



LES MAMMIFERES FRUGIVORES ARBORICOLES NOCTURNES
D'UNE FORET GUYANAISE :
INTER-RELATIONS PLANTES-ANIMAUX

P. CHARLES-DOMINIQUE, M. ATRAMENTOWICZ,
M. CHARLES-DOMINIQUE *, H. GÉRARD ** A. HLADIK, C.M. HLADIK *
et M.F. PRÉVOST ***

SOMMAIRE

- I. — LE MILIEU
 - A. — Lieu et terrain d'étude
 - B. — Climat
 - C. — Flore
 - D. — Faune
- II. — LES MAMMIFERES FRUGIVORES ARBORICOLES NOCTURNES
 - A. — Piégeage, observations et radio-tracking
 - B. — Utilisation spatiale du milieu
 - C. — Gradients de taille
 - D. — Denture
 - E. — Appareil digestif
 - F. — Le partage des ressources alimentaires
 - G. — Densités de populations
- III. — ASPECTS DE LA COEVOLUTION PLANTES-ANIMAUX
 - A. — Impact des consommateurs sur la forêt et rôle des frugivores
 - B. — Productions fruitières, consommation et dissémination des graines
 - C. — Conditions climatiques et dissémination des graines
 - D. — Régularité et irrégularité des cycles fructifères
 - E. — Répartition spatiale des arbres producteurs de fruits consommés par les mammifères étudiés
- IV. — REPERCUSSION DES CYCLES PHENOLOGIQUES SUR LA REPRODUCTION DES MARSUPIAUX
- V. — CONCLUSION
SUMMARY

(*) C.N.R.S., Laboratoire d'Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

(**) V.A.T.-ORSTOM, Cayenne.

(***)-ORSTOM, B.P. 165, 97305 Cayenne Cedex.

28 NOV. 1983

Rev. Ecol. (Terre et Vie), vol. 35, 1981.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 3945 ex 1

Cote : B

L'analyse d'un milieu aussi complexe que la forêt tropicale sud-américaine ne peut être envisagée qu'à long terme et avec de gros moyens, aussi avons-nous entrepris dans un premier temps l'étude d'une « fraction » de cet écosystème. Sans ignorer les multiples interactions qui lient tous les organismes vivant dans la même biocénose, nous avons considéré tout spécialement une communauté de mammifères frugivores arboricoles nocturnes et les principales espèces végétales qu'ils exploitent. Le milieu choisi, forêt secondaire néotropicale, représente un stade de la régénération forestière. Comparée aux forêts primaires voisines, mosaïques de biotopes à différents stades de maturation, la forêt secondaire apparaît comme un milieu moins complexe où les espèces végétales sont moins diversifiées. Les inter-relations pouvant exister entre les mammifères présents et les espèces végétales qu'ils exploitent sont donc relativement plus faciles à mettre en évidence.

Sans être aussi accentuées que dans les régions tropicales ou tempérées, les variations climatiques en milieu équatorial sont suffisamment marquées pour soumettre animaux et végétaux à des contraintes saisonnières. Une telle étude ne pouvait donc être envisagée que sur une période supérieure à la durée d'un cycle annuel.

Après une mission préliminaire de trois mois en 1976 qui a permis de choisir le terrain d'étude de Cabassou (1), l'étude proprement dite a commencé fin août 1978 et a pris fin en décembre 1979. Huit personnes, zoologistes et botanistes, ont participé à ce programme et les observations ont pu être effectuées de façon quasi continue pendant cette période. De plus, M.F. Prévost a pu continuer sur place certaines observations jusqu'en 1980.

Dans cette première publication, nous présentons la majeure partie de nos résultats en mettant en évidence les inter-relations plantes-animaux qui nous sont apparues comme essentielles dans la dynamique de cet écosystème. Des résultats plus détaillés seront publiés séparément sur les sujets suivants : dynamique de population de *Philander opossum* (Gérard, en prép.) ; reproduction de *Caluromys philander* (Atramentowicz, en prép.), vie sociale des Marsupiaux (Charles-Dominique, sous presse), fluctuations annuelle de la biomasse d'insectes (Degalier *et al.*, en prép.), cycles des anticorps viraux chez les Marsupiaux Didelphidae (Lhuillier *et al.*, en prép.).

*
**

(1) Cette première mission de P. Charles-Dominique a été financée par le Muséum National d'Histoire Naturelle (15 septembre au 15 décembre 1976).

I. — LE MILIEU

A. — LIEU ET TERRAIN D'ÉTUDE

« L'île de Cayenne » (5° N. - 53° O.) est insérée entre l'estuaire de la rivière de Cayenne et celui du Mahury, ces deux estuaires étant reliés par un petit bras d'eau saumâtre de 20 à 30 m de large appelé « Rivière du tour de l'île ». Il ne s'agit donc pas d'une île proprement dite ; on retrouve d'ailleurs la même faune de part et d'autre de ce bras d'eau naturel. La portion ainsi délimitée représente grossièrement un carré de 12 km de côté qui comporte une série de petites collines de 100 à 150 m d'altitude (fig. 1). Les zones basses, plus ou moins marécageuses, sont drainées par des « criques » qui se jettent dans les deux estuaires voisins.

Toutes les zones cultivables de la région (flancs de collines et zones non inondées) ont été exploitées depuis longtemps : par les Indiens d'abord, par les européens à partir du XVII^e siècle, et actuellement par des Guyanais et des Antillais qui continuent à pratiquer à petite échelle le même genre de culture sur brûlis (essartage). Après quelques années, ces « abattis » sont laissés en jachère et la rotation des cultures se fait sur plusieurs décennies. Les cultures les plus importantes ont été développées aux XVII^e et XVIII^e siècles, mais elles furent presque toutes abandonnées à partir de 1850, à la suite de l'abolition de l'esclavage et de la découverte de l'or à l'intérieur du pays (Bouyer, 1867). L'île de Cayenne



Figure 1. — L'une des collines des environs de Cayenne couverte d'une forêt secondaire riche en palmiers.

est donc actuellement couverte de forêts en régénération, dites forêts secondaires, d'âges variés.

C'est au pied de l'une des collines (Mont Cabassou), à 10 km de la ville de Cayenne, que nous avons choisi notre terrain d'étude. Une surface de 8,5 ha a été quadrillée par des layons espacés de 40 m dans un sens et de 80 dans l'autre. Ces layons ont été balisés par des étiquettes de matière plastique placées tous les 20 m, qui permettaient de déterminer les coordonnées de toute observation sur carte à quelques mètres près. La plupart de celles-ci ont été faites sur ces 8,5 ha, mais le piégeage a été étendu sur une zone plus vaste (20 ha) grâce à quelques layons supplémentaires (fig. 2). Un autre terrain (dit terrain de chasse) a été choisi dans une forêt secondaire comparable, séparée de la première par un marécage. Le deuxième terrain, distant seulement de 2 km, a permis de faire les prélèvements d'animaux nécessaires aux études morphologiques et à l'analyse des contenus digestifs sans aucune interférence avec les études de populations réalisées sur le terrain de Cabassou.

B. — CLIMAT

A 5° de latitude Nord, les variations annuelles de la photopériode sont de faible amplitude (environ 1/2 heure) et c'est principalement le régime des pluies qui conditionne le climat. D'après les relevés de l'I.R.A.T., dont la station est située à 2 km de notre terrain d'étude, il est tombé 3 300 mm de pluie en 1979, répartis sur 275 jours dont 133 pendant lesquels la quantité relevée était supérieure ou égale à 5 mm (1).

On peut distinguer grossièrement (fig. 3) une période de 4 mois de saison sèche (août à novembre) et une période de 8 mois de saison des pluies (décembre à juillet). Cette grande période des pluies est généralement coupée par une légère accalmie d'un mois (« petit été de mars ») qui, en 1979, a eu lieu en février. Les données cumulées sur 20 ans estompent d'ailleurs le petit été de mars, alors que la saison sèche reste bien marquée malgré les irrégularités pouvant exister d'une année à l'autre. Ce fait est très important car il montre la prévisibilité de cette période de sécheresse relative. A partir d'août, malgré quelques légères précipitations, le sol gorgé d'eau se dessèche progressivement, tandis que l'insolation journalière directe passe de 6 heures à 8 heures, et la température maximum moyenne subit une augmentation de 1 à 3°. Ces conditions suffisent à affecter la croissance et la survie des plantules, et nous verrons comment les cycles biologiques végétaux et animaux sont influencés par la saison sèche.

(1) Toutes les données météorologiques nous ont été fournies par le service de la Commission météorologique départementale de la Guyane.

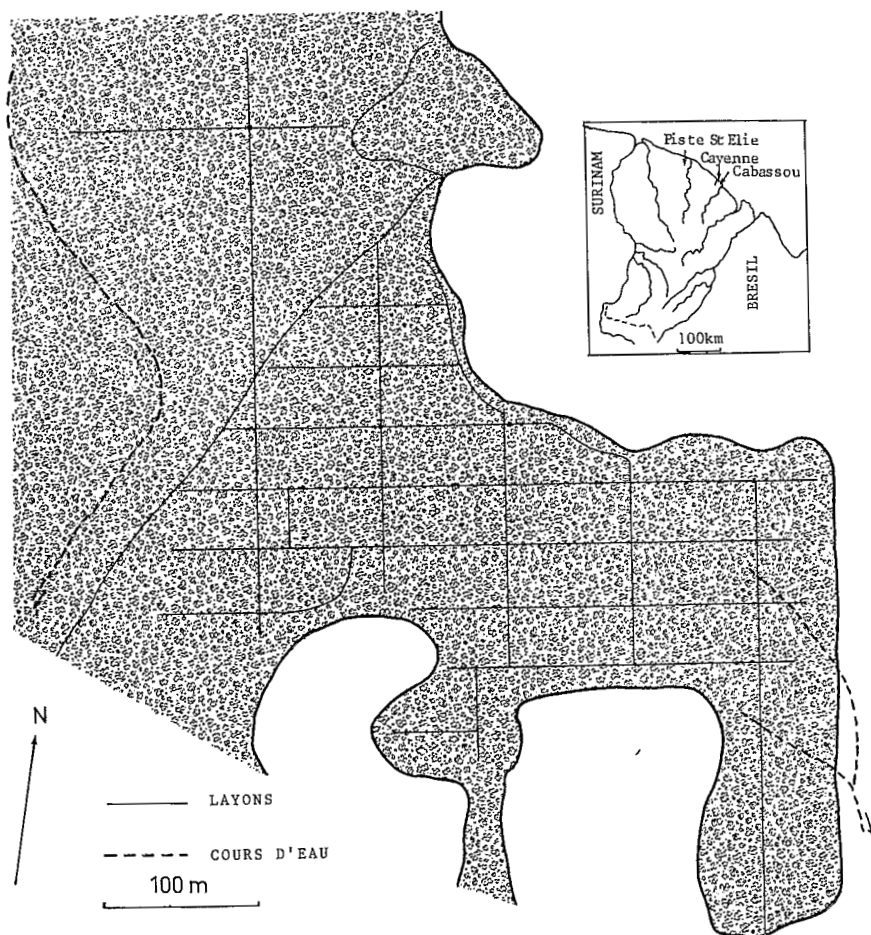


Figure 2. — Terrain d'étude de Cabassou, limité au Sud par des cultures sur abattis et au Nord-Est par une ancienne carrière.

C. — FLORE

Sur notre terrain d'étude (fig. 4) la forêt se présente sous forme d'une futaie relativement haute (20-25 m) avec quelques arbres atteignant 30 m. Les palmiers, très nombreux par endroits, sont représentés par 5 espèces. Dans le sous-bois clair où le soleil pénètre, on remarque la présence du Balisier (*Phenakospermum guyanense*).

Par taches et sur les bordures, la forêt est plus jeune, plus basse, plus riche en lianes et comprend des espèces pionnières en pleine croissance. Les derniers défrichements correspondant

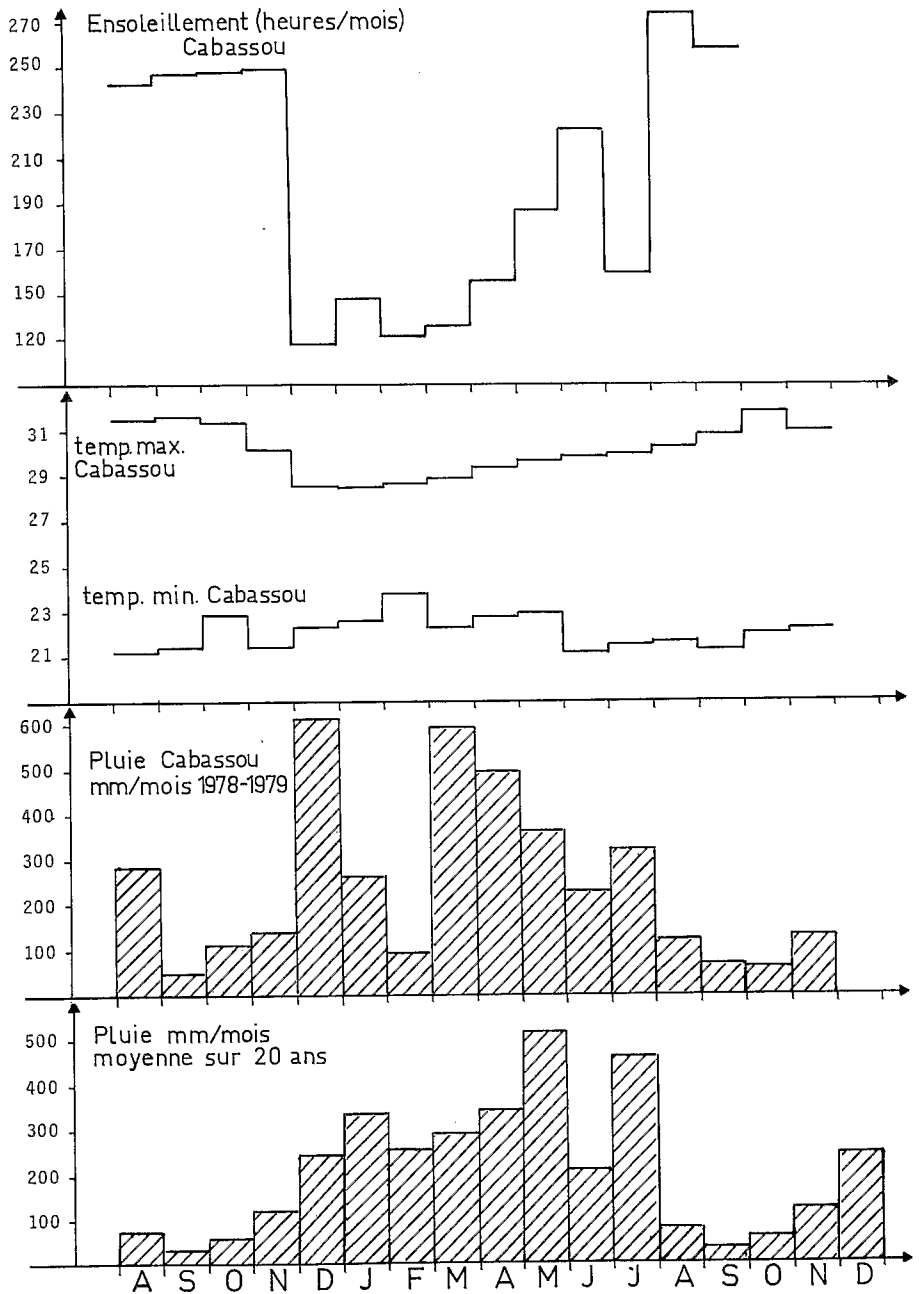


Figure 3. — Données climatologiques à Cabassou (Station de l'I.R.A.T.).
 Les moyennes de pluviométrie établies sur vingt ans proviennent de la station
 de Suzini à Cayenne.



Figure 4. — Un aspect du sous-bois de la forêt de Cabassou.
Au premier plan, un tronc d'*Inga alba*.

à ces zones ne remontent qu'à quelques dizaines d'années. Les châblis naturels accentuent l'hétérogénéité de cette forêt au fur et à mesure de son vieillissement.

Un premier inventaire botanique a été effectué en octobre-novembre 1978 avec l'aide de deux informateurs Wayāpi (1) sur une parcelle de 1 hectare (100×100 m) située au milieu du terrain d'étude. Ce relevé concernait toute plante de diamètre mesuré à 1,30 m du sol (D.B.H.), supérieur ou égal à 5 cm. L'analyse floristique de la forêt a été poursuivie jusqu'à la fin 1979 sur la totalité du terrain par la collecte d'échantillons fertiles au fur et à mesure de leur apparition. La plupart des identifications ont été faites sur place à l'herbier de Cayenne (O.R.S.T.O.M.). Pour certains cas difficiles, les échantillons ont été envoyés à divers spécialistes.

Nous présentons dans le Tableau I une liste non exhaustive de 127 espèces végétales de la forêt de Cabassou, qui comporte 43 arbres, 51 arbustes ou petits arbres et 24 lianes. Notons que

(1) Jacky Pawe et Charles Kwataka, du village Trois-Sauts (Haut Oyapok), invités par l'ORSTOM pour une mission de plusieurs mois dans la région de Cayenne.

TABLEAU I

Liste non exhaustive des espèces végétales de la forêt de Cabassou.

Forme biologique : A = arbre ; a = arbuste ou petit arbre ; L = liane et h = herbacée. Mode de dissémination des graines : Z = Zoochorie (transport actif par un animal) ; An = Anémochorie (transport par le vent de la graine ou du fruit).

Volume des graines zoochores $V_1 \leq 40 \text{ mm}^3$, $40 < V_2 \leq 3000 \text{ mm}^3$
et $V_3 > 3000 \text{ mm}^3$.

| ESPECES VEGETALES | Forme biologique | Volume des graines (mm ³) | | | Mode de dissémination |
|---|---|---------------------------------------|----------------|----------------|-----------------------|
| | | 40 | 3000 | | |
| | | V ₁ | V ₂ | V ₃ | |
| ACANTHACEAE <i>Mendoncia</i> sp. | L | | x | | Z |
| ANNONACEAE <i>Guatteria ouregou</i> (Aubl.) Dun. <i>Rollinia esauca</i> DC. <i>Xylopia frutescens</i> Aubl. <i>Xylopia longifolia</i> (Sagot) R.E. Fr. | a, commun a A, commun A | x x x x | | | Z Z Z Z |
| APOCYNACEAE <i>Ambelania acida</i> Aubl. <i>Himathantus articulatus</i> (Vahl) Woods. <i>Tabernaemontana heterophylla</i> Vahl | a, commun A, commun a | x | | | Z An . |
| ARACEAE <i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Lindl. <i>Monstera</i> sp. | épiphyte épiphyte | x x | | | Z Z |
| ARALIACEAE <i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Dec. & Planch. | A, commun | x | | | Z |
| ARISTOLOCHACEAE <i>Aristolochia</i> sp. | L | | | | |
| BALANOPHORACEAE <i>Helosis cayennensis</i> (Sw.) Spr. | parasite racinaire | | | | |
| BORAGINACEAE <i>Cordia exaltata</i> Lam. <i>Cordia</i> sp. | A, commun a | | x x | | Z Z |
| BURSERACEAE <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March. <i>Protium</i> sp. | A, commun A | | x x | | Z Z |
| CAESALPINIACEAE <i>Candolleodendron brachystachyum</i> (DC.) R.S. Cowan <i>Cassia quinquangulata</i> Rich. <i>Hymenaea courbaril</i> L. <i>Swarzia arborescens</i> (Aubl.) Pittier <i>Tachigalia</i> sp. | a, commun a A, commun a, commun A, commun | | x x | | Z Z Z An |
| CHRYSOBALANACEAE <i>Hirtella racemosa</i> R. & P. cf. <i>Licania</i> sp. | a, commun A | | | x | Z Z |
| COMMELINACEAE <i>Dichorisandra hexandra</i> (Aubl.) Standl. | h | x | | | Z |

| | | | | |
|---|-------------|---|---|----|
| CONVOLVULACEAE | | | | |
| <i>Jacquemontia guyanensis</i> (Aubl.) Meisn. | L | | | |
| <i>Maripa</i> sp. | L | | | |
| <i>Merrimia macrocalyx</i> (R. & P.) O'Donnell | L | | | |
| <i>Operculina triquetra</i> (Vahl) Macbride | L | | | An |
| CUCURBITACEAE | | | | |
| <i>Gurania huberi</i> Cogn. | hL | x | | Z |
| DICHAPETALACEAE | | | | |
| <i>Dichapetalum pedunculatum</i> Baill. | L, commun | | x | Z |
| DILLENIACEAE | | | | |
| <i>Davillea</i> sp. | L | x | | Z |
| ERYTHROXYLACEAE | | | | |
| <i>Erythroxylum</i> aff. <i>macrophyllum</i> Cav. | a | x | | Z |
| <i>Erythroxylum</i> sp. | a | x | | Z |
| EUPHORBIACEAE | | | | |
| <i>Hyeronima laxiflora</i> Muell.-Arg. | A | x | | Z |
| <i>Pera bicolor</i> (Klotsch) Muell.-Arg. | A, commun | x | | Z |
| FLACOURTIACEAE (SAMYDACEAE) | | | | |
| <i>Banara guianensis</i> Aubl. | a | x | | Z |
| <i>Casearia combaymensis</i> Tul. | a | | x | Z |
| <i>Casearia pitumba</i> Sleumer | a | | x | Z |
| <i>Casearia guianensis</i> (Aubl.) Urban | a | x | | Z |
| <i>Mayna odorata</i> Aubl. | a | x | | Z |
| GNETACEAE | | | | |
| <i>Gnetum urens</i> Blume | L | | x | Z |
| GUTTIFERAE | | | | |
| <i>Clusia</i> sp. | épiphyte | | | Z |
| <i>Symphonia globulifera</i> L. | A | | x | Z |
| <i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers. | a | x | | Z |
| <i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy | a | x | | Z |
| <i>Vismia sessilifolia</i> (Aubl.) DC. | a | x | | Z |
| HIPPOCRATEACEAE | | | | |
| <i>Prionostemma aspera</i> (Lam.) Miers | L | | | An |
| LACISTEMACEAE | | | | |
| <i>Lacistema aggregatum</i> (Berg) Rusby | a | x | | Z |
| <i>Lacistema grandifolium</i> Sch. | a | x | | Z |
| LAURACEAE | | | | |
| <i>Ocotea guianensis</i> Aubl. | A, commun | | x | Z |
| <i>Ocotea oblonga</i> (Meissn.) Mer. | A, commun | | x | Z |
| <i>Ocotea puberula</i> Nees | A | | x | Z |
| <i>Ocotea</i> ou <i>Nectandra</i> sp. (n°4) | A | | x | Z |
| LECYTHIDACEAE | | | | |
| <i>Gustavia angusta</i> L. | a | | x | Z |
| <i>Lecythis simiorum</i> (R. Ben.) Eyma | A | | x | Z |
| LOGANIACEAE | | | | |
| <i>Potalia amara</i> Aubl. | a | | x | Z |
| LORANTHACEAE | | | | |
| ? | a, parasite | x | | Z |
| MELASTOMACEAE | | | | |
| <i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana | A | x | | Z |
| <i>Henriettea succosa</i> DC. | a | x | | Z |
| <i>Miconia</i> sp. | a | | | Z |
| MELIACEAE | | | | |
| <i>Guarea</i> sp. | a | | x | Z |

| | | | | |
|--|----------------|---|---|-----|
| MENISPERMACEAE | | | | |
| <i>Abuta obovata</i> Diels | L | | x | Z |
| <i>Abuta rufescens</i> Aubl. | L | | x | Z |
| <i>Cissampelos fasciculata</i> Benth. | L | x | | Z |
| MIMOSACEAE | | | | |
| cf. <i>Enterolobium</i> | A | | | |
| <i>Inga alba</i> (Sw.) Willd. | A, commun | | x | Z |
| <i>Inga pezisifera</i> Benth. | A, très commun | | x | Z |
| <i>Inga thibaudiana</i> DC. | A, commun | | x | Z |
| <i>Pithecellobium</i> cf. <i>jupunba</i> (Willd.) Urb. | A | x | | Z |
| MONIMIACEAE | | | | |
| <i>Siparuna guianensis</i> Aubl. | a | x | | Z |
| MORACEAE | | | | |
| <i>Cecropia obtusa</i> Trec. | A | | x | Z |
| <i>Cecropia palmata</i> Willd. | A, commun | | x | Z |
| <i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossb. | a | | x | Z |
| <i>Ficus</i> cf. <i>malacocarpa</i> Standl. | a, épiphyte | | x | Z |
| <i>Ficus nymphaeifolia</i> P. Miller | A, étrangleur | | x | Z |
| <i>Ficus</i> sp. | a, épiphyte | | x | Z |
| cf. <i>Maquira</i> | A | | x | Z |
| MYRISTICACEAE | | | | |
| <i>Virola melinonii</i> (Ben.) A.C. Smith | A, très commun | | x | Z |
| <i>Virola sebifera</i> Aubl. | A | | x | Z |
| <i>Virola surinamensis</i> Warb. | A | | x | Z |
| MYRTACEAE | | | | |
| <i>Eugenia patrisii</i> Vahl | a | | x | Z |
| <i>Myrcia</i> sp. | a | | | Z |
| OCHNACEAE | | | | |
| <i>Ouretea guianensis</i> Aubl. | a | | x | Z |
| OLACACEAE | | | | |
| <i>Heisteria microcalyx</i> Sagot | a | x | | Z |
| PALMACEAE | | | | |
| <i>Astrocaryum vulgare</i> Mart. | "A", commun | | x | Z |
| <i>Attalea regia</i> (Mart.) W. Boerb. | "A" | | x | Z |
| <i>Desmoncus</i> sp. | L | | x | Z |
| <i>Euterpe oleracea</i> Mart. | "A" | | | |
| <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart. | "A" | | x | Z |
| PAPILIONACEAE | | | | |
| <i>Andira</i> sp. | A | | x | Z |
| <i>Mucuna</i> sp. | L | | x | |
| <i>Ormosia coccinea</i> Jacks. | A | | x | |
| PASSIFLORACEAE | | | | |
| <i>Passiflora glandulosa</i> Cav. | L, commun | | x | Z |
| <i>Passiflora coccinea</i> Aubl. | L | | x | Z |
| <i>Passiflora</i> sp. | L | | x | Z |
| PIPERACEAE | | | | |
| <i>Piper</i> sp. | a | | x | Z |
| <i>Piper</i> sp. | a | | x | Z |
| POLYGONACEAE | | | | |
| <i>Coccoloba latifolia</i> Lam. | A | | x | Z ? |
| <i>Coccoloba</i> sp. | a | | x | Z ? |
| RUBIACEAE | | | | |
| <i>Alibertia edulis</i> (A. Rich.) A. Rich. | a | | x | Z |
| <i>Guettarida macrantha</i> Benth. | A | | x | Z |
| <i>Coutarea hexandra</i> Schum. | a | | | |
| <i>Isertia coccinea</i> (Aubl.) Gmel. | a | | x | Z |
| <i>Sabicea</i> sp. | L | | x | Z |

