par leur largeur. Cette connectivité pourrait être favorisée en

optimisant la fonction de réserve et de corridor écologique de futures zones protégées.

Définir les prélèvements en se basant sur l'état des populations locales

Avec presque 30 % du territoire ayant un statut fort de protection, il est peu probable que beaucoup de nouvelles zones protégées voient le jour. De façon plus réaliste, nous recommandons donc une restriction directe de la chasse de l'espèce, soit par une mesure de protection, soit par la définition de quotas adaptés. Actuellement, le nombre de hoccos pouvant être prélevés est de 1 individu par chasseur et par sortie de chasse (Arrêté préfectoral n° 583, DEAL, 12 avril 2011). Dans les zones fortement chassées et considérant la vulnérabilité de l'espèce, il est facilement imaginable que les risques d'extinction locale soient très forts sur la base du quota actuel. Le maintien des populations dépend à la fois de la capacité d'accueil de l'espèce dans la zone considérée (densité prédite en dehors de l'effet de la chasse) et de la pression de chasse (nombre de chasseurs et de sorties

▼ *L'impact de la chasse est probablement surestimé dans le sud de la Guyane (ici une vallée de la Grande Waki), où la circulation est difficile tant par voie terrestre que fluviale.*



par chasseur). Il paraît indispensable d'estimer dans le futur le taux de prélèvement maximal qui soit supportable pour assurer la durabilité de la chasse du hocco alector à partir de ces nouveaux résultats (Niel *et al.*, 2008). Ce constat concerne très probablement d'autres espèces chassées en Guyane.

Préciser l'impact de la chasse à l'échelle du territoire

La délimitation des zones considérées comme impactées par la chasse reste assez grossière dans cette étude. Notamment, nous pensons que l'impact est probablement surestimé dans le sud de la Guyane, car les voies terrestres deviennent rares et la navigation sur les cours d'eau de plus en plus difficile. Il est envisageable, en se basant sur les enquêtes « tableaux de chasse » existant dans le nord (ONCFS) et le sud (Parc amazonien de Guyane), de préciser spatialement les zones impactées, quantifier la pression de chasse et tester ce zonage sur plusieurs espèces que l'on sait sensibles à la chasse. Ces travaux pourraient permettre

d'affiner l'impact spatial de la chasse et d'établir un état initial sur l'ensemble du territoire.

Conclusions

Les données issues de la télédétection apparaissent comme des prédicteurs pertinents de la distribution du hocco alector. L'application d'une telle méthode est très intéressante en Guyane, où l'accessibilité est limitée sur une grande partie du territoire. Connaître les relations entre l'abondance de l'espèce, les conditions environnementales de son habitat et la chasse est particulièrement utile pour adapter les prélèvements et améliorer la durabilité de la chasse de cette espèce à l'échelle d'un territoire tout entier. À ce jour, le statut de conservation du hocco alector est globalement bon en Guyane ; mais son statut futur dépendra en grande partie du développement et de l'extension des activités humaines, ainsi que des décisions prises à son égard en termes de gestion cynégétique.

Remerciements

Nous tenons à remercier tous les participants de l'ONCFS, de l'ONF ou du Parc amazonien de Guyane et les volontaires qui ont réalisé les différents suivis. Cette étude a été menée grâce à différents programmes et financeurs : ECOTROP (ONCFS, ministère des Outre-mer), HABITAT (ONF, ONCFS, Parc amazonien de Guyane, Union européenne sur des fonds PO-Feder), CHASSE (ONCFS, ministère de l'Environnement et du Développement durable, Parc amazonien de Guyane) et Station de recherche des Nouragues (CNRS). Ce travail a bénéficié d'une aide Investissements d'avenir gérée par l'Agence nationale de recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025) pour Thomas Denis et Bruno Hérault. ●

Bibliographie

- ▶ Chandler, R.B., Royle, J.A. & King, D.I. 2011. Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology* 92:1429-1435.
- ▶ Clément, L., Catzeflis, F., Richard-Hansen, C., Barrioz, S. & de Thoisy, B. 2014. Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. *Tropical Conservation Science* 7: 192-213.
- ▶ Denis, T., Hérault, B., Guitet, S., Brunaux, O., Jaouen, G. & Richard-Hansen, C. 2016. Black Curassow habitat relationships in terra firme forests of the Guiana Shield: A multiscale approach. *The Condor: Ornithological Applications* 118: 253-273.
- ▶ de Thoisy, B., Richard-Hansen, C., Goguillon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P. & Brosse, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: Human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19: 1567-1584.
- ▶ Ferry, B., & Morneau F. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 106-116.
- ▶ Gond, V., Freycon, V., Molino, J.-F., Brunaux, O., Ingrassia, F., Joubert, P., Pekel, J.-F., Prévost, M. F., Thierron, V., Trombe, P. J., & Sabatier, D. 2011. Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13: 357-367.
- ▶ Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M. & Richard-Hansen, C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335.
- ▶ Guitet, S., Pélissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G. & Sabatier, D. 2015a. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24: 1215-1237.
- ▶ Guitet, S., Brunaux, O., de Granville, J.-J., Gonzalez, S. & Richard-Hansen, C. 2015b. Catalogue des habitats forestiers de Guyane. DEAL Guyane. 120 p.
- ▶ Haugaasen, T. & Peres, C.A. 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50: 239-251.
- ▶ IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org/>.
- ▶ Kattan, G.H., Muñoz, M.C. & Kikuchi, D.W. 2016. Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cuculidae): Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor: Ornithological Applications* 118: 24-32.
- ▶ Niel, C., Richard-Hansen, C. & Debeir, L. 2008. L'incertitude dans l'estimation de durabilité de la chasse : le cas du hocco en Guyane. *Rapport scientifique ONCFS* 2007 : 25-31.
- ▶ Peres, C.A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* 7: 11-16.
- ▶ Richard-Hansen, C., Jaouen, G., Brunaux, O., Denis, T. & Guitet, S. 2015. Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31: 423-436.
- ▶ Rossi, V., Dolley, T., Cornu, G., Guitet, S. & Hérault, B. 2015. GuyaSim: un outil d'aide à la décision pour l'aménagement d'un territoire forestier, la Guyane. *Bois et Forêts des Tropiques* 326 (4) : 67-78.