| | | | | | |
|--|-----------|---|---|--|----|
| RUTACEAE | | | | | |
| <i>Fagara rhoifolia</i> (Lam.) Engl.) | A | x | | | Z |
| <i>Fagara</i> sp. | A | x | | | Z |
| SAPINDACEAE | | | | | |
| <i>Cupania scrobiculata</i> L.C. Rich. | a, commun | | x | | Z |
| <i>Doliticarpus guianensis</i> (Aubl.) Gilg | L | | | | Z |
| <i>Paullinia</i> sp. (cf. <i>caloptera</i>) | L | | x | | Z |
| <i>Serjania paucidentata</i> DC. | a | | | | An |
| <i>Talisia</i> sp. | a | | x | | Z |
| SAPOTACEAE | | | | | |
| <i>Richardella macrophylla</i> (Lam.) Aubr. | A, commun | | x | | Z |
| SIMAROUBACEAE | | | | | |
| <i>Simarouba amara</i> Aubl. | A, commun | | x | | Z |
| SMILACACEAE | | | | | |
| <i>Smilax schomburgkiana</i> Kunth. | L | | | | |
| SOLANACEAE | | | | | |
| <i>Brunfelsia guianensis</i> Benth. | a | | x | | Z |
| <i>Solanum crinitum</i> Lam. | a | | x | | Z |
| <i>Solanum leucocarpon</i> L.C. Rich. | a | | x | | Z |
| <i>Solanum</i> sp. | L | | x | | Z |
| STRELITZIACEAE | | | | | |
| <i>Phenakospermum guyanense</i> (L.C. Rich) Miq. | h | | | | |
| <i>Heliconia</i> sp. | h | | | | |
| ULMACEAE | | | | | |
| <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume | a | | x | | Z |
| VERBENACEAE | | | | | |
| <i>Aegiphila racemosa</i> Velle | a | | x | | Z |
| <i>Vitex triflora</i> Vahl | a | | x | | Z |
| VIOLACEAE | | | | | |
| <i>Amphirrhox aff. surinamensis</i> Eichler | a | | x | | Z |
| VITACEAE | | | | | |
| <i>Cissus erosa</i> Rich. | L | | x | | Z |
| ZINGIBERACEAE | | | | | |
| <i>Costus</i> sp. | h | | | | Z |

lors des récoltes de fruits au sol, le long des transects régulièrement parcourus pour le calcul des productions, un plus grand nombre d'espèces ont été prises en considération sans que leur identification ait pu être toujours effectuée au niveau spécifique.

La station de Cabassou se présente comme une forêt à *Virola* (Myristicaceae) et à Légumineuses avec notamment les genres *Inga* et *Hymenaea*, qui prédominent à côté des deux palmiers les plus communs, l'Awara (*Astrocaryum vulgare*) et le Maripa (*Attalea regia*).

L'histogramme des classes de diamètre de tronc, sur l'échantillon d'un hectare (fig. 5 A) ne comprend que six individus de diamètre supérieur à 60 cm : *Didymopanax morototoni* (Araliaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae), *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). En fait, le *Simarouba* et l'*Hymenaea* sont en

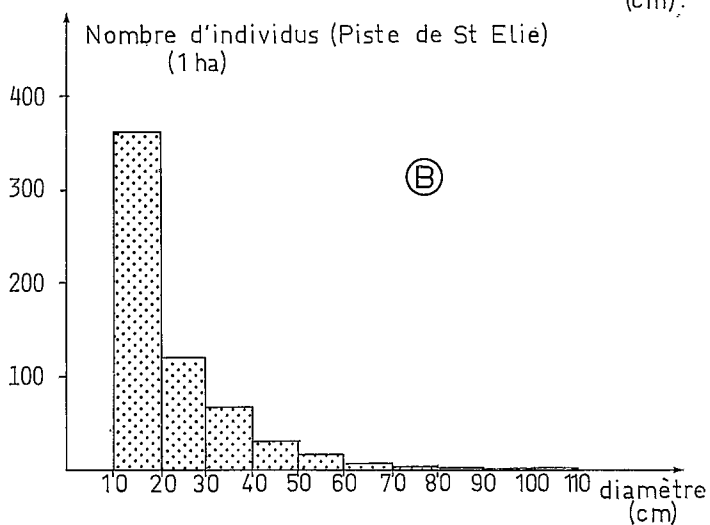
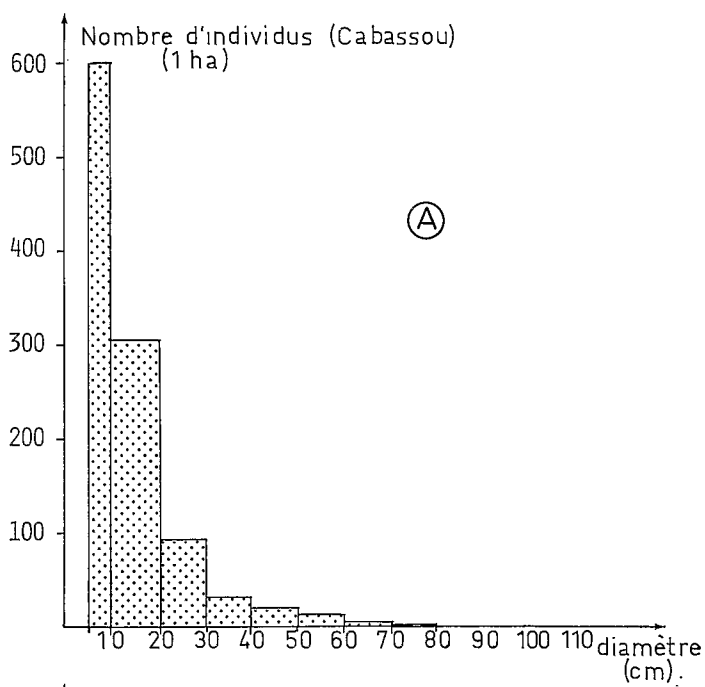


Figure 5. — A) Histogramme des espèces végétales relevées sur 1 hectare dans la forêt de Cabassou.

B) Histogramme des espèces relevées sur 1 hectare de forêt primaire, sur la piste de Saint-Elie (d'après Puig, 1979).

Guyane protégés par l'homme, et, à ce titre, constituent des témoins de son action sur le peuplement forestier ancien. Par contre, le « Molototo » *Didymopanax morototoni*, est une espèce pionnière qui persiste lorsque la forêt vieillit (A. Hladik, 1970). Ces trois espèces ne se régénèrent plus dans le sous-bois. D'autres, au contraire, sont représentées par un continuum d'individus de classes d'âge variées et se substitueront probablement aux espèces moins bien représentées. C'est le cas de *Inga peyzifera*, *Virola melinonii* et *Ocotea oblonga*.

Ce stade de la régénération forestière correspond à une forêt d'environ 80 ans, ce qui a été confirmé par les données historiques (Grenand, comm. pers.).

Nous présentons sur le tableau II et la figure 6 les genres et familles les plus représentatifs en nombre d'individus ainsi qu'en surface terrière (surface totale de la section des troncs à 1,30 m du sol). Cette dernière mesure se révèle en effet être l'un des meilleurs indicateurs de la biomasse des espèces arborescentes

TABLEAU II

Comparaison entre le nombre d'individus et la surface terrière des principaux genres.

Inventaire d'un hectare portant sur tous les individus érigés à partir de 5 cm de diamètre.

| | | individus nb/ha | Surface terrière m ² /ha |
|----|---|--------------------|---|
| 1 | MYRISTICACEAE (<i>Virola</i>) | 132 | 1,93 |
| 2 | SAPINDACEAE (<i>Cupania</i>) | 118 | 0,82 |
| 3 | MIMOSACEAE (<i>Inga</i>) | 86 | 2,84 |
| 4 | CHRYSOBALANACEAE (<i>Hirtella</i>) | 68 | 0,60 |
| 5 | LAURACEAE (<i>Ocotea</i>) | 53 | 2,18 |
| 6 | FLACOURTIACEAE (<i>Casearia</i>) | 52 | 0,23 |
| 7 | CAESALPINIACEAE (<i>Hymenaea</i>) | 46 | 3,66 |
| 8 | ANNONACEAE (<i>Xylopia</i> , <i>Guatteria</i>) | 45 | 1,35 |
| 9 | BORAGINACEAE (<i>Cordia</i>) | 44 | 1,15 |
| 10 | MORACEAE (<i>Cecropia</i> , <i>Ficus</i>) | 41 | 0,53 |
| 11 | LECYTHIDACEAE (<i>Gustavia</i>) | 41 | 0,22 |
| 12 | BURSERACEAE (<i>Protium</i>) | 30 | 0,36 |
| 13 | APOCYNACEAE (<i>Himatanthus</i>) | 28 | 0,66 |
| 14 | SIMARUBACEAE (<i>Simarouba</i>) | 10 | 1,22 |
| 15 | ARALIACEAE (<i>Didymopanax</i>) | 8 | 1,45 |
| 16 | PALMACEAE (<i>Astrocaryum</i> , <i>Attalea</i>) | 30 | 1,55 |
| 17 | LIANES | 62 | 0,22 |

et permet de juger sur la figure 6 l'importance relative des genres ou des familles dont les fruits sont consommés par les animaux étudiés. La surface terrière totale à Cabassou atteint 24,7 m² par hectare, et se répartit comme suit : arbres et arbustes : 22,92 m² ; palmiers : 1,55 m² ; lianes : 0,22 m². Les palmiers ont été mesurés et comptés dès que leur stipe apparaît au-dessus du sol. Quant aux lianes, elles sont sous-estimées car beaucoup d'entre elles

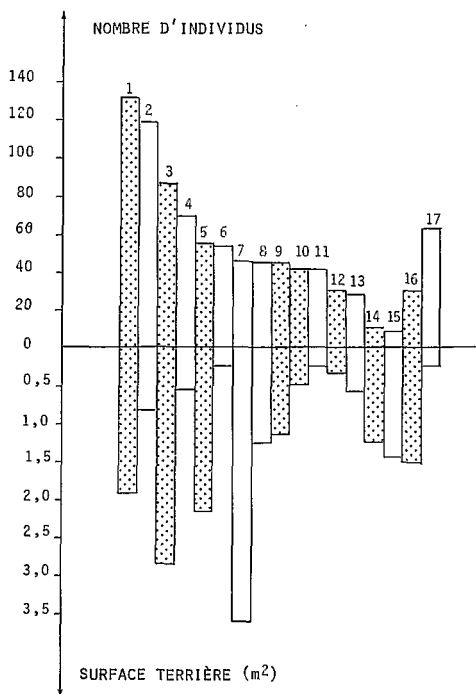


Figure 6. — Nombre d'individus et surface terrière totale pour chacune des familles les plus représentées dans le relevé d'un hectare de Cabassou. Les numéros correspondent aux familles répertoriées au Tableau II. Les colonnes en pointillé représentent les familles dont les fruits sont consommés par les animaux étudiés.

n'atteignent que rarement 5 cm de diamètre. Par ailleurs, la biomasse ou la production potentielle des lianes ne peut être estimée selon le même critère que pour les arbres (surface terrière). Une espèce comme *Passiflora glandulosa*, qui est présente dans les très jeunes forêts secondaires, se maintient également dans les secteurs les plus vieux de notre terrain d'étude avec des tiges pouvant dépasser 5 cm de diamètre.

Dans un relevé comparatif effectué sur un hectare de forêt primaire (Puig, 1979), les familles les plus représentatives ne sont

pas les mêmes que celles de Cabassou : Lecythidaceae, Caesalpinaceae, Euphorbiaceae et Chrysobalanaceae. L'histogramme de ce relevé qui compte 145 espèces (fig. 5 B), nous montre l'importance des arbres de gros diamètre (23 arbres de D.B.H. égal ou supérieur à 60 cm) et une surface terrière totale de 38,3 m², bien supérieure à celle de notre terrain d'étude.

Les analyses floristiques et structurales permettent d'appréhender la dynamique forestière dont Oldeman (1974) a démontré certains mécanismes. Une analyse plus précise de la dynamique propre à chaque espèce au cours des stades successifs de la régénération forestière implique aussi l'étude détaillée de l'influence du monde animal dans le transport des graines et la survie des végétaux consommés. Ainsi se pose le problème de l'évolution de la forêt et du rôle joué par les animaux dans l'apparition et la répartition spatiale des espèces végétales qui se succèdent.

D. — FAUNE

Les espèces de mammifères que l'on trouve en forêt secondaire existent aussi en forêt primaire, par contre, certaines espèces de la forêt primaire ne se retrouvent pas en forêt secondaire. Comme pour la flore, la faune mammalienne de la forêt secondaire est moins diversifiée que dans les zones primaires mais les densités de population que l'on y trouve sont plus élevées pour beaucoup de ces espèces, en particulier pour les Marsupiaux.

Sur le terrain de Cabassou, nous avons répertorié les espèces de mammifères figurées au tableau III pour lesquelles nous donnons, en fonction des résultats du piégeage et des observations directes, un indice d'abondance : occasionnel (*), régulier mais peu abondant (**), moyennement abondant (***), abondant (****).

Notre programme d'étude ne nous a pas amenés à collecter les chauves-souris qui sont très abondantes dans tous les milieux néotropicaux. En plus des formes insectivores, plusieurs espèces frugivores et nectarivores non déterminées ont été observées à Cabassou.

Les oiseaux n'ont pas fait non plus l'objet d'une étude particulière. Les grandes espèces frugivores (aras, grands perroquets, toucans) n'ont pas été observées à Cabassou. Par contre les petits ou moyens frugivores appartenant en particulier aux familles des Cotingidae, Thraupidae, Tyranidae, Pipridae, Icteridae, étaient abondants, leur rôle, comme celui des chauves-souris frugivores, sera discuté plus loin.

Les oiseaux prédateurs sont bien représentés à Cabassou, en particulier par un gros Autour (*Accipiter sp.*), une espèce d'Aigle (*Spizaetus sp.*) et un gros Rapace nocturne (probablement *Strix perspicillatus*) que nous avons observé à deux reprises capturer le marsupial arboricole *Caluromys philander*.

TABLEAU III

Liste des mammifères présents à Cabassou et abondance relative exprimée par un indice compris entre 1 et 4 : * occasionnel ; ** rare ; *** moyennement abondant ; **** abondant.

| | | |
|-----------------|--|---------|
| MARSUPIAUX | | |
| Didelphidae | | |
| | <i>Didelphis marsupialis</i> | x x x x |
| | <i>Philander opossum</i> | x x x x |
| | <i>Caluromys philander</i> | x x x x |
| | <i>Marmosa cinerea</i> | x x x |
| | <i>Marmosa murina</i> | x x x x |
| | <i>Monodelphis brevicaudata</i> | x x |
| PRIMATES | | |
| Callitrichidae | | |
| | <i>Saguinus midas</i> (Tamarin à mains dorées) | x x x |
| Cebidae | | |
| | <i>Alouatta seniculus</i> (Singe hurleur) | x x |
| | <i>Saimiri sciureus</i> (Singe écureuil) | x |
| RONGEURS | | |
| Sciuridae | | |
| | <i>Sciurus aestuans</i> (Écureuil) | x x x |
| Herethizontidae | | |
| | <i>Coendou prehensilis</i> (Porc-épic arboricole) | x x x x |
| Dasyproctidae | | |
| | <i>Agouti paca</i> (Pac) | x x x |
| | <i>Dasyprocta aguti</i> (Agouti) | x x x |
| Echimyidae | | |
| | <i>Proechimys cuvieri</i> | x x x x |
| | <i>Echimyus armatus</i> | x x |
| Cricetidae | | |
| | <i>Oryzomys (Oecomys) concolor</i> | x x x |
| EDENTES | | |
| Bradypodidae | | |
| | <i>Bradypus tridactylus</i> (Paresseux à trois doigts) | x x x x |
| | <i>Choloepus didactylus</i> (Paresseux à deux doigts) | x x x |
| Myrmecophagidae | | |
| | <i>Cyclopes didactylus</i> (Fourmilier myrmidon) | x x |
| Dasypodidae | | |
| | <i>Dasypus novemcinctus</i> (Tatou à neuf bandes) | x x x |
| ARTIODACTYLES | | |
| Cervidae | | |
| | <i>Mazama gouazoubira</i> (Cariacou) | x x |
| FISSIPEDES | | |
| Felidae | | |
| | <i>Panthera onca</i> (Jaguar) | x |
| | <i>Felis pardalis</i> (Ocelot) | x x |
| Mustelidae | | |
| | <i>Eira barbara</i> (Taïra) | x |
| Procyonidae | | |
| | <i>Potos flavus</i> (Kinkajou) | x x x |
| | <i>Nasua nasua</i> (Coati) | x |

Les Reptiles observés sur le terrain d'étude et pouvant avoir des relations directes avec les mammifères étudiés sont les espèces prédatrices de Vertébrés, à savoir :

Boïdés : Le Boa de Cook *Corallus enhydris* (petite espèce arboricole fréquente, capable de tuer des proies de la taille d'une grosse souris) et le Boa arc-en-ciel *Epicrates cenchria* (espèce terrestre pouvant capturer des proies pesant jusqu'à 400 g).

Crotalidés : *Lachesis muta* (grosse espèce terrestre). Un individu tué sur le terrain de chasse avait mangé un *Philander opossum*. *Botrops atrox* existe probablement mais n'a pas été observé.

Elapidés : Plusieurs espèces ont été rencontrées à Cabassou, les plus grosses d'entre elles sont *Spilotes sp.* (prédateur d'oiseaux) et *Clelia clelia* (prédateur de serpents).

La faune de serpents doit jouer un rôle assez important dans la prédation des mammifères, particulièrement pour les jeunes et les petites espèces de Marsupiaux. Un *Marmosa cinerea* femelle suivi par radio-tracking fut retrouvé sous forme de pelote de réjection de serpent, grâce à son émetteur qui fonctionnait encore !

*
**

Il serait impossible d'inventorier tous les groupes zoologiques (1) présents sur notre terrain d'étude, aussi nous sommes-nous limités aux espèces ayant le maximum d'interactions avec les mammifères étudiés. Signalons cependant que l'abondance des insectes volants a été contrôlée mensuellement par piégeage lumineux à 1,5 m et 15 m du sol (6 nuits de piégeage par mois lunaire). Les données obtenues sur les différents Ordres d'insectes seront publiées séparément (Degallier *et al.*, en prép.) ; cependant, une partie de ces résultats quantitatifs sera présentée pour expliquer certaines différences du régime alimentaire des marsupiaux qui se nourrissent à la fois de fruits et d'insectes.

II. — LES MAMMIFERES FRUGIVORES ARBORICOLES NOCTURNES

Ces mammifères constituent un groupe à part du fait de leurs particularités écologiques. Grimpeurs et, pour certains d'entre eux, sauteurs, leurs poids s'échelonnent de 10 g à plusieurs kg, mais tous évoluent dans un espace à trois dimensions en se répétant

(1) Dans le cadre du programme d'étude des arbovirus (ORSTOM-Institut Pasteur), N. Degallier a réalisé une étude des moustiques de Cabassou, alors que Y. Robin et M. Lhuillier ont fait des recherches de fractions complémentaires d'anticorps viraux à partir des prises de sang que nous faisons régulièrement sur la population de marsupiaux.

par la vue dans des conditions de luminosité extrêmement faibles : environ 1/100^e de la lumière pénètre dans le sous-bois, soit environ 5 μ Lux pendant la nuit d'après les mesures effectuées par Pariente (1980) dans d'autres types de forêt. Le mode de vision des mammifères arboricoles nocturnes est très différent de celui de leurs homologues diurnes. Chez les espèces nocturnes qui ont fait l'objet d'études détaillées (Prosimiens), les formes sont discernées essentiellement par les contrastes lumineux, car les différences de longueurs d'onde ne sont que très partiellement perçues (Pariente, 1980) et c'est principalement par l'odorat que ces animaux détectent les fruits mûrs. Ces particularités en font donc un groupe à considérer séparément si l'on veut étudier les interactions plantes-animaux, la couleur des fruits étant un caractère beaucoup plus important lorsque l'on considère les oiseaux et les mammifères diurnes (Ridley, 1930).

Les chauves-souris frugivores (Phyllostomatidae) qui n'ont pas été étudiées jouent aussi un rôle dans la dissémination des toutes petites graines, comme celles des *Ficus*, mais ne participent que dans une faible mesure à l'exploitation des fruits consommés ordinairement par les frugivores arboricoles nocturnes non volants.

Les frugivores terrestres n'interviennent qu'après la chute des fruits sur le sol et n'ont d'importance dans la dissémination des graines que pour certaines espèces végétales à très grosses graines difficilement véhiculables par les espèces arboricoles.

Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes, qui forment donc un groupe fonctionnel distinct, sont représentés à Cabassou par trois groupes : Marsupiaux (Didelphidae), 5 espèces ; Rongeurs, 3 espèces et Carnivores (Procyonidae), 1 espèce (Tab. IV). Tous ces mammifères sont très largement répandus en Guyane (Dubost, comm. pers.). Dans les forêts tropicales sud-américaines, une espèce peut parfois être remplacée par une autre du même genre, qui est son homologue écologique. C'est le cas par exemple de *Coendou rothschildi*, *Caluromys derbianus* et *Marmosa robinsoni* qui semblent remplacer à Panama *Coendou prehensilis*, *Caluromys philander* et *Marmosa cinerea* de Guyane (Eisenberg et Thorington, 1973). Certaines espèces comme *Didelphis marsupialis*, *Philander opossum*, *Potos flavus* et *Oryzomys concolor* sont très largement réparties en Amérique tropicale.

Une autre espèce de Marsupial, *Monodelphis brevicaudata*, présente sur le terrain d'étude, n'a pas été prise en considération dans la liste des frugivores arboricoles nocturnes. En effet, une femelle adulte équipée d'un émetteur radio s'est révélée complètement diurne ; elle chassait les insectes au sol sous le couvert des branches et lianes tombées à terre.

Les Primates nocturnes frugivores peuvent jouer un rôle important dans les écosystèmes forestiers de l'Ancien Monde (Charles-

TABLEAU IV

Mammifères arboricoles frugivores nocturnes de Cabassou.

| RONGEURS | MARSUPIAUX | PROCYONIDAE |
|---|---|----------------------------------|
| <i>Coendou prehensilis</i> (5 000 g) | | <i>Potos flavus</i> (3 000 g) |
| | <i>Didelphis marsupialis</i> (1 000 g) | |
| | <i>Philander opossum</i> (400 g) | |
| <i>Echimyis armatus</i> (300 g) | <i>Caluromys philander</i> (300 g) | |
| | <i>Marmosa cinerea</i> (80 g) | |
| | <i>Marmosa murina</i> (45 g) | |
| <i>Oryzomys concolor</i> (35 g) | | |

Dominique, 1977 ; Hladik *et al.*, 1980). Le Douroucouli *Aotus trivirgatus*, seule espèce de Primate nocturne en Amérique, n'a jamais été signalé en Guyane alors que son aire de répartition s'étend du Brésil à l'Amérique Centrale.

Le rôle de chacune des neuf espèces retenues au tableau IV a été défini par une analyse semblable à celle réalisée au Gabon sur les Lémuriens nocturnes (Charles-Dominique, 1971, 1977). Pour aboutir à cette analyse, les techniques de piégeage et d'observation que nous résumons ici ont été dérivées des expériences précédentes.

A. — PIÉGEAGE, OBSERVATIONS ET RADIO-TRACKING

Seuls les Marsupiaux ont fait l'objet d'un piégeage systématique.

Les grosses espèces fréquentant le sous-bois (*Didelphis marsupialis* et *Philander opossum*) ont été capturées à l'aide de pièges en grillage d'acier, modèle Tomahawk (50 × 15 × 15 cm), posés au sol. Les espèces plus petites (*Marmosa murina* et jeunes *Philander opossum*) ont été capturées à l'aide de pièges Sherman en aluminium (25 × 8 × 8 cm). Pour les espèces arboricoles, nous avons utilisé des pièges de type trébuchet (60 × 50 × 25 cm) construits et modifiés par nous-mêmes pour être, une fois armés, hissés par une corde à une branche maîtresse à 15-20 m de hauteur.

Les pièges au sol étaient disposés en ligne, tous les 10 m pour les Tomahawk (60 pièges), et tous les 20 m pour les Sherman (20 pièges), sur trois séries de layons, chacune des trois séries étant utilisée les deux premiers jours de la semaine, de façon à « couvrir » l'ensemble du terrain en trois semaines. Pour

les animaux de la canopée, nous avons disposé de 10 pièges placés en 12 points disséminés sur le terrain d'étude. Les pièges étaient appâtés à la banane.

Les animaux capturés étaient marqués (pastille de plastique, numérotée, fixée à l'oreille), pesés et mesurés. L'état d'émergence et d'usure des dents étaient notés (évaluation de l'âge). Pour les mâles, la taille des testicules était mesurée au pied à coulisse (à travers le scrotum) ; pour les femelles, l'état de développement de la poche marsupiale et des mamelles, la présence ou l'absence de jeunes dans la poche étaient notées ainsi que le nombre et la taille de ceux-ci. Les jeunes étaient marqués individuellement par l'ablation de la dernière phalange de 1 à 4 doigts selon des combinaisons variées. Cette amputation ne provoque pas d'hémorragie chez ces petits animaux dont les doigts, très peu irrigués, cicatrisent en deux jours.

Les individus capturés étaient examinés en détail tous les 20 à 30 jours. Pour cette manipulation les adultes recevaient une injection intramusculaire de Kétamine à 4-5 mg/100 g qui les endort pendant 15 à 20 minutes.

En 14 mois, nous avons ainsi opéré 2 658 captures sur 669 individus, dont 295 marqués adultes ou subadultes et 374 marqués au stade « larvaire » dans la poche marsupiale, soit : *Didelphis marsupialis*, 128 individus ; *Philander opossum*, 294 individus ; *Caluromys philander*, 175 individus ; *Marmosa murina*, 50 individus et *Marmosa cinerea*, 22 individus.

Trois Coendous ont été capturés sur le terrain d'étude, l'un d'eux au fusil hypodermique, les autres à l'aide d'un collet, placé à l'extrémité d'une perche.

Les observations étaient faites de nuit, à l'aide de lampes frontales de 12 et 20 Watts alimentées par des batteries rechargeables au cadmium nickel (12 volts), fixées à un ceinturon. Les animaux sont facilement repérables au reflet rouge de leurs yeux, mais ils apprennent rapidement à détourner leur regard de la lampe et continuent leur activité sans paraître gênés, à condition que l'éclairage soit atténué.

Pour les espèces que nous pouvions capturer, nous avons utilisé des émetteurs radio miniaturisés qui, fixés au cou des animaux par un collier (fig. 7), permettent de les localiser et de les suivre à l'aide d'un récepteur et d'une antenne directionnelle portatifs. Ce système classique qui permet de retrouver les animaux pendant leur activité nocturne pour les observer à la lampe frontale a été complété par trois stations automatiques de radio-goniométrie, installées sur le terrain d'étude. Les enregistrements simultanés en trois points ont permis de reconstituer les cycles d'activité et les parcours de certains animaux pendant la nuit complète (1 seul individu à la fois par nuit) en enregistrement automatique. Pendant notre séjour, nous avons installé 49 émetteurs radio sur les espèces suivantes : *Philander opossum*, 12 ; *Caluromys philander*, 25 ; *Didelphis marsupialis*, 3 ; *Marmosa cinerea*, 2 ; *Oryzomys concolor*, 1 ; *Coendou prehensilis*, 3. Quand les piles étaient épuisées, les colliers étaient récupérés et remplacés sur d'autres individus (ou sur le même) avec une pile neuve, si bien que nous avons pu fonctionner avec une trentaine d'émetteurs radio.

B. — UTILISATION SPATIALE DU MILIEU

Une première analyse de nos observations de terrain permet de situer les différentes espèces dans leur milieu en fonction des voies de communication empruntées et de leurs localisations dans les structures du sous-bois ou de la canopée.

Chaque fois qu'un animal est rencontré de nuit, les paramètres suivants sont notés : hauteur par rapport au sol, diamètre du support, orientation du support (horizontal, oblique ou vertical), nature de ce support (sol, tronc ou branche tombés, branche, palme, feuillage mélangé de petites lianes, liane, broussailles). Bien entendu, seul l'emplacement où l'animal est surpris par le

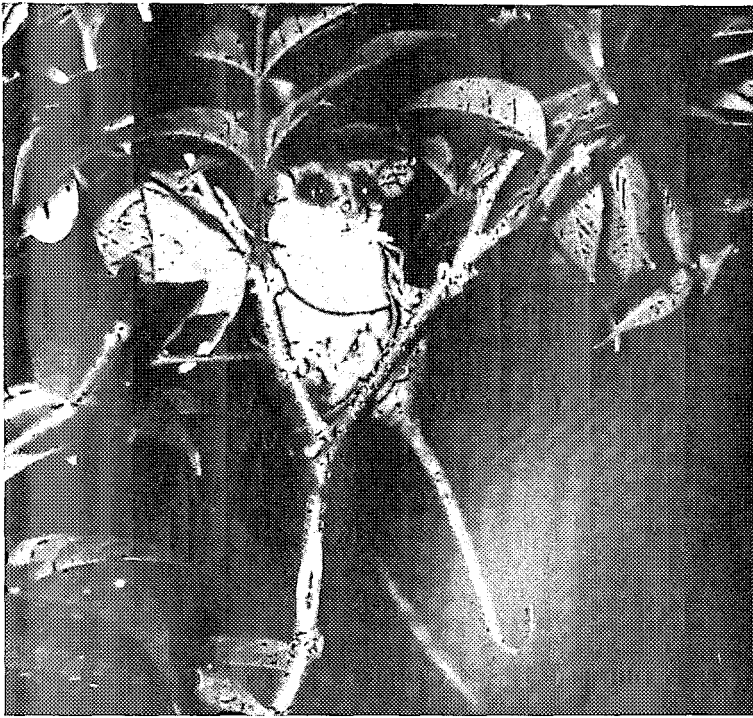


Figure 7. — *Marmosa murina* femelle allaitante équipée d'un émetteur radio. Remarquer l'absence du marsupium chez le genre *Marmosa* et les jeunes accrochés directement aux mamelles de la mère.

faisceau lumineux est retenu et tout comportement suspect, indiquant une perturbation consécutive à l'approche de l'observateur entraîne l'élimination de cette observation. Par exemple, au début de l'étude, alors que les *Philander opossum* étaient encore craintifs, ils se réfugiaient souvent sur un arbuste du sous-bois à notre approche. Après quelques mois, ils ne prêtèrent que peu d'attention à notre présence, et les observations faites à partir de ce moment-là ont pu être considérées comme valables. Par contre, les espèces qui évoluent assez haut dans les arbres sont généralement peu gênés par la présence d'un observateur au sol.

Les figures 8, 9, 10 et 11, résument l'ensemble de ces observations et mettent en évidence des différences entre espèces. A partir de ces données, nous avons représenté (fig. 12) les itinéraires des Marsupiaux et du Kinkajou en fonction des différentes structures de la forêt secondaire à des stades plus ou moins avancés de régénération.

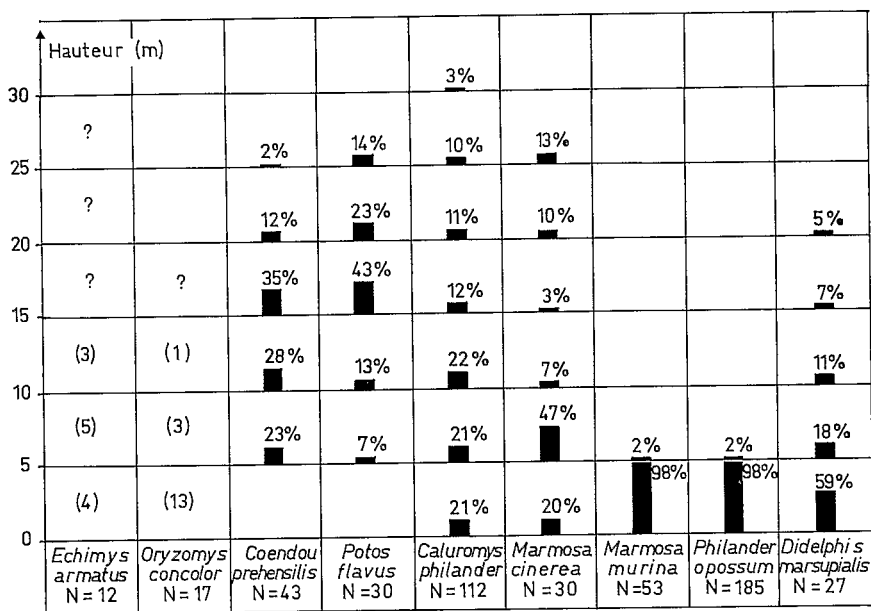


Figure 8. — Distribution des différentes espèces étudiées selon la hauteur.

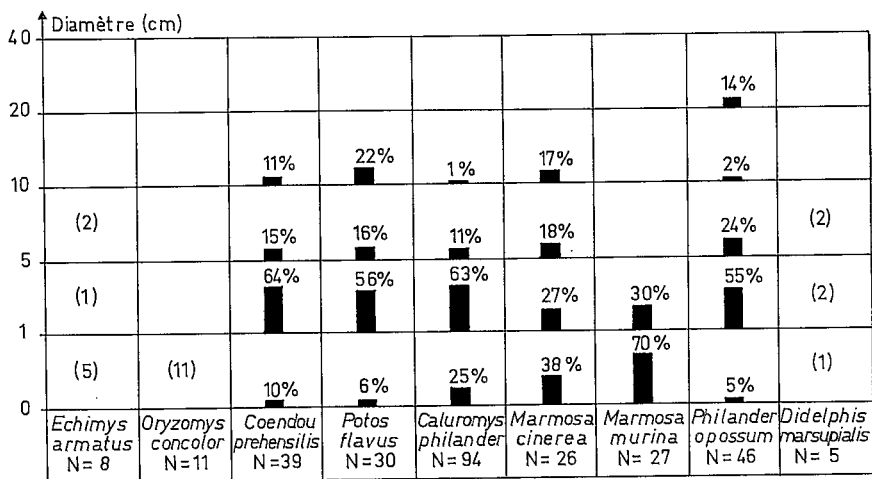


Figure 9. — Diamètre des supports utilisés par les différentes espèces.

C. — GRADIENTS DE TAILLE

La taille est un facteur important permettant à des espèces de même origine phylétique d'exploiter des ressources voisines sans entrer en compétition alimentaire directe. Le critère de taille doit être mis en corrélation avec les différences de biotopes exploités et aussi avec certaines spécialisations alimentaires. Par

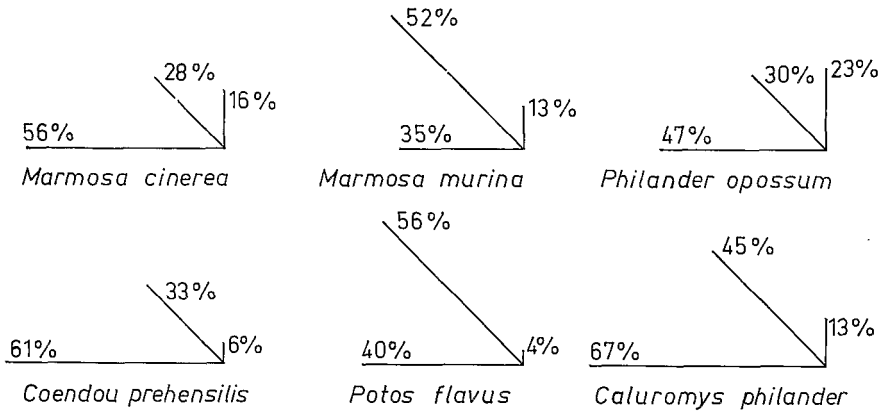


Figure 10. — Orientation des supports utilisés par les différentes espèces.

| | | | | | | | | | |
|------------------|----------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|--|
| Liane | (4) | 13% | 4% | 20% | 18% | 18% | 15% | 1% | |
| Végétation dense | (2) | (2) | | | 5% | 12% | | | |
| Palme | (2) | | | | | | | | |
| Branche | (6) | (2) | 85% | 96% | 69% | 73% | 31% | 6% | |
| Petit tronc | | | | | | | 4% | 2% | |
| Tronc couché | | | | | | | 8% | 7% | |
| Sol | (2) | | | | 1% | 2% | 27% | 70% | |
| | <i>Echymys armatus</i> N = 12 | <i>Oryzomys concolor</i> N = 17 | <i>Coendou prehensilis</i> N = 43 | <i>Potos flavus</i> N = 30 | <i>Caluromys philander</i> N = 112 | <i>Marmosa cinerea</i> N = 30 | <i>Marmosa murina</i> N = 53 | <i>Philander opossum</i> N = 185 | <i>Didelphis marsupialis</i> N = 27 |

Figure 11. — Distribution des différentes espèces en fonction de certains biotopes.

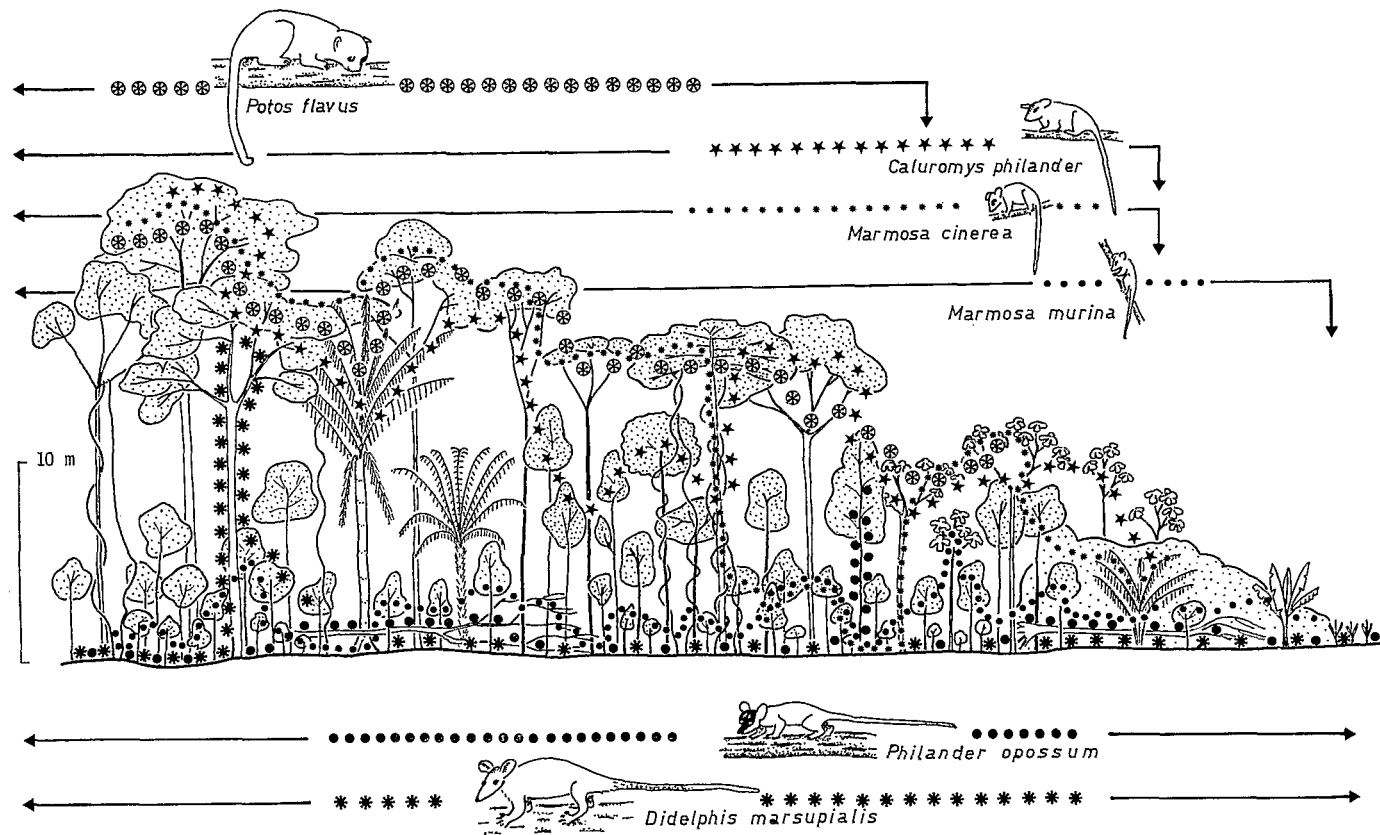


Figure 12. — Reconstitution schématique des itinéraires des cinq espèces de marsupiaux et du Kinkajou. De droite à gauche, les stades successifs de la reconstitution forestière sont figurés, et les flèches indiquent les limites de colonisation par les animaux.

exemple une petite espèce pourra se faufiler dans des milieux très encombrés, difficilement pénétrables par les grosses espèces qui, en contrepartie, seront seules à pouvoir attaquer certains fruits ou certaines proies coriaces.

A la différence des mammifères placentaires (Euthériens) chez qui le sevrage intervient quand le jeune a une taille assez voisine de celle de l'adulte, les Marsupiaux deviennent indépendants à un stade assez précoce. Comme la croissance se poursuit toute la vie ou presque (Gardner, 1973), le rapport de poids entre les plus jeunes et les plus vieux individus d'une espèce peut aller de 1 à 25 pour *Didelphis marsupialis*, de 1 à 14 pour *Philander opossum*, de 1 à 8 pour *Caluromys philander* et de 1 à 6 pour *Marmosa cinerea* et *Marmosa murina*. Chez *Didelphis marsupialis* par exemple, les jeunes deviennent indépendants à partir de 80-100 g, la reproduction a lieu à partir de 700 g et les plus vieux individus dépassent 2 000 g. Si l'on considère la longueur tête + corps, le rapport de taille entre le plus petit individu et le plus grand individu est de 2,4 pour *Philander opossum*, de 2,2 pour *D. marsupialis* et *C. philander* et de 1,7 pour *M. cinerea* et *M. murina* (fig. 13). Cette particularité rappelle ce qui existe chez les Amphibiens et les Reptiles et la variabilité de taille des Marsupiaux fait que les plus vieux individus d'une espèce sont plus grands que les jeunes individus de l'espèce « supérieure ». Ce continuum va de 15 g et 7,5 cm à plus de 2 000 g et 50 cm si l'on considère ensemble les cinq espèces de Cabassou. Cependant, si l'on envisage les biotopes préférentiels de chaque espèce, mis en évidence par les observations décrites ci-dessus (fig. 12), nous pouvons reconnaître un ensemble d'espèces du sous-bois et un ensemble d'espèces de la canopée. Dans chacun de ces ensembles, la taille des différentes espèces s'échelonne sans superposition importante (fig. 13). Nous avons ajouté le Kinkajou (*Potos flavus*) à l'ensemble des Marsupiaux dont il peut être un concurrent pour la consommation des fruits de la canopée.

Les Rongeurs arboricoles doivent être considérés séparément car ils se nourrissent essentiellement de graines immatures à un stade où les Marsupiaux et le Kinkajou n'exploitent pas encore ces espèces végétales. Nous les avons donc représentés par un ensemble distinct sur la figure 13. Les données biométriques sur ces trois espèces de Rongeurs sont insuffisantes pour établir des classes de tailles, mais les quelques mesures dont nous disposons montrent des différences suffisantes pour séparer les espèces.

D. — DENTURE

Les deux groupes de mammifères étudiés, Rongeurs d'une part, Marsupiaux et Kinkajou d'autre part, ont des dentures bien différentes que l'on peut aisément mettre en rapport avec leurs stratégies alimentaires. Les Rongeurs, grâce à leurs incisives déve-

loppées et spécialisées, peuvent ouvrir des fruits durs immatures pour en extraire les jeunes graines. Par contre, la consommation de pulpes de fruits mûrs ne nécessite pas de telles adaptations et les Marsupiaux, tout comme le Kinkajou, ont une denture peu spécialisée. Ils peuvent se servir de leurs canines et premières prémolaires pour ouvrir certaines gousses indehiscentes (*Inga spp.* par exemple) ; mais en général, chez les Marsupiaux, ce sont les prémolaires et les molaires qui jouent le rôle essentiel dans la mastication des petites proies qui complètent leur régime frugivore.

FRUGIVORES - GRANIVORES
STRATE SUPÉRIEURE

Oryzomys concolor ?
Echimyus armatus ?
Coendou prehensilis

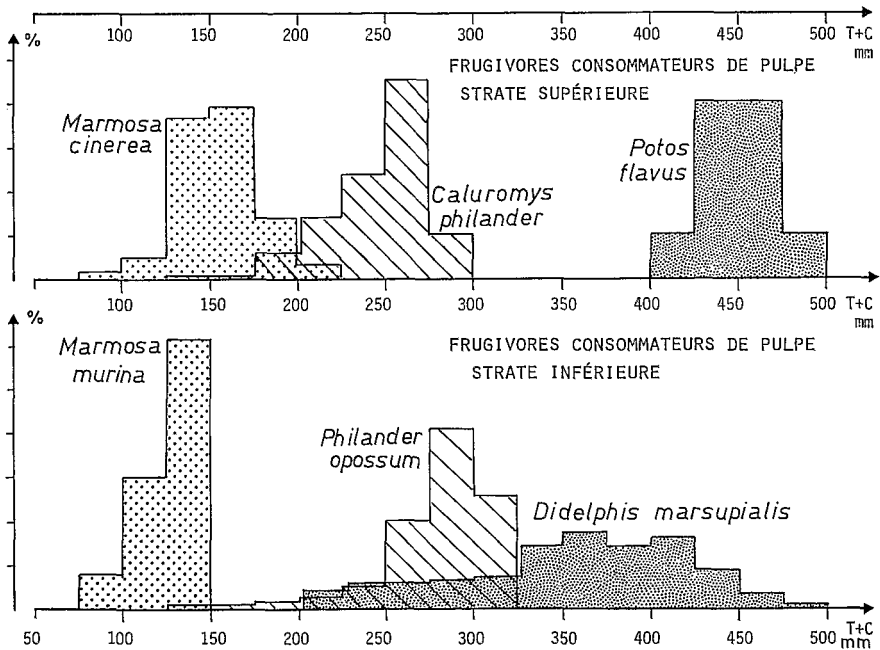


Figure 13. — Gradients de taille (longueur tête + corps) des divers ensembles de mammifères frugivores étudiés à Cabassou.

Marmosa murina (N = 71) ; *Philander opossum* (N = 470) ; *Didelphis marsupialis* (N = 114) ; *Marmosa cinerea* (N = 59) ; *Caluromys philander* (N = 347) ; *Potos flavus* (N = 7) ; *Oryzomys concolor* (N = 3) ; *Echimyus armatus* (N = 1) ; *Coendou prehensilis* (N = 10).

La taille des dents est directement corrélée à celle des animaux, et les gradients de taille décrits précédemment peuvent donc jouer un rôle déterminant sur le choix des aliments (par exemple les gousses de différentes duretés et de différentes tailles). Cependant, les jeunes Marsupiaux sont sevrés alors qu'ils ont une taille bien inférieure à celle de l'adulte et il semble que le système d'éruption dentaire de cette sous-classe de mammifères soit adapté à cette situation. Au moment du sevrage, en effet, la formule dentaire est la suivante :

$$\frac{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad I_4 \quad I_5 \quad C \quad P_1 \quad P_2 \quad p_3 \quad M_1}{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad I_4 \quad \quad \quad C \quad P_1 \quad P_2 \quad p_3 \quad M_1}$$

sans toutefois que toutes ces dents aient complètement fini d'émerger. Contrairement aux mammifères placentaires qui changent toutes leurs incisives, canines et prémolaires (1), les Marsupiaux n'ont qu'une seule dent lactéale, la troisième prémolaire. Durant les premiers mois de leur vie autonome, les jeunes ne sont pas handicapés par la perte de dents lactéales. Les premières dents continuent de croître progressivement, suivies des trois dernières molaires qui émergent peu à peu, d'avant en arrière, augmentant ainsi la surface masticatrice au fur et à mesure de la croissance, jusqu'à l'acquisition de la denture définitive (2)

$$\frac{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad I_4 \quad I_5 \quad C \quad P_1 \quad P_2 \quad P_3 \quad M_1 \quad M_2 \quad M_3 \quad M_4}{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad I_4 \quad \quad \quad C \quad P_1 \quad P_2 \quad P_3 \quad M_1 \quad M_2 \quad M_3 \quad M_4}$$

Quand la quatrième molaire émerge, la troisième prémolaire est changée, 6 à 7 mois après le sevrage.

Chez les Marsupiaux étudiés ici, la morphologie des dents est très voisine d'une espèce à l'autre, et ce sont les gradients de taille des dents qui jouent un rôle dans la différenciation des régimes alimentaires.

E. — APPAREIL DIGESTIF

La morphologie du tractus digestif des mammifères implique non seulement un travail mécanique, et par conséquent des correspondances avec les choix d'aliments de différentes tailles et duretés (transit des graines par le canal intestinal), mais aussi et surtout des rapports directs à la composition biochimique du régime alimentaire. Dans ce domaine, les cas les mieux connus

(1) Chez les mammifères placentaires la formule primitive est différente :

$$\frac{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad C \quad PM_1 \quad PM_2 \quad PM_3 \quad PM_4 \quad M_1 \quad M_2 \quad M_3}{I_1 \quad I_2 \quad I_3 \quad C \quad PM_1 \quad PM_2 \quad PM_3 \quad PM_4 \quad M_1 \quad M_2 \quad M_3}$$

(2) Nous avons observé une 5^e molaire surnuméraire chez un *Didelphis marsupialis*.

sont ceux des consommateurs de feuillage (Moir, 1967) dont on oppose l'extrême développement de l'estomac ou de l'intestin postérieur (où s'opère la rupture des liaisons β des chaînes cellulose), à celui des carnivores et des consommateurs d'insectes dont les dimensions relatives sont beaucoup plus modestes. La mise en évidence de ces différences morphologiques, beaucoup moins marquées chez les animaux frugivores dont le régime est en fait un mélange de différents éléments, nécessite des mesures comparatives suffisamment précises. C'est dans ce sens que nous avons examiné les différentes espèces de Marsupiaux, animaux à régime mixte frugivore-animalivore, plus ou moins différencié dans un sens ou dans l'autre selon l'espèce. Si nous comparons par exemple le tractus digestif de *Caluromys philander*, dont le caecum et le colon sont relativement bien développés, (fig. 14 A) à celui de *Philander opossum* (fig. 14 B), les différences de proportions sont suffisamment marquées pour être décelables sur nos croquis de dissection, et l'on peut penser que la première espèce est adaptée à un régime nécessitant une dégradation bactérienne relativement poussée, comme chez certains Prosimiens consommateurs de gommés (voir revue in Hladik, 1979).

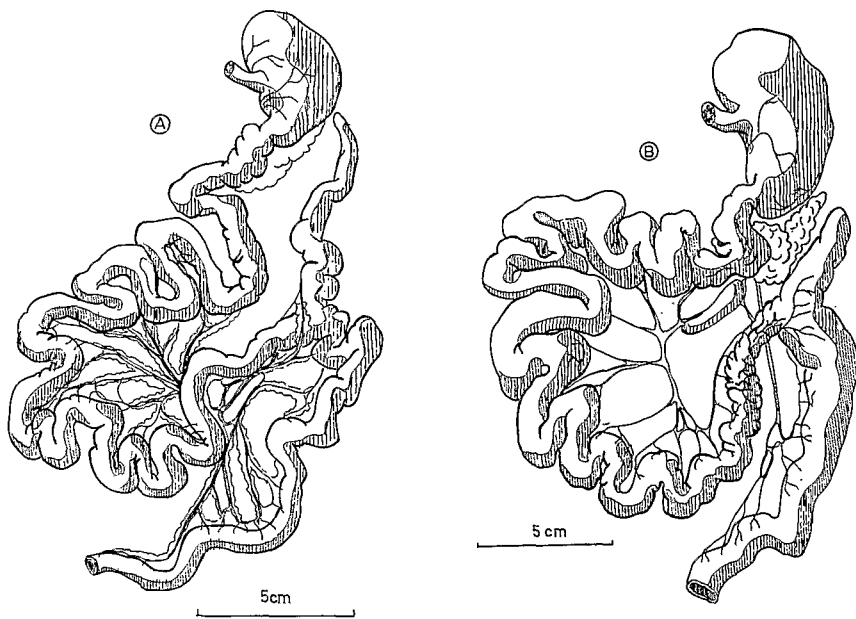


Figure 14. — Morphologie comparée du tractus digestif des marsupiaux. Les dessins, effectués en cours de dissection, permettent de mettre en évidence les dimensions des différentes sections (mesures vérifiées après dissection complète) en les ramenant à des échelles comparables.

A — *Caluromys philander* ; B — *Philander opossum*.

Par contre, la comparaison des tractus digestifs des autres espèces, ramenés à une même échelle (fig. 15), ne montre pas de différences évidentes. Les mensurations du tractus digestif, effectuées sur des animaux sauvages selon le protocole de Hladik (1967), seront donc un indicateur de la tendance du régime. Nous avons analysé ces mesures en volumes et surfaces par la méthode récemment développée sur un ensemble de Primates à régimes frugivores mixtes qui ont été comparés à une série de mammifères à régimes plus diversifiés (Chivers et Hladik, 1980).

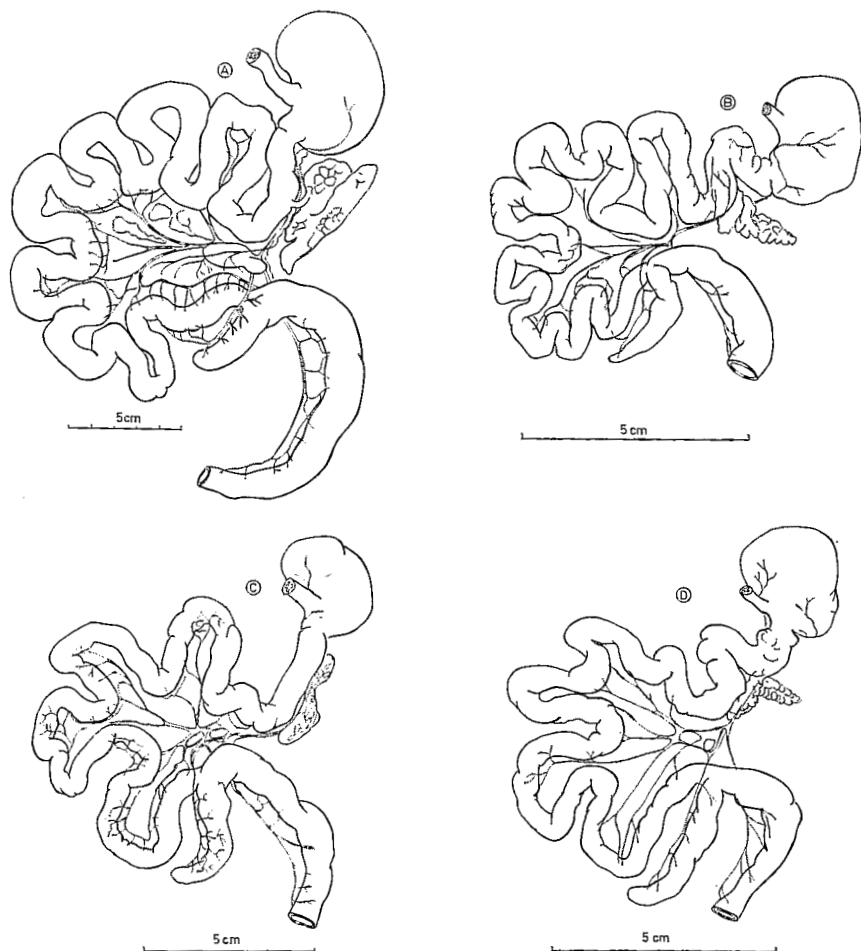


Figure 15. — Morphologie du tractus digestif des marsupiaux (dessins effectués comme pour la figure 14).

A — *Didelphis marsupialis* ; B — *Marmosa murina* ; C — *Marmosa cinerea* ;
D — *Monodelphis brevicaudata*.

Cette méthode d'analyse que nous ne détaillerons pas ici consiste à prendre pour référence les droites de régression obtenues pour des groupes à régimes alimentaires homologues et à « situer » une espèce par rapport à ces groupes. Chacune des droites de régression ayant été obtenue en fonction des dimensions corporelles (qui influent beaucoup et selon des lois relativement complexes sur le rapport surface/volume du tractus digestif), nous éliminons par cette méthode le facteur d'allométrie et centrons la comparaison sur le paramètre « régime alimentaire ». Les chiffres trouvés selon le volume interne du tube digestif permettent un premier classement des animaux selon leur tendance plus ou moins « insectivore » (chiffres négatifs allant jusqu'à — 100 pour un régime insectivore non complété par des fruits).

Marmosa cinerea — 13,0

Philander opossum — 16,8

Marmosa murina — 34,3

Didelphis marsupialis — 51,0

Caluromys philander — 86,8

Monodelphis brevicaudata — 95,8

Il apparaît très probable que le genre *Monodelphis* se nourrisse essentiellement des petits invertébrés du sous-bois, et effectivement, en piégeant à Cabassou, deux individus seulement ont été capturés dans des pièges appâtés à la banane. Pour les autres espèces, il est difficile de se baser exclusivement sur ces indices car les proportions de proies et de fruits ingérés sont assez proches d'une espèce à une autre ; nous nous baserons davantage sur les observations directes pour préciser ce point (voir plus loin).

Le cas du Kinkajou, *Potos flavus*, est beaucoup plus remarquable. Ce Procyonidae (Ordre des Fissipèdes, ou Carnivores) qui ne consomme que des fruits, possède un intestin simple sans cæcum, très semblable à celui de la Nandinie (*Nandinia binotata*), Viverridae africain, dont le tractus digestif est décrit dans Chivers et Hladik, 1980. Les mensurations du petit intestin et du côlon ayant été effectuées après dissection sous la loupe binoculaire (pour repérer les villosités et les cryptes), la comparaison des volumes internes et des surfaces de muqueuses absorbantes peut aussi être effectuée selon le protocole appliqué aux autres espèces. Les valeurs trouvées (— 91,3 et — 90,0) évoquent un régime essentiellement carnivore, encore plus que dans le cas de la Nandinie (— 88,7). Ce sont en fait les seuls cas où les mesures intestinales ne correspondent pas du tout à celles d'autres mammifères à régimes homologues. La majorité des espèces appartenant à l'Ordre des Fissipèdes ont des régimes très riches en proies animales et la morphologie de leur denture comme celle de leur tube digestif, est adaptée à ce type de nourriture. Les rares Fissipèdes à régime très frugivore (Kinkajou et Nandinie) ont conservé ces caractéristiques morphologiques de Carnivores qui semblent

compatibles avec le régime alimentaire riche en fruits. Cela laisse supposer un mécanisme éco-physiologique très particulier. La Nandinie absorbe les glucides des fruits de façon beaucoup moins efficace que les Primates (Charles-Dominique, 1978). Il semblerait aussi que le Kinkajou ingère une grande quantité de pulpe de fruit pour compenser la trop faible absorption par un intestin de type carnivore. Les observations de terrain ont en effet confirmé la rapidité du transit digestif des graines d'*Inga spp.* consommées par le Kinkajou qui peut déféquer peu de temps après le début du repas.

Les différenciations de l'appareil digestif des Rongeurs portent surtout sur le développement relatif des parties cardiales et pyloriques de l'estomac dont le rôle est assez mal connu (Carleton, 1973). Nous n'avons pas développé les investigations sur la morphologie de ce groupe adapté à un régime concentré en nutriments. Par contre, nous avons pris en considération son impact considérable sur les végétaux (destruction des jeunes graines en formation).

F. — PARTAGE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES

L'étude quantitative de l'alimentation n'a pu être réalisée qu'en combinant l'observation directe à l'examen des contenus digestifs prélevés sur des animaux tués en dehors du terrain d'étude dans une forêt secondaire à végétation similaire. Les animaux étaient abattus au fusil pendant leur période d'alimentation, les contenus stomacaux et intestinaux étaient prélevés quelques heures plus tard, et, après une pesée à l'état frais et un premier examen, ils étaient conservés dans l'alcool pour examen ultérieur plus détaillé à la loupe binoculaire. L'heure du prélèvement, le poids du contenu digestif, le nombre de graines ingérées, la proportion des proies (pour les Marsupiaux) sont des éléments indispensables si l'on veut apprécier quantitativement l'impact des différentes espèces sur leur milieu.

Nous avons résumé dans le tableau V l'ensemble des observations. Les fruits, qui représentent la majeure partie des ressources utilisées par ces animaux, ne sont pas exploités de la même façon et aux mêmes stades par les différentes espèces étudiées qui se répartissent en deux groupes. Le premier groupe est constitué par les Rongeurs qui consomment les fruits avant leur maturité, au moment où les réserves de la graine se constituent. Grâce à leurs dents spécialisées, ils ouvrent les endocarpes ou les gousses des fruits verts et mangent les graines en formation. Plus rarement, pour certaines espèces végétales, ils peuvent s'attaquer à la graine alors que le fruit est déjà mûr. Le deuxième groupe de frugivores est constitué par les Marsupiaux et le Kinkajou qui n'interviennent qu'après le passage des Rongeurs dans la mesure où tous les fruits n'ont pas été détruits et qui consomment essentiellement la pulpe

TABLEAU V

Principaux types de nourriture consommée par les animaux étudiés à Cabassou.

| | BOIS | GRAINES IMMA- TURES | PULPE DE FRUITS MURS | NECTARS | PROIES ANI- MALES |
|------------------------------|------|---------------------------|-------------------------------|---------|-------------------------|
| <i>Didelphis marsupialis</i> | | | + | | + |
| <i>Philander opossum</i> | | | + | + | + |
| <i>Caluromys philander</i> | | | + | + | + |
| <i>Marmosa cinerea</i> | | | + | + | + |
| <i>Marmosa murina</i> | | | + | | + |
| <i>Coendou prehensilis</i> | + | + | | | |
| <i>Echimyus armatus</i> | | + | | | |
| <i>Oryzomys concolor</i> | | + | | | |
| <i>Potos flavus</i> | | | + | + | ? |

charnue qui entoure la (ou les) graine(s) des fruits mûrs. A cette occasion, les graines sont le plus souvent ingérées mais elles transitent par le tube digestif et sont rejetées intactes plus ou moins loin de la plante mère. Les deux modes d'alimentation sont fondamentalement différents et, pour éviter toute ambiguïté, nous appellerons « frugivores-granivores » les animaux du premier groupe (Rongeurs) et « frugivores consommateurs de pulpes » ceux du second groupe (Marsupiaux et Kinkajou).

Dans les deux cas, les poids indiqués correspondent au poids moyen des adultes.

1) L'ensemble des frugivores-granivores

Cet ensemble se situe dans la canopée (fig. 8) et le gradient des tailles, qui sépare les espèces (fig. 13) favorise le partage des ressources entre les espèces suivantes :

— *Oryzomys (Oecomys) concolor* (environ 30 g) est une petite espèce de la taille d'une Souris domestique, observée aussi bien au sol que dans la canopée. Un mâle équipé d'un émetteur radio a été suivi 60 jours ; il exploitait un domaine de 2 ha dont le plus grand diamètre mesurait 220 m. Durant cette période, l'animal utilisait 24 dortoirs situés entre 1 m et 20 m de hauteur. Les fruits consommés sont de petite taille et ouverts à l'état immature pour leurs graines : *Solanum leucocarpum*, *Pithecellobium cf. jupunba*.

— *Echimyus armatus* (environ 400 g). De la taille d'un Rat noir, cette espèce a toujours été observée dans les arbres ou les lianes

où elle se déplaçait avec beaucoup d'agilité (fig. 16). Les graines immatures des espèces suivantes étaient consommées : *Guarea spp.*, *Virola melinonii*, *Virola sebifera*, *Connoria sp.*, *Gustavia angusta*. D'autres fruits étaient attaqués pour consommer leurs graines quelques jours avant leur maturité (*Simarouba amara*) ou une fois mûrs (*Cordia exaltata*). La pulpe de quelques fruits mûrs peut être parfois consommée ; par exemple (*Ficus spp.*, *Attalea regia*) ; dans ce cas, l'impact de cette espèce est alors très faible par rapport à celui des frugivores consommateurs de pulpe.

— *Coendou prehensilis* (environ 4 000 g). Cette espèce, très abondante dans les forêts secondaires, joue, par rapport aux autres petits Rongeurs, un rôle considérable par son action sur les arbres en cours de fructification. Malgré sa forte taille, le Coendou grimpe avec beaucoup d'agilité et accède aux branches et lianes de faible diamètre grâce à sa queue préhensile et ses mains et pieds spécialisés pour la vie arboricole (fig. 17). Ses besoins alimentaires sont énormes ; un adulte consomme dans la nuit plus de 100 g de graines immatures (soit environ 25 g en poids sec), si bien que cet animal n'exploite que les arbres ou lianes à fructification importante, délaissant les fruits dispersés ou de très petite taille qui sont surtout attaqués par les petites espèces de Rongeurs. Les végétaux suivants sont consommés à Cabassou : *Inga pezizifera*, *Inga alba*, *Inga thibaudiana*, *Paullinia cf. calop-*



Figure 16. — *Echymys armatus* photographié dans un *Ficus sp.*



Figure 17. — *Coendou prehensilis* en progression sur une petite liane, à Cabassou.
Noter la queue préhensile par sa face dorsale.

tera, *Richardella macrophylla*, *Ocotea guyanensis*, *Ocotea oblonga*, *Ocotea puberula*. Alors que tous ces fruits sont attaqués verts pour la consommation des graines non mûres, une espèce de Lauracée (n° 4) est exploitée immature pour sa pulpe encore dure. Il est intéressant de noter que tous ces fruits, quand ils sont mûrs, entrent dans une large mesure dans le régime alimentaire des Marsupiaux et du Kinkajou. En période de pénurie alimentaire, les coendous mangent le bois vert d'une Lauracée *Ocotea oblonga*.

2) L'ensemble des frugivores consommateurs de pulpe

Les Marsupiaux étudiés ici ont tous un régime alimentaire mixte composé de petites proies, de pulpe de fruits mûrs et, accessoirement, de nectar et de pollen. Ce type d'alimentation dont la fraction végétale à faible teneur en protéines (environ 5 % du poids sec, Hladik, 1977 c) est complétée par des protéines d'origine animale, se retrouve dans plusieurs groupes de mammifères et notamment dans les familles et sous-familles les plus primitives (Tenrecidae chez les Insectivores, Lorisidae et Cheirogalinae

chez les Primates, Paradoxurinae chez les Carnivores, Turpaïdae, etc. ; Charles-Dominique, 1979). Il n'est donc pas étonnant que la famille la plus primitive des Marsupiaux (Didelphidae) se caractérise également par un tel régime.

Nous avons montré (fig. 13) que les trois espèces exploitant la strate inférieure (*Marmosa murina*, *Philander opossum*, *Didelphis marsupialis*) ont des tailles assez différentes qui doivent contribuer à diminuer la compétition alimentaire.

— *Marmosa murina* (environ 45 g) (fig. 18) circule le plus souvent à quelques mètres de hauteur dans les broussailles, sur les petites lianes et les arbustes mais peut descendre au sol où il marche lentement, explorant les feuilles mortes et la partie inférieure de certains feuillages pour y rechercher des petites proies animales. Le régime alimentaire est surtout composé de petits animaux, par exemple les Coléoptères dont la taille maximum est de l'ordre de 2 cm de long. Nous avons trouvé dans les estomacs examinés les restes de nombreux Arthropodes (Fourmis, Coléoptères, Myriapodes) ainsi que les débris d'une petite Grenouille. Les fruits entrent également dans l'alimentation de *Marmosa murina* : des fragments de pulpe sont prélevés parfois sur ceux



Figure 18. — *Marmosa murina* tenant en main et consommant un fragment d'infrutescence de *Cecropia* sp.

qui sont tombés à terre ; mais seules les graines de toute petite taille (inférieure à 0,1 mm³) sont avalées et ont été retrouvées dans les tubes digestifs disséqués (*Cecropia palmata*, *Ficus* sp., *Henriettea succosa*, *Bellucia grossularioides*).

— *Philander opossum* (environ 400 g) (fig. 19) cherche pratiquement toujours sa nourriture au sol. Sur 100 individus capturés au piège, trois seulement l'ont été dans ceux placés en hauteur, alors que tous les autres l'ont été au sol. Cette espèce parcourt le sous-bois en trotinant le plus souvent sur les branches et troncs morts tombés à terre. Les zones où manquent ces supports de locomotion sont franchies assez rapidement pour rejoindre des bois morts qui sont toujours abondants en forêt secondaire. Les proies les plus variées ont été retrouvées dans les estomacs où elles forment environ 80 % de la totalité des contenus. Pendant les huit mois de saison des pluies, les lombrics entrent dans une large mesure dans l'alimentation de *P. opossum*. Ceux-ci, qui peuvent atteindre 80 cm de longueur, rampent souvent dans la litière après les fortes pluies qui détrempent le sol. Les plus grands d'entre eux ne sont d'ailleurs pas entièrement dévorés et l'on trouve parfois un morceau de lombric abandonné qui se tortille encore sur le sol. Il apparaît que *P. opossum* n'est pas le seul à consommer cette proie en grande quantité : au cours de notre étude, nous avons observé que *Didelphis marsupialis* mangeait aussi des vers de terre, et deux estomacs de Tatou (*Dasyus novemcinctus*) contenaient également des restes de lombrics. D'autres proies entrent dans le régime alimentaire de *P. opossum* qui est assez opportuniste : Coléoptères, Hyménoptères, Orthoptères, Isoptères, Chilopodes, Araignées, Odonates.

A Cabassou, les Rongeurs terrestres, *Proechimys cuvieri* capturés dans les pièges étaient parfois dévorés par les *P. opossum* qui parvenaient à les attraper à travers le grillage. *P. opossum* peut se nourrir également de cadavres et nous avons assisté à deux reprises à la consommation de cadavres de coendous dont il ne resta plus que les épines après une quinzaine de jours.

Les fruits qui entrent dans l'alimentation de *P. opossum* sont le plus souvent prélevés au sol sous les arbres reproducteurs : *Astrocaryum vulgare*, *Attalea regia*, *Virola melinonii*, *Virola sebifera*, *Virola surinamensis*, *Ocotea puberula*, *Richardella macrophylla*, *Ficus* spp., *Cordia exaltata*, *Simarouba amara*, *Protium heptaphyllum*. En général, les pulpes sont mangées et les graines recrachées sur place, à l'exception des fruits à très petites graines (*Ficus* spp., etc.).

De janvier à juin, les inflorescences de Balanophoraceae qui émergent au ras du sol sont activement recherchées par les *P. opossum* qui en lèchent le nectar suintant à la base de chaque petite fleur ; il est probable que ce comportement favorise la pollinisation de cette plante.



Figure 19. — *Philander opossum* réfugié sur un arbrisseau du sous-bois
à l'approche de l'observateur.
Remarquer les deux tâches blanches au-dessus des yeux qui lui ont valu le nom de
« Quatre yeux ».

— *Didelphis marsupialis* (environ 1 000 g) (fig. 20) chasse également au sol, mais à la différence de *P. opossum*, il monte parfois au sommet des arbres pour y manger des fruits. Ce comportement est cependant occasionnel et *D. marsupialis* peut aussi être considéré comme un petit prédateur « généraliste » du sous-bois. Dans les estomacs, nous avons retrouvé des restes de lombrics et de Coléoptères. Aux Etats-Unis, où *D. marsupialis* a colonisé de nombreux milieux, l'espèce est parfois cannibale : au printemps, les jeunes individus forment 1,6 % du régime des adultes (Wilson, 1970) ! Nous n'avons pas constaté de cannibalisme en Guyane ; par contre, quand des jeunes animaux gardés en captivité avec leur mère arrivent au moment du sevrage, ils peuvent manger l'un des leurs ou bien s'attaquer à leur mère qui se laisse dévorer la queue sans réagir, puis finit par mourir. Dans les conditions naturelles, la dispersion des portées au moment du sevrage doit probablement éviter ou diminuer ce genre d'accident que nous avons également observé chez *P. opossum* et *C. philander*.

Les fruits consommés par les Marsupiaux de plus petite taille sont également utilisés par *Didelphis marsupialis*, mais certains fruits de grosse taille lui sont également accessibles : c'est le cas, par exemple, de la pulpe des « noix de palme » de l'*Attalea regia*



Figure 20. — *Didelphis marsupialis* photographié à Cabassou après avoir été libéré d'un piège. Son odeur repoussante lui a valu le nom local de « Pian », déformation du mot puant.

que l'animal peut extraire en mâchant l'écaille fibreuse qui la protège.

Les deux espèces de Marsupiaux exploitant la canopée (*Marmosa cinerea* et *Caluromys philander*) ont, elles aussi, des tailles et comportements différents, ce qui doit contribuer à réduire la compétition interspécifique.

— *Marmosa cinerea* (environ 80 g) chasse des petites proies depuis le sol jusqu'au sommet des arbres ; il se distingue des autres Marsupiaux par sa grande mobilité. On peut facilement le reconnaître dans le haut des arbres, à sa course rapide et saccadée, et aux nombreux sauts qu'il fait entre les branches. Nous n'avons pas pu collecter assez de contenus stomacaux (3) pour pouvoir évaluer les proportions exactes de proies et de fruits entrant dans le régime alimentaire de *M. cinerea*, mais nous l'avons vu manger les fruits de *Ficus sp.*, *Inga thibaudiana*, *Simarouba amara*, *Henriettea succosa*, *Virola melinonii*, *V. sebifera*.

— *Caluromys philander* (environ 300 g) (fig. 21) est, parmi les Marsupiaux, l'espèce la plus arboricole (493 individus piégés en hauteur, contre 119 au sol). C'est d'ailleurs surtout en période de raréfaction des aliments (de juin à août) que *C. philander* descend à terre. D'après 37 contenus digestifs analysés, les proies animales sont très variées mais ne constituent qu'environ 20 % de l'alimentation : par ordre d'importance, Formicides, Coléoptères, Lépidoptères, Hémiptères, Isoptères, Orthoptères, Homoptères, blattes, Myriapodes (Atramentowicz, 1980).

La chasse se fait par exploration lente des feuillages et lianes ; l'ouïe doit guider en grande partie *C. philander* dont les pavillons des oreilles sont en perpétuel mouvement. Ce comportement oppose cette espèce à *Marmosa cinerea* dont les déplacements plus vifs impliquent probablement un type de chasse différent.

Les fruits entrent pour une large part dans le régime de *C. philander*. Plus de 25 espèces ont été recensées : *Astrocaryum vulgare*, *Bellucia grossularioides*, *Cecropia palmata*, *Cordia exaltata*, *Dichapetalum pedunculatum*, *Ficus spp.*, *Guettarda macrantha*, *Henriettea succosa*, *Inga alba*, *I. thibaudiana*, *I. pezizifera*, *Monstera sp.*, *Ocotea puberula*, Lauracée n° 4, *Passiflora glandulosa*, *Passiflora coccinea*, *Pera bicolor*, *Protium heptaphyllum*, *Richardella macrophylla*, *Rollinia exsucca*, *Simarouba amara*, *Virola melinonii*, *V. sebifera*, *V. surinamensis*, *Vismia sp.*

Lorsque les fruits se raréfient dans un secteur, *C. philander* collecte les gommés produites en toutes petites gouttes le long du tronc et des grosses branches de *Fagara rhoifolia* (Rutaceae). La consommation des gommés implique un type de digestion assez semblable à celui des consommateurs de feuillage (Hladik, 1978) et l'on remarque que le tractus digestif de *C. philander* est le seul différencié dans ce sens.

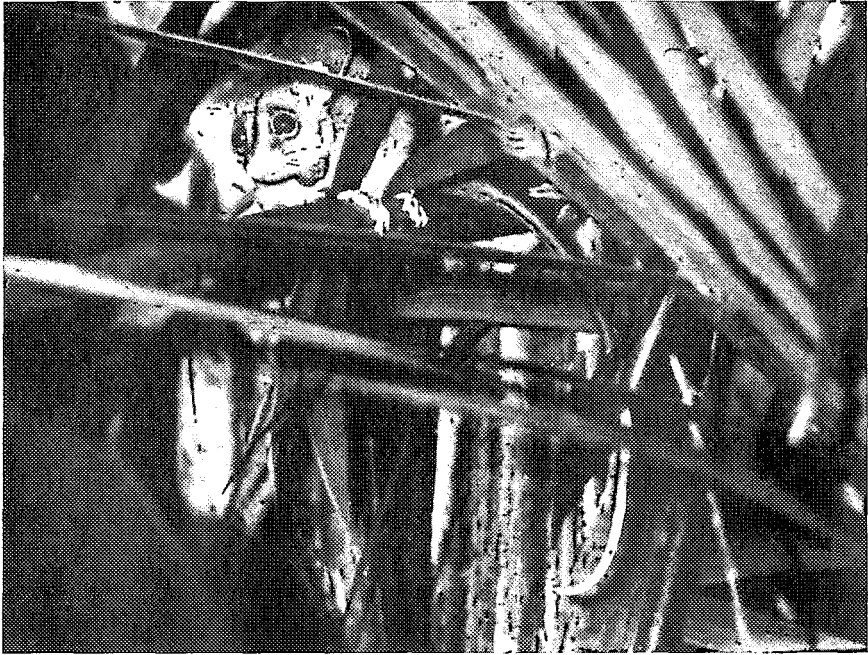


Figure 21 — *Caluromys philander* équipé d'un émetteur radio.

Certaines fleurs sont également visitées, apparemment pour consommer leur nectar (*Inga thibaudiana* et *Hymenaea courbaril* à Cabassou et *Inga ingoides* sur un terrain voisin) et dans trois des estomacs examinés, nous avons trouvé un grand nombre d'anthers appartenant à d'autres espèces.

— *Potos flavus* (environ 3 000 g) se distingue des Marsupiaux par son régime alimentaire strictement frugivore. Sur 7 contenus digestifs examinés, nous n'avons trouvé aucune trace d'insectes ou de petits vertébrés, alors que chez les animaux prédateurs, l'absorption d'une proie laisse toujours des traces, même après plusieurs jours (écailles de papillons, particules de chitine, poils de mammifères, etc., accrochés dans les replis des muqueuses digestives). Même si le Kinkajou consommait occasionnellement des proies animales, on doit considérer que c'est dans sa prise alimentaire ordinaire qu'il trouve l'essentiel des éléments nutritifs. Les protéines sont généralement peu abondantes dans les pulpes et arilles des fruits mûrs (environ 5 % du poids sec, Hladik, 1977 a) et le Kinkajou serait un cas particulier. En effet, tous les mammifères consommateurs de pulpe de fruits mûrs trouvent la majeure partie des protéines dont ils ont besoin soit dans des petites proies (Didelphidae ; Lorisidae : Charles-Dominique, 1971-1977 ; Cheirogaleidae : Hladik *et al.*, 1980 ; certains Cercopithe-

cinae : Gautier-Hion, 1978 ; *Saimiri*, *Cebus*, Callitrichidae, Hladik et Hladik, 1969 ; *Nandinia binotata* : Charles-Dominique, 1978), soit (et) dans les feuilles, bourgeons ou parties vertes des végétaux (certains Cercopithecinae : Gautier-Hion, 1978 ; Hladik, 1967 ; Colobinae, Hladik, 1977 b ; Lemurinae, Sussman, 1978 ; Hladik, 1975 ; Chimpanzé, Singes hurleurs et Atèles : Hladik, 1973, Hladik et Hladik, 1969). Dans ces cas, les fruits apportent surtout les éléments glucidiques et lipidiques.

Lorsque le Kinkajou consomme des fruits d'*Inga spp.* (fig. 22), il avale les graines (1 à 2 cm de long) entourées de leur pulpe blanche. Après passage dans le tube digestif, la graine est encore entourée de sa pulpe et ne semble pas avoir subi d'importantes modifications. Dans le cas des *Virola spp.*, les arilles sont encore

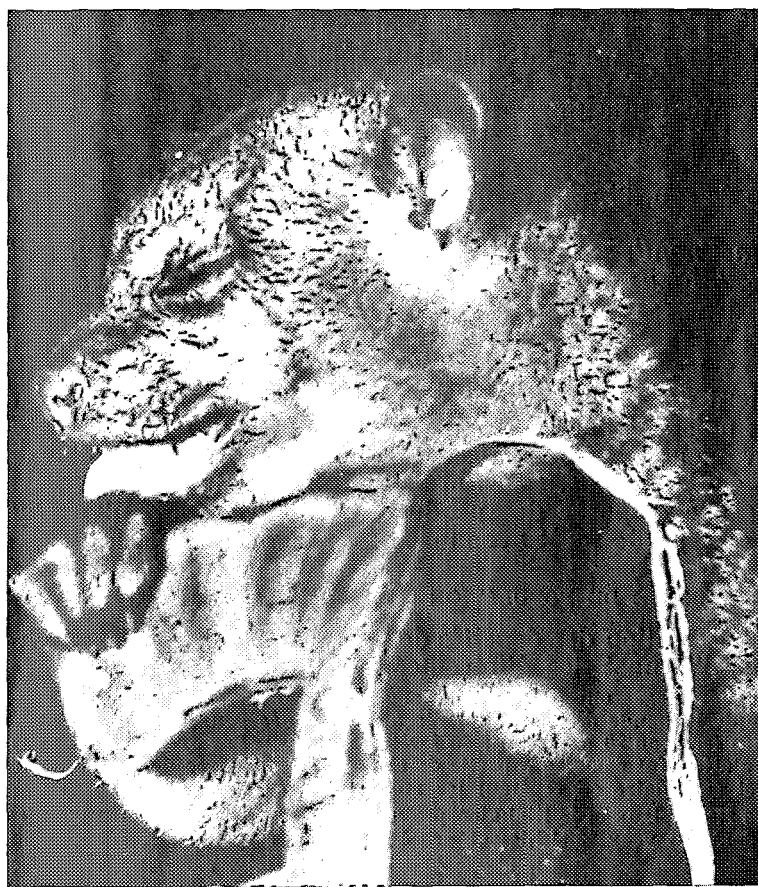


Figure 22. — Le Kinkajou, *Potos flavus*, en train d'ouvrir une grosse gousse indéhiscente d'*Inga pezizifera*.

reconnaissables dans les fèces, bien que séparés des graines (1 à 1,8 cm de diamètre). On doit supposer que seules les substances nutritives directement assimilables, ou bien assimilables après une dégradation de courte durée, sont prélevées dans les pulpes et arilles. Sur notre terrain d'étude, nous avons estimé, en combinant l'observation directe et les collectes de gousses ouvertes présentant des traces de dents de kinkajous sous les arbres dont on suivait la production, que le Kinkajou ouvrait environ 30 gousses d'*Inga pezizifera* ou 60 gousses d'*Inga thibaudiana* par nuit et par individu. Chaque animal consomme donc 400 à 600 graines d'*Inga* quotidiennement pendant la période de fructification. Le Kinkajou absorbe donc beaucoup (1) de fruits qui passent rapidement par un tube digestif qui n'est pas du type frugivore (voir ci-dessus). La pulpe d'*Inga pezizifera* que nous avons analysée présente une teneur en protéines de 6,9 % du poids sec, ce qui est assez élevé par rapport à la moyenne des fruits, mais très insuffisant pour l'équilibre d'un régime alimentaire. La grande quantité ingérée par le Kinkajou, et vraisemblablement un type d'absorption intestinale plus sélectif que chez les autres mammifères, doit compenser cette faible concentration protéique de la nourriture de base. En plus des fruits mûrs qui forment la majeure partie de son alimentation (*Inga pezizifera*, *I. thibaudiana*, *I. alba*, *Simarouba amara*, *Cordia exaltata*, *Richardella macrophylla*, *Virola melinonii*, *V. sebifera*, *V. surinamensis*, *Ocotea puberula*, *O. oblonga*, *Ficus spp.*, *Cecropia spp.*) et dont les graines sont toujours avalées, le Kinkajou peut lécher le nectar des fleurs d'*Hymenaea courbaril*.

Les Kinkajous se déplacent le plus souvent seuls, mais ils émettent de temps en temps des cris de contact, sorte de sifflements puissants, échangés entre deux individus (mâle et femelle ?) qui évoluent à 30-80 mètres l'un de l'autre et semblent coordonner leurs déplacements. Cette stratégie alimentaire permet à chaque animal de disposer des productions de fruits les plus massives dans ce type de forêt avec un minimum de compétition.

G. — DENSITÉ DE POPULATION

L'évaluation des densités de population est indispensable pour estimer l'impact des différentes espèces sur le milieu.

Les comptages ont été faits le long d'itinéraires de longueur connue, et la largeur de la bande de forêt explorée a été estimée pour chaque type de milieu parcouru (environ 20 m de large en forêt secondaire). Par extrapolation, la densité de population fut calculée à partir de cinquante kilomètres de transect parcourus en forêt secondaire en repérant les animaux à la lampe frontale.

Les Marsupiaux et le Kinkajou peuvent être identifiés par ce moyen ; les coendous, dont les yeux réfléchissent peu la lumière, sont surtout détectés au bruit

(1) En captivité, un Kinkajou adulte consomme quotidiennement une moyenne de 900 g de fruits (poids frais).

qu'ils font en se déplaçant dans les arbres. Leurs cris servent également à les repérer, mais il faut un certain entraînement pour pouvoir le faire facilement.

Quand les animaux sont faciles à capturer, le contrôle des populations par piégeage et l'étude des déplacements par radio-tracking permettent de comparer les diverses données obtenues et d'avoir ainsi des évaluations plus précises.

Rongeurs : Les petits Rongeurs arboricoles ne sont repérés qu'occasionnellement à la lampe frontale et leur piégeage ne permet pas de capturer la totalité de leurs populations. Leur présence est surtout décelable par les traces de dents laissées sur les fruits verts qu'ils attaquent. Nos évaluations de densité (Tableau VI) pour *Oryzomys concolor* et *Echimys armatus* sont donc très approximatives. La densité des coendous peut être évaluée avec plus de précision (3 individus suivis par radio-tracking et 88 observations de nuit). Notre estimation coïncide plus ou moins avec les données de Walsh et Gannon (1967) au Surinam et celles d'Eisenberg et Thorington (1973) à Panama.

Marsupiaux : les cinq espèces se laissent facilement repérer à la lampe frontale, piéger et suivre par radio-tracking : nos données sont donc assez précises. Les observations de Fleming (1972) à Panama aboutissent à des densités du même ordre de grandeur

TABLEAU VI

Densités et biomasses des mammifères nocturnes de Cabassou.

| | NOMBRE D'OBSERVATIONS SUR 50 KM (20 m DE LARGE) ($\approx 1 \text{ km}^2$) | DENSITES ESTIMEES (N/km ²) | BIOMASSES ESTIMEES (kg/km ²) | |
|------------------------------|--|--|--|--|
| <i>Didelphis marsupialis</i> | 23 | 25 - 50 | 25 - 50 | } 160 à 200 kg/km ² FRUGIVORES CONSOMMATEURS DE PULPE |
| <i>Phylander opossum</i> | 199 | 100 - 200 | 40 - 80 | |
| <i>Caluromys phylander</i> | 153 | 100 - 200 | 30 - 60 | |
| <i>Marmosa cinerea</i> | 25 | 25 - 100 | 2 - 8 | |
| <i>Marmosa murina</i> | 43 | 20 - 100 | 0,7- 3,5 | |
| <i>Potos flavus</i> | 23 | 20 - 30 | 60 - 90 | |
| <i>Coendou prehensilis</i> | 88 | 50 - 100 | 200 - 400 | } 200 à 500 kg/km ² FRUGIVORES GRANIVORES |
| <i>Echimys armatus</i> | 6 | 50 - 300 (?) | 15 - 90 (?) | |
| <i>Oryzomys concolor</i> | 7 | 50 - 300 (?) | 2 - 12 (?) | |
| <i>Proechimys cuvieri</i> | 30 | ? | | |
| <i>Agouti paca</i> | 11 | ? | | |
| <i>Dasyppus novemcinctus</i> | 9 | ? | | |
| <i>Bradypus tridactylus</i> | 70 | 300 - 600 | 450 - 900 | 600 à 1300 kg/km ² |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 9 | 40 - 100 | 160 - 400 | FOLIVORES |

pour les espèces homologues. Dans les llanos du Venezuela, O'Connell (1979) obtient également des valeurs voisines pour les marsupiaux vivant dans le sous-bois (espèces les plus faciles à recenser).

Kinkajou : Cette espèce est facile à repérer à la lampe frontale ainsi que par ses cris. L'évaluation de sa densité doit donc être assez précise.

L'ensemble de ces données permet l'estimation des biomasses des différentes catégories de consommateurs de végétaux et par conséquent une évaluation de l'impact des différentes espèces selon les spécialisations plus ou moins étroites du régime alimentaire. On remarquera au tableau VI l'importance de la biomasse des consommateurs de graines dont l'impact sur le milieu végétal est très différent de celui des consommateurs de pulpe de fruits.

III. — ASPECTS DE LA COEVOLUTION PLANTES-ANIMAUX

A. — IMPACT DES CONSOMMATEURS SUR LA FORÊT ET ROLE DES FRUGIVORES

Parmi les Vertébrés consommateurs de végétaux, ce sont les folivores qui représentent la part la plus importante de la biomasse: Le Singe hurleur (*Alouatta seniculus*) est une espèce présente à Cabassou dont l'alimentation (Braza *et al.*, sous presse), tout à fait semblable à celle du Hurleur de Panama (Hladik et Hladik, 1969), comprend une forte proportion de feuillages. Cependant ce sont les deux espèces de Paresseux qui, en raison de leur forte densité, prélèvent la part la plus importante des feuillages, part qu'il est actuellement difficile de quantifier ou même de comparer avec celle prélevée par les insectes folivores (essentiellement chenilles et Orthoptères). Sur le terrain d'étude, la densité du Paresseux à trois doigts *Bradypus tridactylus* (fig. 23) a été évaluée entre trois et six individus par hectare, ce qui correspond à peu près aux chiffres de Montgomery et Sunquist (1973) pour Panama (7,6 individus par hectare). Une telle population de folivores doit exercer une influence importante sur les végétaux, dont les principaux moyens de défense à long terme peuvent être la modification du rythme de croissance des feuilles ou bien l'accumulation de substances toxiques ou répulsives (Janzen, 1978), ou bien encore une diminution de la teneur en matériaux assimilables qui peut faire baisser considérablement l'efficacité des stratégies alimentaires de certaines espèces folivores (Hladik, 1978).

Les fruits et les graines sont exploités par une faune de vertébrés beaucoup plus diversifiée, mais dont les biomasses sont bien inférieures à celles des espèces folivores. A titre d'exemple,

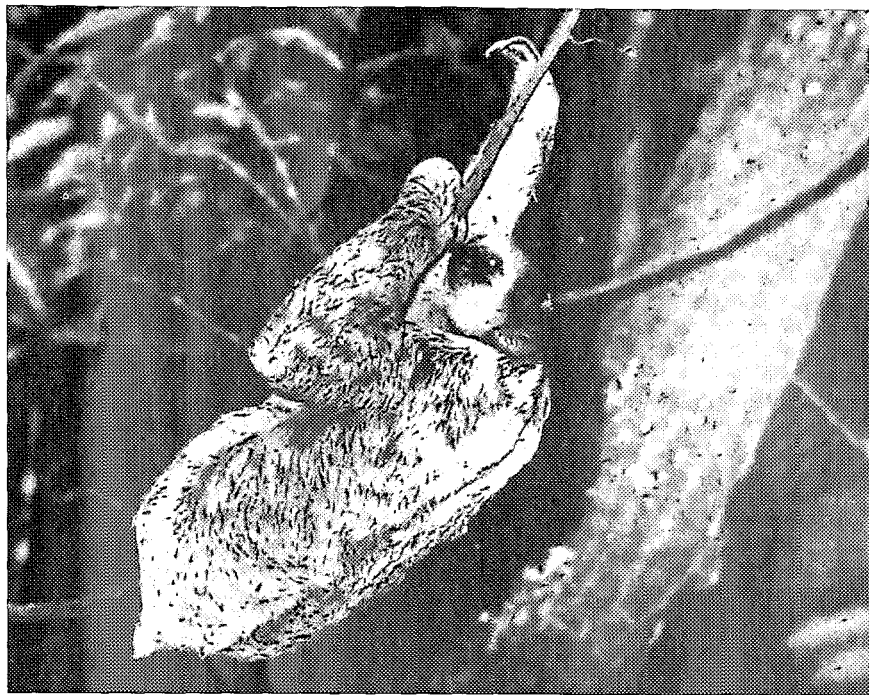


Figure 23. — Le Paresseux à trois doigts, *Bradypus tridactylus*, espèce folivore présente à Cabassou en très grand nombre, passe le plus souvent inaperçu par sa grande discrétion.

dans l'île de Barro Colorado (Panama), dont la faune est assez semblable à celle de la Guyane, Eisenberg et Thorington (1973) ont recensé 20 espèces de mammifères frugivores arboricoles (chauves-souris exclues) représentant seulement 7 % de la biomasse des mammifères non volants, alors que les trois espèces de mammifères folivores arboricoles (*Bradypus*, *Choleopus* et *Alouatta*) y forment 70 % de la biomasse (dont 50 % pour le seul *Bradypus*). A Cabassou, la biomasse des folivores (Paresseux) est de l'ordre de 600 à 1 300 kg/km², tandis que les frugivores décrits au précédent paragraphe ne comptent que pour 160 à 290 kg/km². Il est bien clair que le rapport des biomasses entre les folivores et les frugivores est directement proportionnel à la quantité de nourriture disponible pour chaque catégorie (Hladik, 1977 a). Par contre, l'action des mammifères frugivores, à laquelle il faut ajouter celle des oiseaux frugivores, est très importante en ce qui concerne la dissémination des graines et conditionne donc en grande partie l'abondance et la répartition des espèces végétales. En effet, sous les tropiques, la majeure partie des arbres et des lianes ont des fruits de type zoochore (graine disséminée

par un animal). A Cabassou, sur les 138 espèces végétales dont nous avons collecté les fruits, 72 % étaient de type zoochore, 7 % de type anémochore (graines transportées par le vent) et 21 % de types difficiles à classer (autochores ? et une partie peut-être zoochore). Parmi les fruits zoochores, 80 % des espèces sont du type endozoochore, c'est-à-dire qu'elles ont des graines qui normalement transitent par le tube digestif d'un animal, tandis que 20 % sont des synzoochores dont la graine est transportée activement par l'animal sans être avalée. Cette grande proportion de fruits zoochores a également été observée en Côte-d'Ivoire par Alexandre (1980), qui en compte 76 %, ainsi qu'au Gabon par A. Hladik (en prép.) qui trouve des valeurs du même ordre. La diversité spécifique des vertébrés frugivores des forêts tropicales est donc à mettre en parallèle avec la diversité des espèces végétales dont les graines sont adaptées à de multiples conditions de transport, de dissémination et de germination.

La réalité et l'efficacité de ces ensembles fonctionnels animaux-végétaux, décrits de longue date en zones tempérées (Mayaud, 1928 ; Ridley, 1930 ; Zajourillo, 1931), ont été bien démontrées par des tests réalisés sur du matériel de forêts tropicales (Hladik et Hladik, 1967, 1969). Dès 1949, Corner a proposé une « théorie du Durian » basée sur la coévolution des espèces animales et végétales. Dans les différents types de fruits zoochores, la graine est protégée par une enveloppe dure (par exemple, l'endocarpe des drupes de type cerise) ou bien si elle n'est pas protégée par cette barrière mécanique, une barrière chimique peut éviter sa destruction pendant le transit digestif. L'arille ou la pulpe qui constituent la partie comestible sont en général attachés à cette graine par un tissu fibreux ou très poisseux, ce qui oblige l'animal se nourrissant de pulpe à ingérer la plupart des graines. La composition chimique des arilles et pulpes des fruits sauvages des forêts tropicales est généralement peu connue ; les seules données auxquelles nous pouvons nous référer sont celles de Hladik *et al.* (1971) concernant les forêts néotropicales, Hladik *et al.* (1980) pour Madagascar, Hladik (1977 a) pour Ceylan et Hladik (1977 c) pour le Gabon. Bien que le matériel collecté à Cabassou à l'occasion de la présente étude ne soit pas encore analysé dans sa totalité, nous pouvons classer les pulpes comestibles selon leur composition globale en un type riche en glucides solubles (sucres en C6 ou C12) et un type plus riche en matières grasses. Les glucides à haut degré de polymérisation (amidon, cellulose, hémicellulose) et les protéines ne sont le plus souvent présents qu'en faible quantité. La partie comestible des fruits constitue donc un aliment essentiellement énergétique, rapidement assimilable. Les animaux qui s'en nourrissent doivent généralement trouver leurs sources de protéines ailleurs (voir chapitre précédent). A l'exception du Kinkajou, il n'existe pas de frugivores stricts, tout au moins si l'on réserve cette appellation aux

espèces se nourrissant des arilles et des pulpes (= type « frugivore consommateur de pulpe ») et non à ceux qui consomment les graines (= type « frugivore-granivore »). L'impact des frugivores du premier type sur les plantes est nécessairement favorable à la population végétale et semblerait même indispensable à son maintien. Au contraire, parmi les « frugivores-granivores », les espèces arboricoles que nous avons étudiées détruisent les fruits immatures en place.

Une autre catégorie de frugivores-granivores recherche surtout les graines mûres tombées au sol. En Guyane, c'est le cas par exemple de l'Écureuil *Sciurus aestuans*, de l'Agouti, *Dasyprocta aguti*, ou du Pac, *Agouti paca*. Les animaux de cette catégorie, qui consomment également des pulpes de fruits tombés à terre, n'ont pas une action uniquement négative car ils ne détruisent pas toutes leurs récoltes, et les graines d'un certain nombre d'espèces végétales sont disséminées uniquement par cette voie. Ainsi, par exemple, les fruits du Courbaril (*Hymenaea courbaril*, durs et indéhiscent, sont emportés par l'Agouti qui les ouvre et libère les graines qui ne pourraient germer sans son aide (Janzen, 1976). Plus généralement, une partie des graines, perdues par l'animal au cours du transport ou après leur stockage, arrive à germer après cette dissémination (Smythe, 1970). Ce problème qui concerne surtout les frugivores terrestres, n'a pas été abordé dans le cadre de cette étude qui restait limitée à ce qui se passait dans les strates arborées.

Les fruits mûrs des différentes espèces végétales sont consommés par un plus ou moins grand nombre de vertébrés. Par exemple les fruits dont le diamètre se situe entre 1 et 5 mm sont exploités principalement par les Oiseaux de petite taille. Ces fruits ont généralement une couleur voyante (rouge, jaune ou noire) au moment de leur maturité, ceci étant réalisé soit par un changement de la pigmentation lors de la maturation (*Miconia spp.*, Melastomaceae ; *Guatteria ouregou*, Annonaceae), soit par l'ouverture d'une coque ou d'un carpelle vert qui laisse apparaître la graine plus ou moins complètement entourée d'un arille coloré (*Xylopia spp.*, Annonaceae ; *Pera bicolor*, Euphorbiaceae). Les fruits de plus grande taille ne peuvent être avalés que par un grand vertébré (kinkajous, certains singes, toucans, etc.). *Virola melinonii* (Myristicaceae), par exemple, est dispersé par endozoochorie et ses graines quasi ovoïdes mesurent 1,8 cm de longueur. Alors que certains fruits sont accessibles aussi bien à des oiseaux qu'à des mammifères, d'autres ne peuvent être consommés que par un Mammifère qui doit ouvrir de ses dents une enveloppe ou une gousse dure indéhiscente qu'il peut ainsi déchirer. C'est le cas, à Cabassou, des fruits de Passifloraceae ou de *Henriettea succosa* (Melastomaceae) que les petites espèces de marsupiaux exploitent pour en extraire la gelée sucrée contenant de nombreuses petites graines qu'ils avalent en même temps.

C'est également le cas des gousses d'*Inga spp.* (Mimosaceae) qui, selon leur taille et dureté, ne peuvent être exploitées que par des mammifères suffisamment forts, capables de les ouvrir. A Cabassou, par exemple, le Kinkajou se trouve être le seul animal capable d'ouvrir les gousses d'*Inga pezizifera* dont il est le principal disséminateur de graines. L'Ecureuil parvient également à ouvrir les gousses d'*Inga pezizifera* au niveau de chaque graine, par une incision, mais il ne mange que l'arille et laisse tomber la graine sous l'arbre. Dans les forêts de Barro Colorado (Panama) où l'on trouve une plus grande diversité d'*Inga spp.*, Hladik et Hladik (1969) ont montré que les formes à gousses de plus grande taille ne pouvaient être ouvertes et consommées que par les plus grands Primates.

Ainsi, l'évolution de la morphologie, de la composition chimique et de la couleur des fruits, doit permettre la sélection, parmi un large éventail de vertébrés frugivores, des espèces qui dispersent au mieux les graines, cette efficacité étant liée avant tout à une « stratégie de germination ». Ce problème a été exposé par Janzen (1975) à propos de la coloration vive de certains fruits, repérables de loin par les oiseaux et de la coloration verte d'autres fruits mûrs détectés de nuit par les chauve-souris qui les localisent à l'odeur. Cela n'exclut pas que, pour certaines espèces végétales, une « stratégie généraliste » ait conduit à la sélection de fruits moins spécialisés, consommés par un grand nombre d'oiseaux et mammifères tout aussi efficaces les uns que les autres pour la dissémination des graines.

B. — PRODUCTIONS FRUITIÈRES, CONSOMMATION ET DISSÉMINATION DES GRAINES

Nous n'avons considéré dans cette étude que les espèces végétales consommées par une fraction des vertébrés frugivores : les mammifères arboricoles nocturnes. Pour chaque espèce végétale retenue, nous avons essayé d'évaluer la part de fruits prélevée par les mammifères étudiés, ainsi que l'impact des autres groupes de vertébrés frugivores dont les espèces diurnes. Nous avons également attaché une grande importance à la façon dont les fruits étaient consommés : avant leur maturation, avec destruction de la graine ou une fois mûrs avec rejet sur place ou bien déglutition de la graine et transport par l'animal.

L'analyse des résultats doit permettre d'évaluer le degré de spécialisation des différentes espèces végétales, en fonction des différents types de vertébrés disséminateurs présents dans le milieu. Pour les végétaux les plus « concernés » par le groupe de mammifères étudiés, nous tenterons de mettre en évidence un certain nombre de caractéristiques découlant de la coévolution plante-animal.

Parmi 37 espèces végétales exploitées plus ou moins régu-

lièrement pour leurs fruits par les animaux étudiés, nous en avons retenu 26 (fig. 24) qui étaient à la fois bien représentées sur le terrain d'étude et consommées régulièrement par nos animaux et, éventuellement, par d'autres groupes de vertébrés frugivores (Tabl. VII). Ces 26 espèces constituent à elles seules une grande partie du peuplement végétal de la forêt de Cabassou. La répar-

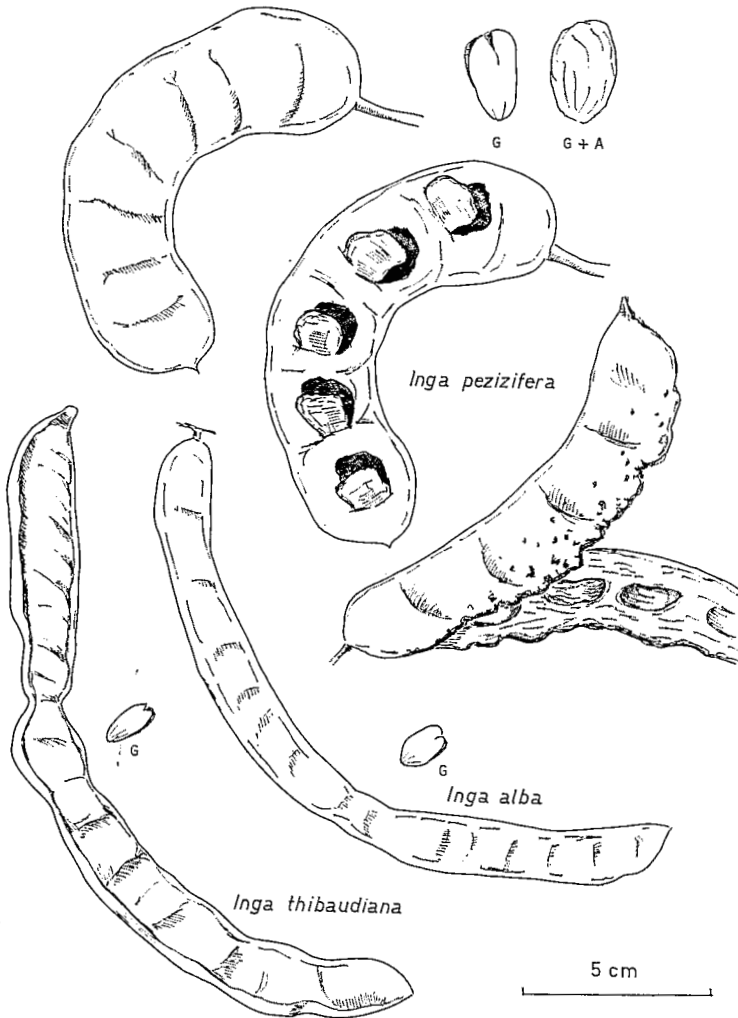


Figure 24. — Fruits les plus couramment consommés par les mammifères étudiés.
(G = Graine ; G + A = Graine + Arille.)

A : Gousses de trois espèces d'Inga — *Inga pezizifera* est représenté par un fruit intact, un fruit immature ouvert en « écailles » par *Coendou prehensilis* et un fruit mûr, ouvert par *Potos flavus*.

tion de 13 d'entre elles (les plus courantes) a été cartographiée sur les 8,5 ha de la zone d'étude, à partir de 20 cm de circonférence. Ainsi, avons-nous compté au total 1 686 individus, soit 198/ha. Si l'on compare ce chiffre avec le résultat du recensement de tous les végétaux présents sur un carré d'un hectare situé au centre de notre zone d'étude, on constate que les arbres des 13 espèces retenues constituent 25 % de l'ensemble du peuplement ! Si l'on considère maintenant les individus de ces 13 espèces

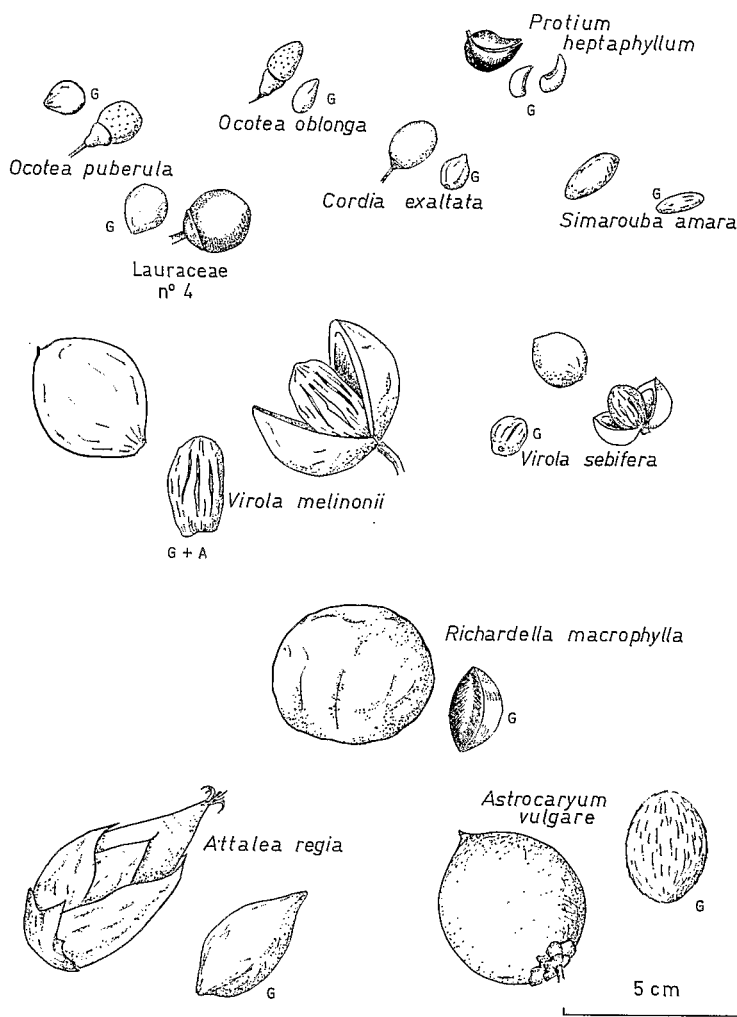


Figure 24 B. — Différents fruits à graines de taille moyenne à grosse. Les fruits de *Virola* sont représentés immatures et matures avec ouverture des valves.

en terme de surfaces terrières (grossièrement proportionnelles aux biomasses), on constate qu'ils totalisent 92,83 m² pour les 8,5 ha, soit 10,9 m²/ha, c'est-à-dire 50 % de la surface terrière totale calculée pour un hectare (21,3 m²).

D'autres espèces assez bien représentées comme *Xylopia frutescens*, *X. longifolia* (Annonaceae), *Fagara rhoifolia* (Rutaceae), *Didymopanax morototoni* (Araliaceae), *Hyeronima laxiflora* (Euphorbiaceae) n'étaient exploitées que par les oiseaux de petite taille. Enfin, *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae), très abondant

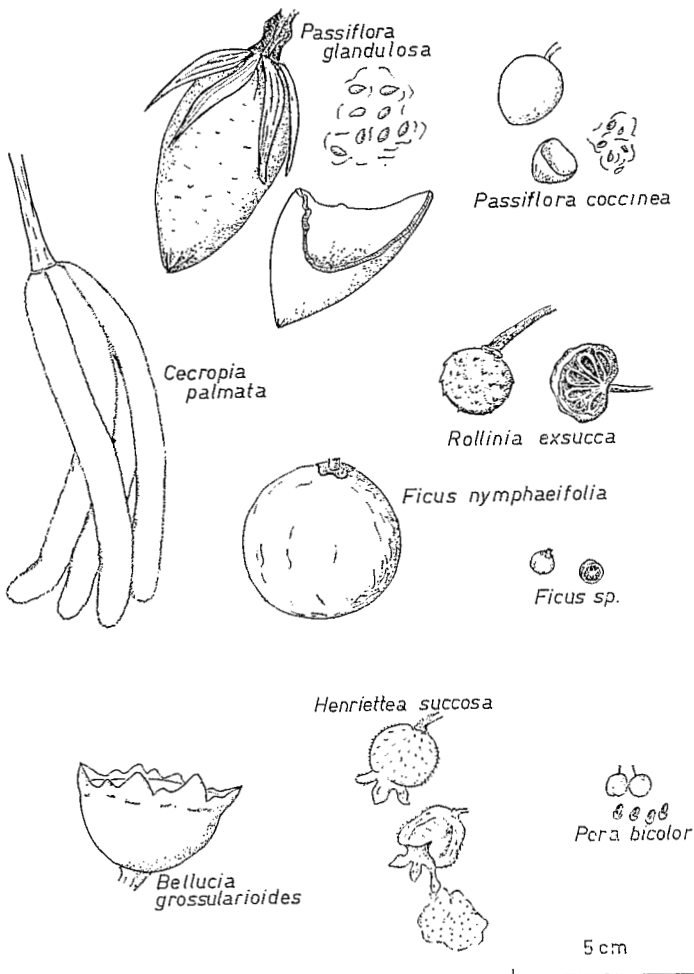


Figure 24 C. — Fruits à graines de petite taille. Remarquez les graines incluses dans de la gelée chez *Passiflora* et *Henriettea succosa*.

TABLEAU VII

Principales espèces végétales dont les fruits sont consommés par les mammifères frugivores de Cabassou.

| | | | | | |
|---|---------------------------------|---|---|---|---|
| ① | <i>Pera bicolor</i> | ① | ● | ● | ? |
| ② | <i>Protium</i> | ③ | ● | ✱ | |
| ② | <i>Ocotea oblonga</i> | ③ | ● | ✱ | ✱ |
| ② | <i>Ocotea puberula</i> | ③ | ● | ✱ | ✱ |
| ① | <i>Cecropia palmata</i> | ● | ● | ● | ● |
| ① | <i>Cecropia obtusa</i> | ③ | ● | ● | ● |
| ① | <i>Ficus sp.</i> | ③ | ● | ● | ● |
| ① | <i>Ficus nymphaeifolia</i> | ● | ● | ● | ● |
| ② | Lauraceae n°4 | | ? | ? | |
| ② | <i>Cordia exaltata</i> | | ✱ | ● | |
| ② | <i>Simarouba amara</i> | | ✱ | ● | |
| ② | <i>Guettarda macrantha</i> | | ✱ | ● | |
| ② | <i>Richardella macrophylla</i> | | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Viola sebifera</i> | ? | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Viola surinamensis</i> | ? | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Viola melinonii</i> | ? | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Inga peziifera</i> | | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Inga alba</i> | | ✱ | ● | ✱ |
| ② | <i>Inga thibaudiana</i> | | ✱ | ● | ✱ |
| ① | <i>Henriettea succosa</i> | | ● | ● | |
| ① | <i>Bellucia grossularioides</i> | | ● | ● | |
| ① | <i>Monstera sp.</i> | | ● | ● | |
| ① | <i>Passiflora glandulosa</i> | | ● | ● | |
| ① | <i>Rollinia exsucca</i> | | ● | ● | |
| ③ | <i>Attalea regia</i> | ✱ | ✱ | ✱ | ✱ |
| ③ | <i>Astrocaryum vulgare</i> | ✱ | ✱ | ✱ | ✱ |

| | | | | | |
|---|--|---|---------------|---|--------------|
| ✱ | Rejet de la graine sur place | ● | Endozoochorie | ✱ | Synzoochorie |
| ① | Volume < 20 mm ³ | | | | |
| ② | Volume entre 20 et 3 000 mm ³ | | | | |
| ③ | Volume entre 3 000 et 10 000 mm ³ | | | | |

dans les forêts secondaires de Guyane, n'était exploité à Cabassou que par l'Agouti.

Le tableau VII montre clairement que sur le terrain de Cabassou, il y a, pour certaines espèces végétales, de larges recouvrements quant aux groupes de vertébrés venant exploiter leurs fruits (Marsupiaux, Kinkajou, Chauves-souris, Rongeurs, Oiseaux), alors que d'autres végétaux ne sont consommés que par le Kinkajou et/ou les Marsupiaux.

Nous avons estimé la production et la consommation des fruits des 13 espèces les plus communes parmi les 26 retenues précédemment. Pour cela, nous avons repéré, numéroté et cartographié les individus sur 8,5 ha et nous avons compté le nombre d'individus ayant fructifié dans l'année. Corrélativement, nous avons calculé les productions d'un certain nombre d'individus en plaçant des collecteurs de surface connue sous la couronne dont la surface était mesurée. Pour les deux espèces communes de palmiers, le comptage total des fruits produits a été réalisé *in situ* avec vérification du nombre de fruits tombés au sol.

Le nombre de graines détruites au stade immature par les coendous et les *Echimy*s, de graines détruites au stade mature par *Echimy*s *armatus*, de graines dispersées par zoochorie (1), de graines rejetées sous l'arbre producteur une fois l'arille mangé, et le nombre de fruits mûrs tombés au sol ont été évalués à partir de ces collectes. Par extrapolation, nous avons évalué les productions et consommations par les différentes espèces de mammifères pour l'ensemble des 8,5 ha (Tabl. VIII). Bien entendu, les valeurs ainsi estimées ne doivent être considérées que comme des ordres de grandeur.

L'examen des résultats montre que si les fruits de certaines espèces (*Inga* spp., *Richardella macrophylla*, *Henriettea succosa*, *Passiflora* spp.) ne sont consommés que par un nombre restreint de mammifères, d'autres (comme *Cecropia* spp., *Ficus* spp., *Attalea regia*, *Astrocaryum vulgare*), sont mangés par un plus grand nombre d'espèces de vertébrés. Dans ce dernier cas, même si les fruits sont exploités par un large éventail d'animaux, il n'y en a souvent qu'un petit nombre qui disséminent efficacement les graines et c'est avec cette (ou ces) espèces que l'on peut s'attendre à trouver des corrélations entre l'évolution morphologique et (ou) la phénologie de la fructification d'une part et les particularités des animaux disséminateurs d'autre part. Les conclusions que nous tirerons de cette analyse ne pourront, bien entendu, s'appliquer qu'aux espèces végétales considérées.

(1) Ces estimations sont faites par comptage des parties non comestibles rejetées (cupule, coque, peau...). Pour les petites baies ou drupes avalées en totalité, la quantification de la consommation par les vertébrés arboricoles n'a pas été tentée.

TABLEAU VIII

Production et consommation des fruits estimées sur une surface de 8,5 ha pour 13 espèces végétales fournissant la majeure partie des ressources alimentaires consommées par les mammifères frugivores de Cabassou.

| ESPECES VEGETALES (Productions mesurées sur n individus) | NOMBRE D'ARBRES sur 8,5 ha | SURFACE TERRIERE (m ² /8,5 ha) | NOMBRE D'INDIVIDUS PRODUCTEURS (pendant 1 an) | FRUITS (GRAINES) DETROITS STADE IMMATURE | FRUITS (GRAINES) DETROITS STADE MATURE | GRAINES DISPERSEES | GRAINES REJETES SOUS L'ARBRE | FRUITS MURS TOMBES | PRODUCTION TOTALE | | |
|--|----------------------------------|---|--|--|--|-----------------------|------------------------------------|-----------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|
| | | | | | | | | | NOMBRE DE FRUITS MURS | POIDS SEC PULPE (KG) | POIDS SEC GRAINES (KG) |
| <i>Inga peizifera</i> (n = 4) | 272 | 18,8 | 21 | 50 000 | | 20 000 | | 300 000 | 320 000 | 30 | 130 |
| <i>Inga thibaudiana</i> (n = 2) | 98 | 2,8 | 60 | 100 000 | | 30 000 | | 230 000 | 260 000 | 13 | 90 |
| <i>Inga alba</i> (n = 4) | 70 | 9,8 | 28 | 100 000 | | 30 000 | | 670 000 | 700 000 | 35 | 190 |
| <i>Ocotea oblonga</i> (n = 3) | 116 | 5,5 | 30 | 30 000 | | 100 000 | 100 000 | 130 000 | 330 000 | 60 | 100 |
| Lauraceae n°4 (n = 2) | 9 | 0,9 | 6 | 20 000 | | ? | 8 000 | 10 000 | 48 000 | 12 | 19 |
| <i>Cordia exaltata</i> (n = 3) | 125 | 4,2 | 90 | | 55 000 | 35 000 | 210 000 | 55 000 | 355 000 | 18 | 117 |
| <i>Simarouba amara</i> (n = 3) | 82 | 10 | 28 | | 55 000 | ? | 200 000 | 550 000 | 825 000 | 125 | 165 |
| <i>Protium heptaphyllum</i> (n = 2) | 209 | 6,6 | 35 | | | 140 000 | 70 000 | 150 000 | 360 000 | 43 | 4 ? |
| <i>Richardella macrophylla</i> (n = 2) | 44 | 3,2 | 21 | | ? | ? | | 3 500 | 5 000 | 75 | ? |
| <i>Virola melnonii</i> (n = 4) | 376 | 15,2 | 32 | | 1 000 | 16 000 | 8 000 | 20 000 | 45 000 | 12 | 72 |
| <i>Virola sebifera</i> (n = 4) | 46 | 1,7 | 13 | | 1 000 | 20 000 | 24 000 | 45 000 | 90 000 | 15 | 27 |
| <i>Attalea regia</i> (n = 57) | 158 | 13,2 | 57 | | ? | ? | | | 32 000 | 54 | 320 |
| <i>Astrocaryum vulgare</i> (n = 45) | 81 | 1,1 | 45 | | ? | ? | | | 8 500 | 57 | 70 |
| T O T A L | 1 686 | 92,8 | 466 | 300 000 | 112 000 | 391 000 | 2 783 500 | 3 378 500 | 549 | 984 | |

1) Calibre des graines et zoochorie

Le volume des graines correspond à l'importance de leurs réserves, celle-ci étant liée à la biologie de la plante, et, en particulier, aux conditions de germination. Pour les végétaux à fruits zoochores, la taille de la graine a une importance capitale sur l'évolution des fruits et leur production ; elle est liée aux types de vertébrés frugivores qui les disséminent. Les *Marmosa spp.*, par exemple, n'avalent que les graines dont le volume est voisin ou inférieur à $0,1 \text{ mm}^3$: la limite supérieure est de 40 mm^3 pour *Caluromys philander* et de $3\,000 \text{ mm}^3$ pour le Kinkajou. A Cabassou, les graines de taille supérieure à $3\,000 \text{ mm}^3$ ne peuvent être transportées que par les Rongeurs. Nous avons donc distingué ici trois types de fruits en fonction du calibre de leurs graines : endozoochorie par les Marsupiaux ($0,1 - 40 \text{ mm}^3$), endozoochorie par le Kinkajou ($\leq 3\,000 \text{ mm}^3$), synzoochorie par les Rongeurs ($\leq 10\,000 \text{ mm}^3$).

— Fruits à petites graines ($\leq 40 \text{ mm}^3$) transportés par endozoochorie

On pourrait penser que toutes les espèces de vertébrés frugivores interviennent de la même façon pour disséminer les fruits à petites graines ($\leq 40 \text{ mm}^3$). En fait, il faut tenir compte à la fois de la densité de population des divers consommateurs et de la phénologie des plantes considérées. Nous verrons plus loin que parmi les 26 espèces retenues pour cette étude, celles dont les fruits contiennent des graines de petite taille (à l'exception des *Ficus* (1)) fructifient de façon bien différente par rapport aux espèces à plus grosses graines (fructifications « étalées dans le temps » pour les premières — fructifications « groupées » pour les secondes). Il faut ajouter qu'en général, plus une espèce animale est petite, plus sa densité de population est forte, si bien que les graines de petit calibre sont disséminées de façon beaucoup plus homogène et régulière par les petites espèces de vertébrés que par les grosses. En fait, la production de fruits étalée dans le temps favorise surtout les petits vertébrés qui peuvent se nourrir de petites quantités, alors que les grosses espèces recherchent surtout les arbres « gros porteurs » pour y trouver suffisamment à manger. Pour *Caluromys philander*, le plus grand des Marsupiaux arboricoles, la limite supérieure de taille des graines

(1) De nombreuses espèces de *Ficus*, dont celles présentes sur le terrain d'étude, ont des fructifications massives, groupées, sans régularité saisonnière (rythmes asynchrones). A Cabassou, les chauves-souris frugivores, par leur nombre et la rapidité de leurs déplacements, consommèrent la majeure partie des productions de deux *Ficus* qui attirèrent néanmoins de nombreux autres groupes de vertébrés. D'après Morrison (1978), *Artibeus jamaicensis*, chauve-souris frugivore la plus abondante en Amérique tropicale, se nourrit surtout de *Ficus spp.* (70 %).

ingérées semble être *Passiflora glandulosa* (40 mm³; 6 × 4 × 2 mm) et *Rollinia exsucca* (40 mm³; 6 × 3 × 2 mm). Pour cette dernière espèce, on peut estimer, d'après l'étude des contenus digestifs de 37 *Caluromys philander* prélevés pendant une période de 10 mois, qu'il transite chaque jour 1 000 graines de 0,1 mm³ et 20 graines de 10 - 40 mm³ en moyenne par individu, ce qui fait, compte tenu de la densité de population, un flux de graines de l'ordre de 500 000 (0,1 mm³) et 10 000 (10 à 40 mm³) disséminées par cette espèce par an et par hectare. Le flux de dispersion de graines par les Primates à Barro Colorado sont du même ordre de grandeur (Hladik et Hladik, 1969). A Cabassou, il s'agit surtout des espèces *Henriettea succosa* et *Bellucia grossularioides*, pour les graines très petites, et pour les plus grosses, de *Passiflora glandulosa* et *Rollinia exsucca* dispersées essentiellement par les Marsupiaux. Par contre, dans les tubes digestifs de 7 Kinkajous autopsiés, nous n'avons jamais trouvé de graines de *Bellucia*, *Henriettea*, *Rollinia*, *Passiflora spp.*, espèces pourtant présentes là où ils vivaient. Dans deux des tractus digestifs de Kinkajou, nous avons trouvé des petites graines de *Ficus* et de *Cecropia sp.*, mais dans tous les cas, il y avait des restes de fruits à gros noyaux. Les observations directes de Kinkajous confirment ce choix des fruits à grosses graines.

— Fruits à grosses graines (300 à 3 000 mm³) véhiculées par endozoochorie

A Cabassou, le Kinkajou semble être la seule espèce qui avale et dissémine efficacement les graines dont le volume se situe entre 300 et 3 000 mm³ (1) (*Inga spp.*, *Cordia exaltata*, *Simarouba amara*, *Guettarda macrantha*, *Richardella macrophylla*, *Virola spp.*). Pour ces végétaux, cet animal semble donc être le disséminateur principal, même si les fruits sont consommés par d'autres vertébrés plus petits qui mangent l'arille et font tomber sous l'arbre la graine qu'ils ne peuvent avaler. L'action de ces petits vertébrés (*Caluromys philander*, *Marmosa cinerea*, *Marmosa murina*) ne semble pas gêner les gros consommateurs qui ne prélèvent de toute façon qu'une faible portion des productions de cette catégorie de fruits (15 % des *Cordia exaltata*, 18 % des *Inga pezizifera*, 15 % des *Inga alba*, 20 % des *Inga thibaudiana*). Nous avons toujours constaté un « gaspillage » important de ces fruits dont beaucoup finissent par pourrir au sol. Par contre, pour les végétaux à petites graines et fructifications étalées dans le temps, les productions sont presque entièrement exploitées au fur et à mesure qu'elles apparaissent, et il est rare de trouver leurs fruits

(1) Dans la liste des graines considérées ici, il n'y en avait aucune entre 40 et 300 mm³ ni entre 3 000 et 10 000 mm³.

mûrs tombés à terre (*Cecropia spp.*, *Rollinia exsucca*) (1). La production massive et groupée dans le temps de fruits qui attirent les gros vertébrés disséminateurs de grosses graines semble, tout au moins en forêt secondaire, devoir dépasser largement les besoins de ces animaux. Les surplus ne sont qu'en partie exploités par les plus petits vertébrés qui profitent de cette nourriture occasionnelle, toujours largement supérieure à leurs besoins (Tab. VII). En fait, il semblerait qu'au fur et à mesure de la maturation de la forêt secondaire et de sa colonisation par des vertébrés de plus grande taille, la dissémination de ces types de graines se fasse de façon plus efficace. C'est ce qui ressort, par exemple, de l'étude des flux de dispersion de ces types de graines par les Primates de la forêt de Barro Colorado à Panama (Hladik et Hladik, 1969). Ces fructifications massives et groupées dans le temps demandent à certaines espèces d'arbres d'accumuler de la substance sur plusieurs années avant de fructifier en « sautant » un ou plusieurs cycles annuels entre chaque fructification. Durant la saison de fructification, seule une partie des individus susceptibles de fructifier (ou ayant fructifié l'année précédente) produisent — soit 50 % des *Simarouba amara*, environ 20 % des *Virola melinonii*, environ 30 % des *Protium heptaphyllum* (mais il s'agit d'espèces dioïques). Par contre, presque tous les individus adultes produisent des fruits dans l'année chez les espèces à fructification étalée.

— Les fruits à très grosses graines ($\leq 10\,000\text{ mm}^3$) transportées par synzoochorie

Cette catégorie de fruits (les palmiers *Attalea regia* et *Astrocaryum vulgare*), dont les graines sont surtout transportées par l'Écureuil *Sciurus aestuans* et l'Agouti *Dasyprocta aguti* sans passer par les tubes digestifs, jouent un rôle important pour de nombreux vertébrés frugivores (Agouti, Pac, Marsupiaux, petits Rongeurs). De janvier à mai, les Marsupiaux vivent en grande partie aux dépens de ces fruits qui leur fournissent des pulpes sucrées (*Attalea regia*) et des pulpes grasses (*Astrocaryum vulgare*) sans jouer de rôle dans la dissémination des graines. Chaque palmier « adulte » donne 1 à 5 régimes qui mûrissent l'un après l'autre pendant la saison qui dure 4 à 5 mois. Ces deux espèces de palmiers ont donc des mécanismes de production fruitière intermédiaires entre les systèmes à production groupée dans le temps et ceux à production étalée dans le temps, décrits au chapitre suivant.

(1) Les productions « groupées » de fruits à petites graines, mangés par les petites espèces d'oiseaux (*Didymopanax morototoni*, *Fagaria rhoifolia*, *Hyeronima laxiflora*) sont presque toutes consommées *in situ*, si bien que l'on trouve rarement leurs fruits mûrs tombés au sol.

2) *Le mutualisme entre animaux et végétaux*

Les différentes situations que nous venons de définir peuvent être considérées comme des « sous-ensembles » composés de partenaires animaux et végétaux dépendants les uns des autres, l'animal ayant besoin du fruit pour se nourrir, la plante de l'animal pour la dissémination des graines. Cependant, il faut considérer qu'il y a de nombreuses relations entre ces différents sous-ensembles dont chacun ne pourrait se maintenir sans la présence des autres sous-ensembles (y compris certains que nous n'avons pas considérés dans cette étude). A titre d'exemple, l'Ecureuil, qui est l'un des « partenaires » efficace des deux palmiers *Attalea regia* et *Astrocaryum vulgare*, ne pourrait vivre toute l'année sur ces seules productions qui ne durent qu'environ 4 à 5 mois ; il doit aussi tirer profit de la consommation des fruits des différentes espèces du genre *Inga* pendant une grande partie de l'année, sans pour autant en propager les graines. Le Kinkajou, bon disséminateur des graines d'*Inga spp.* et autres semences de ce calibre, se nourrit occasionnellement de fruits à toutes petites graines dont il est moins bon disséminateur que les petits vertébrés (dissémination trop hétérogène et en trop grande quantité à la fois). Quant aux Marsupiaux, bons disséminateurs des graines de petit calibre, ils profitent souvent des surplus de productions de fruits à grosses graines qu'ils ne disséminent pas (palmiers, *Virola*, *Inga*, etc.).

C'est donc grâce à ces inter-relations entre « sous-ensembles » différents qu'une faune très variée de vertébrés peut se maintenir en profitant occasionnellement de certaines espèces végétales dont les fruits sont accessibles à plusieurs catégories d'animaux qui ne sont pas pour autant de bons disséminateurs de leurs graines.

C. — CONDITIONS CLIMATIQUES ET DISSÉMINATION DES GRAINES

Même en milieu tropical humide, la saison sèche représente une période de déficit en eau, surtout sensible à la surface du sol où les jeunes plantules peuvent souffrir de cette sécheresse relative. Les mesures d'humidité du sol (Betsch *et al.* sous presse), faites en jeune forêt secondaire et en forêt primaire en Guyane montrent que le point de flétrissement est dépassé en fin de saison sèche sur les échantillons de sol prélevés dans les deux premiers centimètres. En Guyane, la saison sèche survient très régulièrement chaque année, puisqu'elle apparaît nettement sur les courbes de pluviométrie moyenne des vingt dernières années (fig. 3). Elle doit probablement jouer un rôle sélectif important dans le déterminisme des cycles phénologiques des espèces végétales. Si l'on considère, en effet, mois par mois, le nombre d'espèces produisant des fruits mûrs à Cabassou, on note une diminution de juin à septembre. Il est cependant curieux de constater

qu'il y a des espèces qui fructifient à toutes les périodes de l'année, alors que l'on pourrait penser que le jeu de la sélection naturelle favoriserait la dissémination des graines pendant la période assurant le maximum de chances de survie aux plantules, c'est-à-dire pendant et peu de temps après la saison sèche, afin que les graines germent aux premières pluies et que les plantules aient le temps de se développer avant la saison sèche suivante.

Si l'on considère séparément les espèces végétales produisant des fruits de type anémochore, et celles produisant des fruits de type zoochore (fig. 25), on s'aperçoit que le comportement de fructification de ces deux groupes est radicalement différent : les fruits anémochores sont produits de juillet à décembre, puis, pendant les six mois précédant la saison sèche, leur fréquence est très basse, voire nulle. Cette distribution semble indiquer leur étroite dépendance vis-à-vis des conditions climatiques (92,5 % des graines anémochores, collectées de juillet à décembre, et 7,5 % de janvier à juin, 6 mois précédant la saison sèche). Pendant les mêmes périodes, on trouve respectivement 46 % et 54 % des fruits zoochores. On peut remarquer cependant que, sans présenter de variations aussi accentuées que pour la production de fruits anémochores, la production des fruits zoochores subit une baisse de juin à septembre. Alexandre (1980) a constaté en Côte-d'Ivoire des phénomènes analogues entre production des fruits anémochores et celle des fruits zoochores.

Ce phénomène doit être envisagé en considérant les conditions de germination, sujet qui s'écarte de notre programme de travail, mais on peut cependant signaler qu'un certain nombre de graines zoochores disséminées pendant la saison sèche ne germent qu'après une période de latence : *Virola sebifera*, *Virola melinonii*, *Guettarda macrantha*, *Lauca* n° 4, *Ocotea puberula*, *Ocotea oblonga*. Pour plusieurs espèces fructifiant en saison des pluies, ou peu de temps avant, les graines germent quelques semaines après leur dissémination : *Cordia exaltata*, *Simarouba amara*. Les graines d'*Inga* germent également dès leur dissémination ; mais quand celle-ci a lieu en saison sèche, les deux premières feuilles restent souvent peu développées, alors que la radicule présente un grand développement ; c'est une adaptation sans doute efficace contre la sécheresse (observations sur *Inga thibaudiana*).

D. — RÉGULARITÉ ET IRRÉGULARITÉ DES CYCLES FRUCTIFÈRES

1) *Les différents cycles de fructification*

L'étude précise des rythmes de fructification des espèces végétales de notre zone d'étude aurait demandé plusieurs années. Néanmoins, des observations continues, d'août 1978 à décembre

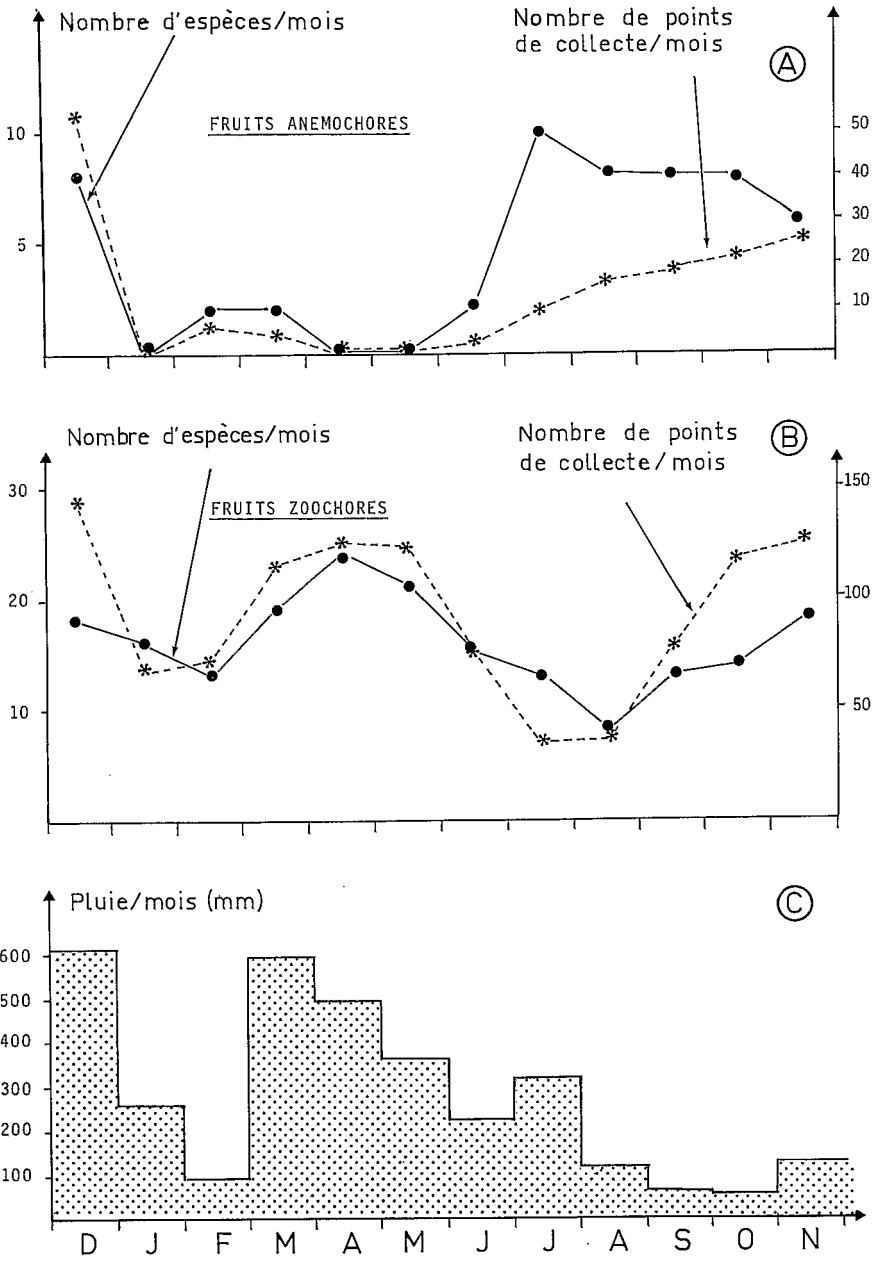


Figure 25. — Fréquences des collectes à Cabassou de fruits anémochores et zoochores. Notez l'absence presque totale de fruits anémochores pendant les six mois qui précèdent la saison sèche.

1979, complétées par d'autres, plus ponctuelles, faites en 1980, permettent de distinguer les espèces qui se sont comportées de la même façon pendant deux (ou trois) cycles annuels successifs, et celles qui n'ont pas présenté une telle régularité saisonnière.

a) *Les espèces à cycles de fructification synchrones et irréguliers*

A l'exception des *Ficus* (fructifications asynchrones, Corner, 1940 ; Hladik et Hladik, 1969), les espèces à cycles de fructification irréguliers (fig. 26) sont celles qui fournissent à Cabassou la majorité de l'alimentation du Coendou ; les fréquences d'observation de prises de nourriture pour ce rongeur destructeur de graines immatures sont les suivantes : 30 % sur *Inga pezizifera*, 15 % sur *Inga thibaudiana*, 23 % sur *Inga alba*, 4 % sur *Ocotea guyanensis*, 5 % sur *Ocotea oblonga*, 4 % sur *Ocotea puberula* et 10 % sur *Paullinia sp.* ; au total 91 % (N = 282). Nos autres observations se rapportent à *Richardella macrophylla* (4 %) ; la Lauraceae n° 4 (4 %), et *Astrocaryum vulgare* (1 %), mais dans les deux derniers cas, c'est la pulpe et non la graine qui est consommée. Bien que les trois espèces du genre *Inga* et les trois du genre *Ocotea* soient abondantes et représentent à elles seules (en nombre d'individus) 9 % de la population végétale de Cabassou (arbres

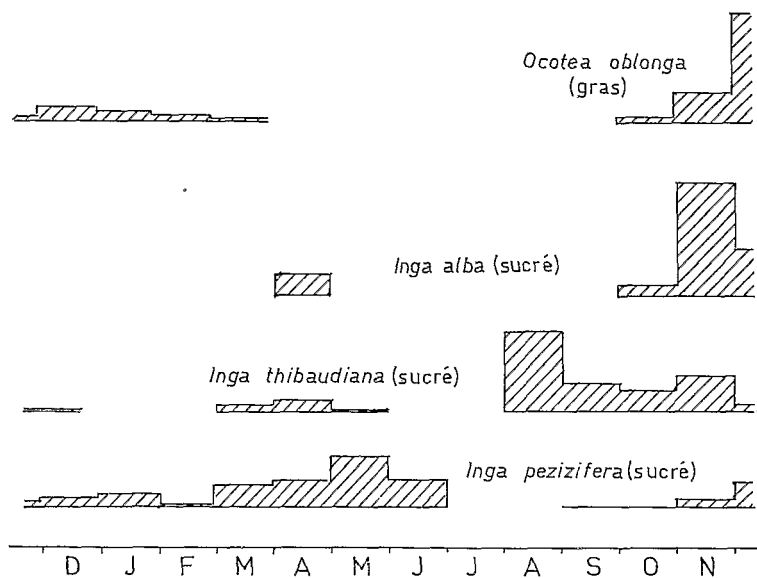


Figure 26. — Période de fructification à Cabassou d'espèces à cycles irréguliers ; graines de taille moyenne, fruits riches en sucre et fruits riches en graisses.

d'une circonférence \geq à 20 cm), elles doivent supporter une densité de Coendous de l'ordre de 50 à 100 individus/km². Sachant qu'un Coendou mange à peu près 100 g de graines immatures par nuit (= 25 g de poids sec), on peut évaluer la quantité détruite en une année à environ 300 - 600 kg/km² (poids sec), ce qui correspond à environ 5 à 10 millions de graines. Pour cette évaluation qui n'est que très approximative, nous n'avons considéré que 300 jours dans l'année pour tenir compte des périodes de pénurie pendant lesquelles le Coendou mange le bois d'*Ocotea oblonga*. Les collecteurs placés sous les arbres en observation ont permis des estimations du même ordre de grandeur.

Pour plusieurs de ces espèces végétales, on peut noter une assez bonne synchronisation des fructifications. Par exemple (fig. 26), les *Inga alba* ont produit 80 % de leurs fruits en novembre et décembre 1979, les *Inga thibaudiana*, 85 % d'août à novembre 1979, les *Inga pezizifera* 65 % de mars à juin 1979, et les *Ocotea oblonga* 70 % de novembre à décembre 1979. En fait, pour ces espèces, les floraisons sont fréquentes et synchronisées, se produisant souvent à 2-3 mois d'intervalle, mais il est rare qu'elles soient suivies de fructification. On peut observer quelques individus qui fructifient normalement de façon asynchrone, puis à une période donnée, de nombreux arbres fructifient simultanément. Ce comportement, qui implique vraisemblablement des mécanismes physiologiques complexes, assure une protection relativement efficace des fruits en cours de maturation. En effet, lorsqu'une famille de Coendous découvre un arbre porteur de fruits immatures, elle le visite chaque nuit jusqu'à épuisement presque total de sa production. Les arbres à fructification asynchrone sont donc surexploités et ne produisent pas de fruits mûrs. Par contre, si un grand nombre d'arbres de cette espèce arrivent à fructifier simultanément, les Coendous n'en épuisent qu'une partie, et les arbres parviennent à produire des fruits mûrs qui sont alors consommés par les frugivores disperseurs de graines (Kinkajous, Marsupiaux).

Par exemple, de novembre 1978 à février 1979, aucun des quatre *Inga pezizifera* qui ont fructifié n'a pu donner de fruits mûrs, mais de mars à juin 1979, 21 arbres ont fructifié et les Kinkajous et Marsupiaux les exploitèrent régulièrement, si bien que l'on a pu établir à cette époque qu'environ 10-15 graines par semaine étaient disséminées par les Kinkajous sur une surface de 1 000 m² de layons où un ramassage systématique était effectué. Les trois seuls *Inga alba* du secteur qui ont fructifié en avril 1979 ont été également ravagés par les Coendous ; mais en novembre 1979, 26 individus ont fructifié, et l'on a récolté à peu près la même quantité de graines mûres dispersées sur les layons.

Pour les espèces comme *Ocotea guyanensis*, ou la liane *Paullinia sp.*, un seul individu de chaque espèce a donné des fruits qui

ont tous été détruits à l'état immature par les Coendous, ainsi que par les petits Rongeurs du genre *Echimys*. Dans ces deux cas, on peut penser que les pieds observés représentaient des individus désynchronisés par rapport à la population ; le grand nombre de jeunes *Ocotea guyanensis* de 0,50 m à 1 m de haut, présents dans le sous-bois, laissait supposer qu'une fructification massive avait eu lieu un an ou deux avant la période d'étude. Il est probable qu'en prolongeant nos observations sur plusieurs années, d'autres espèces végétales à rythme de fructification irrégulier pourraient allonger la liste établie pour le régime alimentaire des mammifères étudiés.

L'irrégularité et la synchronisation des périodes de fructification de ces espèces leur assure une bonne protection contre les Rongeurs arboricoles : l'imprédictibilité saisonnière des productions fruitières fait que la nourriture potentielle de ces animaux passe par des fluctuations faites de grandes abondances suivies de disettes qui doivent limiter la population des prédateurs.

En juin et juillet 1979, les Coendous n'avaient plus de jeunes fruits à manger et ils rongeaient alors le bois de la Lauracée *Ocotea oblonga*. Cette attaque en anneau (fig. 27) faisait tomber les branches, parfois la cime des jeunes arbres et nous avons compté, sur une surface de 1 ha, 15 arbres sur 28 atteints, et 79 branches de 2 à 6 cm de diamètre tombées au sol. Ce comportement doit être assez courant puisque presque tous les *Ocotea oblonga* examinés portaient des traces d'anciennes amputations en dessous desquelles de nouvelles branches avaient repoussé. En août 1979, les Coendous ont cessé d'attaquer les branches de ces arbres pour aller se nourrir de fruits immatures d'*Inga thibaudiana*.

Malgré l'irrégularité de ces cycles, il semble que pour les différentes espèces appartenant à un même genre, les maximums de fructification ne coïncident pas dans le temps. Pour le genre *Inga*, par exemple, nous avons observé la production de fruits mûrs, de mars à juin 1979 pour *Inga peizifera*, d'août à novembre 1979 pour *I. thibaudiana* et de novembre à décembre 1979 pour *Inga alba*.

b) Les espèces à cycles de fructification synchrones et réguliers

Parmi les 26 espèces végétales répertoriées au tableau VII, 15 espèces ont des cycles de fructification réguliers, et seulement 5 d'entre elles ont leurs fruits immatures attaqués par les Rongeurs arboricoles. Ces destructions très modérées ont un impact assez faible sur les productions (1) : 1 % sur *Virola sebifera*, 2 % sur *Virola melinonii*, 6 % sur *Simarouba amara*.

(1) Evaluations faites à partir des collecteurs situés sous des arbres en production.

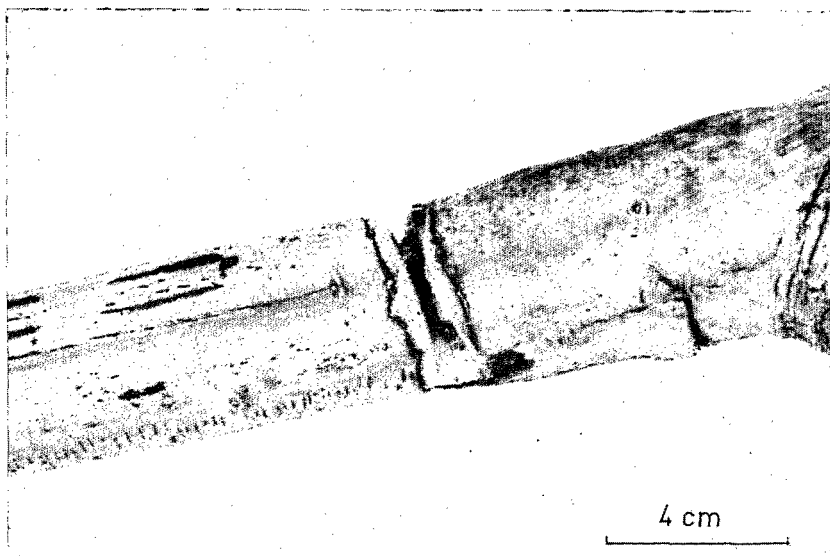


Figure 27. — Branche d'*Ocotea oblonga* attaquée par *Coendou prehensilis*.

Il semblerait que la protection relative de ces jeunes graines en voie de maturation puisse être due à des substances répulsives ou toxiques. Les graines de *Virola melinonii* contiennent par exemple des alcaloïdes (analyses effectuées par C. Moretti). *Protium heptaphyllum*, comme toutes les Burseraceae, sécrète une résine irritante qui se retrouve dans les fruits immatures. A maturité, par contre, les carpelles deviennent roses, s'ouvrent et laissent apparaître les 2 ou 3 graines entourées de leurs arilles blancs, sucrés et sans résine.

D'autres types de protection pourraient intervenir. Par exemple, la pulpe immature des jeunes fruits de *Cordia exaltata* contient une colle extrêmement puissante, qui, au contact de l'air, prend la consistance d'une glue insoluble dans l'eau (et la salive) dont il est difficile de se défaire. Au moment de la maturité, le fruit devient jaune clair, et cette colle disparaît. Ce n'est qu'à ce stade que les *Echimy*s s'attaquent aux graines qu'ils ouvrent. Les frugivores disséminateurs de graines viennent aussi se nourrir à ce moment-là et prélèvent la majorité des fruits.

Les jeunes fruits du palmier « Awara », *Astrocaryum vulgare*, semblent incommestibles : en juin-juillet 1979, alors que les Coendous manquaient de nourriture, l'un d'eux essaya de manger des jeunes fruits d'Awara qu'il abandonna aussitôt. Les autres Awaras qui portaient tous des fruits verts à cette époque ne furent jamais

attaqués (1). Pourtant, les analyses faites par C. Moretti n'ont révélé ni alcaloïde, ni saponine.

Dans le cas du palmier Maripa *Attalea regia*, les jeunes fruits sont serrés les uns contre les autres, et seules les écailles fibreuses qui les entourent ont leurs pointes dures qui dépassent du régime et assurent une protection sans doute efficace, puisque nous n'avons constaté aucune attaque de ces jeunes fruits. Une fois mûrs, ils se détachent facilement du régime.

Sur les figures 28 et 29 nous avons représenté les périodes de fructification d'un certain nombre de ces espèces à cycles réguliers. Les intensités relatives de production sont basées sur les ramassages et pesées hebdomadaires systématiques opérées le long des 1200 m de layons entre novembre 1978 et décembre 1979. Un certain nombre d'arbres furent également suivis avant et pendant cette période, et leurs productions évaluées par la méthode des collecteurs. Chez toutes les espèces représentées sur ce graphique, nous avons observé les fructifications à la même époque sur deux (ou trois) cycles annuels de suite. Pour les palmiers Awara et Maripa, dont les fruits sont aussi consommés par l'homme, la régularité des fructifications est bien connue. La coutume locale veut, par exemple, que l'on consomme le « bouillon d'Awara » à Pâques. Toutes ces espèces ont des fructifications qui se succèdent et les vertébrés frugivores consommateurs de pulpe peuvent s'en nourrir tout au long du cycle annuel.

Nous avons représenté séparément les espèces dont les fruits avaient des pulpes de composition chimique différente : pulpes riches en sucres solubles (fig. 28) et pulpes riches en graisses (fig. 29). En effet, un seul type de ces fruits ne serait pas suffisant pour assurer l'équilibre physiologique des frugivores consommateurs de pulpe, qui, dans la même nuit, visitent successivement les deux types d'arbres, même si ces arbres portent des fruits en grande quantité. Les contenus digestifs analysés confirment ces observations : assez souvent, lorsqu'un animal est tué en milieu de nuit, son estomac contient les fruits de deux ou trois espèces différentes.

Les figures 28 et 29 montrent clairement que les espèces à pulpe sucrée ont des périodes de fructification qui se succèdent dans le temps, une espèce prenant le relais d'une autre. La même image se retrouve pour les fruits à pulpe grasse, si bien qu'à n'importe quelle période de l'année, il y a toujours des fruits à pulpe sucrée et des fruits à pulpe grasse qui arrivent ensemble à maturité. *Potos flavus* va assez souvent d'un de ces types d'arbres à l'autre, et dissémine ainsi les graines des premiers aux alentours des seconds et vice versa. Lorsque ce sont des arbres à cycles fruc-

(1) Les graines mûres d'Awara tombées au sol sont très recherchées par les écureuils qui ouvrent la coque pour manger l'amande.

tifères irréguliers qui arrivent à maturité, ils sont exploités de la même façon par ces frugivores consommateurs de pulpe, qu'il s'agisse de « fruits à sucre » (*Inga spp.*, *Dichapetalum pedunculatum*) ou de « fruits à graisse » (Lauraceae).

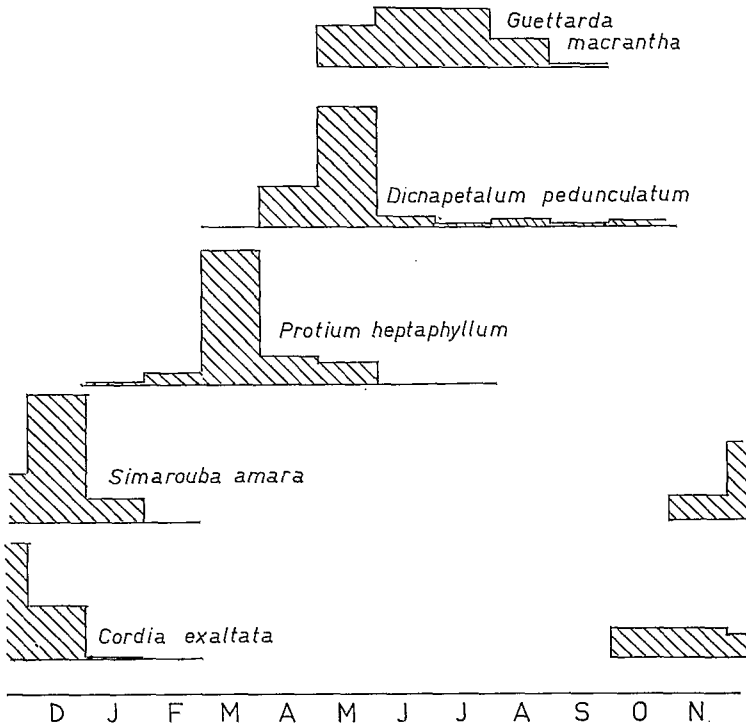


Figure 28. — Période de fructification à Cabassou d'espèces à cycles réguliers et à fruits riches en sucre, à graines de taille moyenne, exprimée en fonction de l'intensité relative de la production.

c) Les espèces à fructifications étalées dans le temps

Les espèces de cette catégorie produisent des fruits en toutes saisons ou presque mais, contrairement aux espèces à fructification asynchrone, comme beaucoup de *Ficus spp.*, le même pied produit ses fruits par petites quantités et de façon continue. Tous les stades de maturation existent sur le même individu, et seuls quelques fruits arrivent à maturité en même temps. Dans le cas des *Cecropia spp.*, les infrutescences digitiformes sont groupées

à la base d'une feuille où elles mûrissent progressivement de leur extrémité vers leur base. Les frugivores qui les visitent quotidiennement ne prélèvent que quelques millimètres de partie mûre à l'extrémité de quelques-uns des axes. Les fruits d'Araceae épiphyte *Monstera sp.* sont également organisés en infrutescences digitiformes. Les *Caluromys philander* et *Marmosa cinerea* qui les visitent n'en prélèvent chaque nuit que des petites portions.

Dans le cas des lianes passiflores, les floraisons ont lieu en toutes saisons, aussi bien près du sol que dans la canopée (sur les

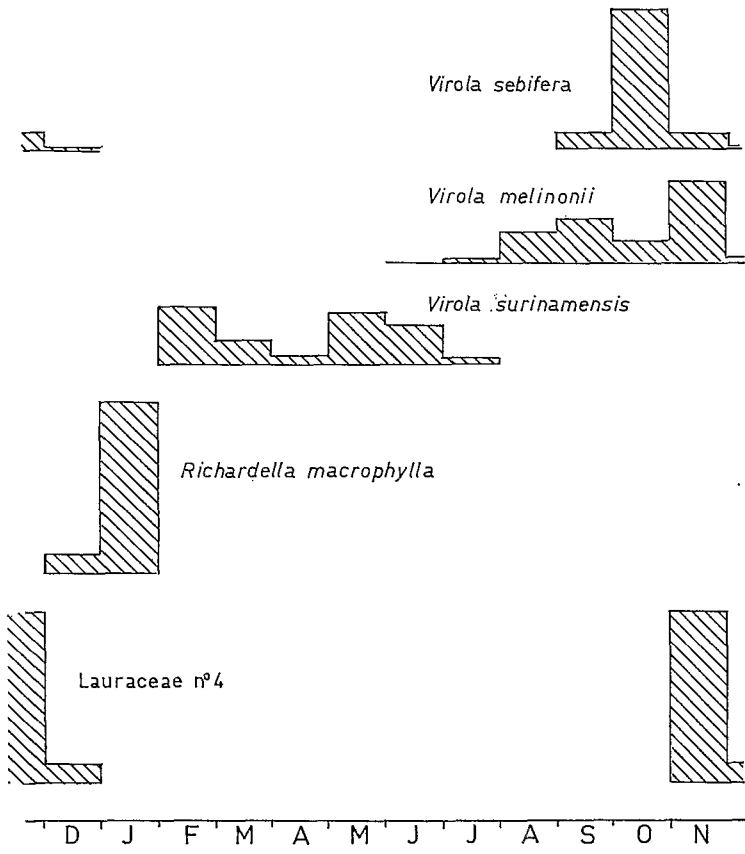


Figure 29. — Période de fructification à Cabassou d'espèces à cycles réguliers et à fruits riches en graisse, graines de taille moyenne, exprimée en fonction de l'intensité relative de la production.

rameaux), et les fruits arrivent à maturité à toute période de l'année. Pour *Bellucia grossularioides* (Melastomaceae) ou *Rollinia exsucca* (Annonaceae), bien qu'il existe une courte interruption des productions fruitières au cours de l'année, chaque arbre étale sa floraison et sa fructification sur de longues périodes. *Henrietta succosa* se rapproche de ces deux espèces par son système de développement des fruits (dont tous les degrés de maturation peuvent être observés le long des branches, les plus jeunes vers la base et les plus développés vers l'extrémité ; la production de

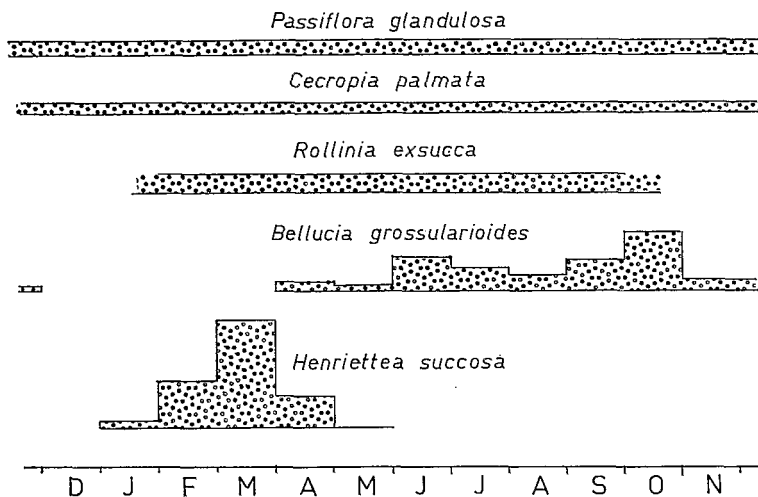


Figure 30. — Espèces à fructification étalée dans le temps à fruits riches en sucre et à graines de petite taille exprimée en fonction de l'intensité relative de la production.

fruits mûrs ne dure cependant que 4 mois. Sur la figure 30, on peut noter que les deux Melastomaceae *Bellucia grossularioides* (fructification sur 8 mois) et *Henrietta succosa* (fructification sur 4 mois) ont des périodes de fructification complémentaires.

D'une façon générale, même si les fructifications subissent une interruption au cours du cycle annuel chez certaines espèces, chaque individu produit ses fruits mûrs par petites quantités à la fois, mais pendant une longue période. Ces fruits (ou infrutescences) sont de taille moyenne (15 à 20 mm), ils contiennent un grand nombre de graines de très petite taille et la plupart des espèces productrices sont pionnières ou post-pionnières (fig. 31).

Ce sont surtout les petits frugivores à faibles besoins alimentaires qui visitent régulièrement ces arbres pour s'y nourrir.

d) Les espèces à cycle de fructification asynchrones

Un certain nombre de *Ficus sp.* font partie de cette catégorie : chaque arbre fructifie indépendamment des autres de son espèce, selon une périodicité variable, inférieure ou supérieure à 12 mois. En toute période de l'année, il y a donc quelques individus, souvent très dispersés, qui fructifient massivement (Hladik et Hladik, 1969). Nous avons pu observer à deux occasions le comportement des frugivores autour d'un *Ficus nymphaefolia* et d'un *Ficus sp.* Les premières figues mûres ont d'abord attiré les frugivores sédentaires du secteur (marsupiaux et kinkajous pendant la nuit), 6-10 jours plus tard, des chauves-souris frugivores (Phyllostomataidae) sont arrivées en très grand nombre et ont prélevé la majeure partie des fruits en moins d'une semaine. Les jeunes *Ficus* qui produisent des fruits en petite quantité ne provoquent pas de tels rassemblements de chauves-souris. Rappelons que de très nombreux *Ficus* sont épiphytes au début de leur vie et que la graine doit donc être déposée sur une branche ou un tronc. Leur dissémination par les Chiroptères qui sont connues pour déféquer en vol (Brosset, 1966), doit favoriser leur dépôt en des lieux adéquats. En outre, les chauves-souris frugivores, par leurs déplacements rapides, peuvent venir très nombreuses et de loin (une cinquan-

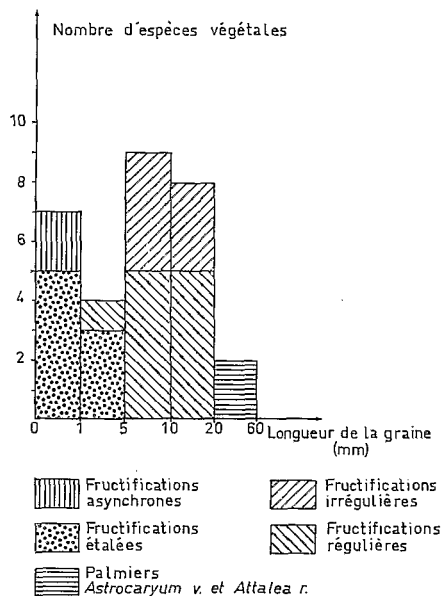


Figure 31. — Corrélation entre les systèmes de fructification et la taille des graines. Remarquer que de nombreuses espèces à très petites graines ont des fructifications étalées dans le temps.

taine d'individus et environ 1 km pour *Artibeus jamaicensis*, Morrison, 1978) pour exploiter ces fructifications massives.

Un autre arbre, *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae), commun à Cabassou, est connu pour ses fructifications massives asynchrones (Janzen, 1976). Bien que les fruits de cette espèce n'entrent pas dans l'alimentation des mammifères arboricoles étudiés, certains d'entre eux (*Caluromys philander*, *Potos flavus*) et de nombreuses chauves-souris nectarivores, viennent se nourrir en léchant les fleurs dont la pollinisation serait assurée par les chauves-souris (Janzen, 1976). A Cabassou, nous avons observé des floraisons massives d'*Hymenaea courbaril* en janvier, février, mai, juin, octobre et novembre 1979.

2) L'action sélective des vertébrés frugivores sur les cycles de fructification

Les conditions de germination, propres à chaque espèce végétale, imposent un certain nombre de contraintes, en particulier l'importance des réserves et la taille de la graine. En effet, à l'exception des espèces pionnières ou des épiphytes qui germent dans de bonnes conditions d'éclaircissement et qui n'ont donc pas besoin de réserves importantes, un grand nombre d'espèces tropicales germent à l'ombre d'autres plantes et doivent puiser leur énergie dans les réserves de la graine avant de pouvoir développer des feuilles de dimension suffisante. Ces graines, trop lourdes pour être transportées par le vent, sont disséminées par zoochorie, solution adoptée par la majeure partie des espèces tropicales, y compris par un certain nombre d'espèces à graines de petite taille.

Une autre contrainte, climatique celle-ci, défavorise les fructifications ayant lieu avant la saison sèche, mais nous avons vu qu'elle s'exerçait surtout sur les espèces anémochores. La présence continue des fruits zoochores tout au long du cycle annuel doit pouvoir être expliquée par les mécanismes liant les espèces végétales productrices aux vertébrés frugivores qui assurent la dissémination de leurs graines. En milieu tropical humide, la majorité des vertébrés frugivores sont sédentaires et leur présence est obligatoirement liée à une production de fruits relativement régulière tout au long du cycle annuel. En effet, si, à une période donnée, il y a très peu de fruits mûrs au même moment, la population des vertébrés disséminateurs de graines n'en consommera qu'une petite fraction et une grande partie des graines ne sera pas dispersée. Les vertébrés disséminateurs favorisent donc les espèces végétales dont les fructifications se succèdent avec régularité.

Cette hypothèse a été développée par Snow (1965) à propos des différentes espèces du genre *Miconia* (Melastomaceae) qui, en Amérique centrale, fructifient successivement tout au long de

l'année probablement sous l'influence des petites espèces d'oiseaux frugivores disséminateurs de graines. Un mécanisme analogue a également été proposé pour expliquer les successions de périodes de floraison et le rôle des animaux pollinisateurs (Van der Pijl, 1961). Cependant, du fait des grandes différences pouvant exister d'une espèce à l'autre pour la durée de maturation des fruits, ces deux mécanismes ont dû évoluer indépendamment l'un de l'autre.

A Cabassou, la succession d'espèces à fruits sucrés, parallèle à la succession d'espèces à fruits gras, peut être expliquée par la pression de sélection exercée par les vertébrés frugivores qui se nourrissent simultanément de ces deux types de fruits complémentaires au plan nutritif.

Les Rongeurs arboricoles destructeurs de jeunes graines exercent un autre type de sélection, antagoniste de celle exercée par les vertébrés disséminateurs de graines. En effet, une production fructifère régulière faciliterait l'établissement d'une population importante de ces Rongeurs, qui entraînerait la destruction de la plupart des jeunes fruits au fur et à mesure de leur apparition. Seules les espèces végétales dont les fruits immatures bénéficient des protections chimiques, ou mécaniques (ou bien les espèces à graines trop petites pour être mangées par les Rongeurs), ont des cycles de fructification réguliers qui se succèdent (ou des productions étalées), et les végétaux dont les jeunes fruits sont exposés à la prédation répondent à celle-ci en fructifiant de façon irrégulière et groupée. La destruction presque systématique, par les Rongeurs arboricoles, des jeunes fruits produits de façon asynchrone par ces espèces, doit exercer une pression sélective telle qu'elle favorise le « groupement » des fructifications sur des périodes limitées, différentes d'une année à l'autre. C'est donc l'imprévisibilité des périodes de fructification simultanée et excédentaire, dépassant les besoins alimentaires des Rongeurs, qui permet à un grand nombre de graines d'échapper à la prédation. En dehors de ces périodes d'abondance, les Rongeurs arboricoles vivent aux dépens de quelques arbres ou lianes appartenant à ces espèces, mais dont les cycles de fructification sont désynchronisés par rapport aux autres individus de la population. Leur faible nombre limite l'effectif des prédateurs frugivores destructeurs de graines.

L'irrégularité des cycles de fructification de certaines espèces fait que leurs fruits arrivent à maturité en n'importe quelle saison et peuvent se trouver en compétition avec d'autres fruits mûrs d'espèces différentes qui attirent également les frugivores disperseurs de graines. Il semblerait cependant que les fruits n'aient pas tous la même attractivité vis-à-vis des consommateurs

de pulpe : en septembre-octobre 1978, aucun *Inga* ne donnait de fruits mûrs et les Kinkajous et Marsupiaux se nourrissaient essentiellement sur les *Cecropia*. Un an plus tard, à la même époque et au même endroit, les *Cecropia* donnaient des fruits en même temps que les *Inga thibaudiana* qui fournissaient alors l'essentiel de la nourriture des Kinkajous et des Marsupiaux ; ces animaux ne visitaient plus les *Cecropia* que de temps en temps. En plus des différences de composition chimique des pulpes, qui peuvent apporter des éléments différents aux vertébrés consommateurs, il faut tenir compte du fait que les animaux frugivores tendent à varier leur alimentation au maximum. A qualité nutritive égale, le « nouveau » est toujours plus attractif que le « routinier », ce qui peut favoriser certaines espèces à cycles irréguliers.

Dans cette étude, il ne nous a pas été possible de suivre l'action des insectes parasites destructeurs de graines dont la présence exerce probablement une action sélective importante sur l'évolution des fruits et des fructifications. Cette action doit s'ajouter à celle des vertébrés frugivores schématisée par la figure 32.

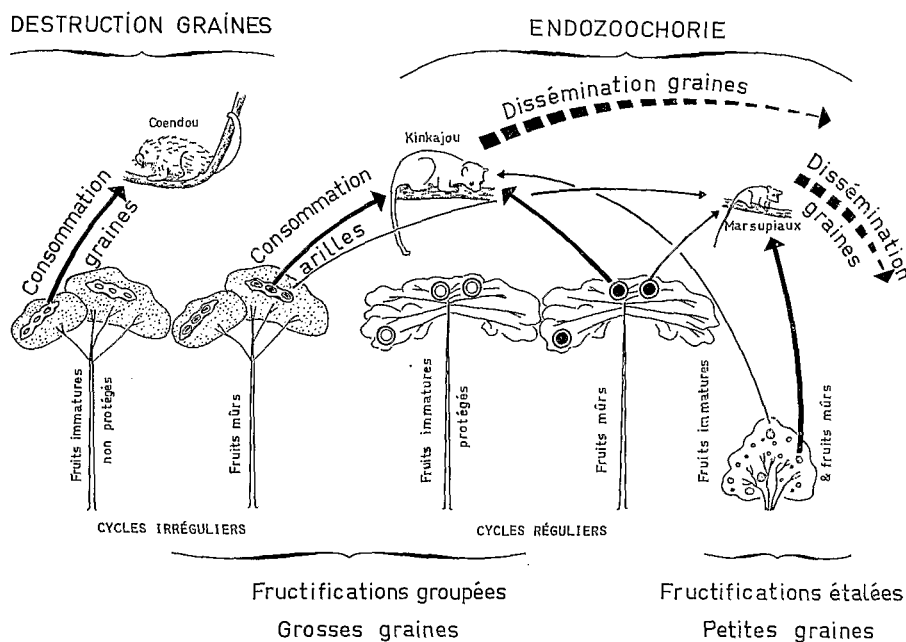


Figure 32. — Représentation schématique des deux types d'interactions entre mammifères destructeurs de graines (Coendou), mammifères disséminateurs de graines (Kinkajou et Marsupiaux) et la végétation. Trois types de productions fruitières sont schématisés : fructification groupée à cycles irréguliers, fructification groupée à cycle régulier et fructification étalée dans le temps.

E. — RÉPARTITION SPATIALE DES ARBRES PRODUCTEURS DE FRUITS
CONSOMMÉS PAR LES MAMMIFÈRES

La répartition des arbres que nous avons étudiés en forêt de Cabassou est hétérogène, et il est exclu de tenter d'expliquer les différents modes de distribution par les seuls éléments que nous avons abordés dans cette étude. Il est cependant clair que la présence d'espèces pionnières ou post-pionnières comme *Cecropia* sp. et *Henrietta succosa* indique des secteurs plus jeunes. Pour beaucoup d'autres espèces qui apparaissent plus tardivement au cours de la régénération forestière, il est très probable qu'une hétérogénéité de la dissémination des graines par les animaux est en partie responsable de l'hétérogénéité de répartition. En effet, au moment de cette étude, la distribution irrégulière des espèces végétales conditionnait les mouvements des animaux et donc la dispersion des nouvelles semences.

Les cartes de répartition de ces espèces végétales (fig. 33) sur lesquelles nous avons distingué plusieurs classes de diamètre, montrent à quel point certaines espèces sont distribuées de façon hétérogène sur une surface de 8,5 ha. Cette hétérogénéité doit nécessairement s'intensifier au fur et à mesure du vieillissement des formations végétales, par l'apparition d'un grand nombre d'espèces.

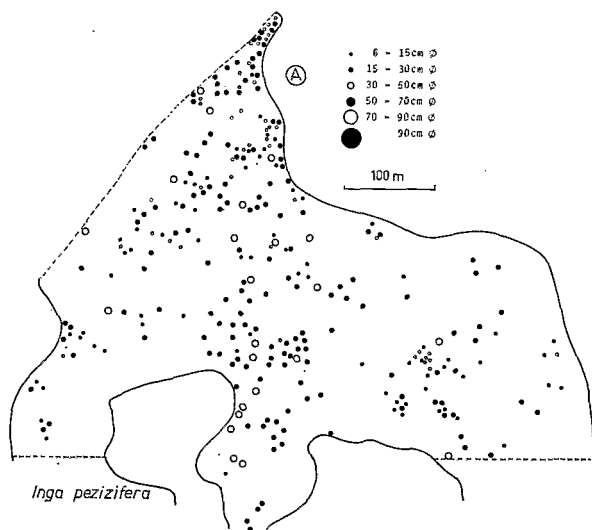


Figure 33 (A à R). — Répartition de 18 espèces végétales consommées par les mammifères étudiés, sur une surface de 8,5 ha à Cabassou.

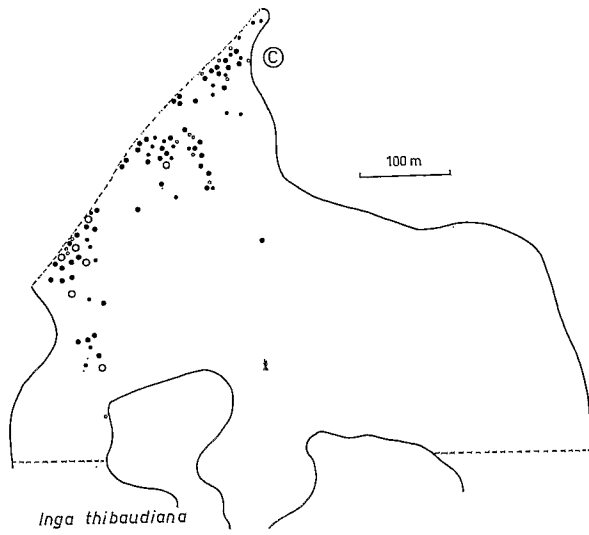
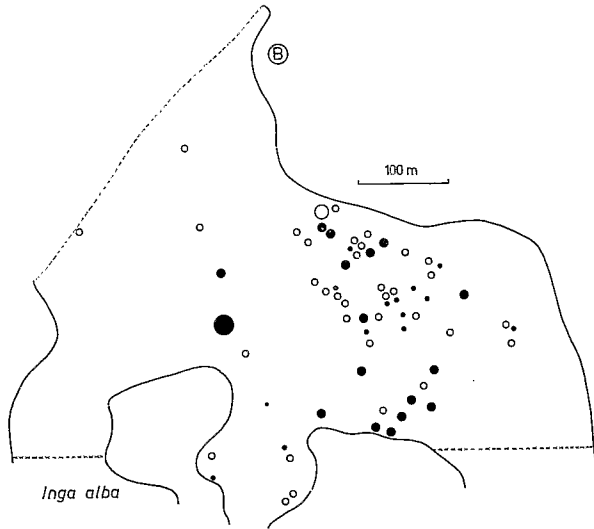


Fig. 33 (suite).

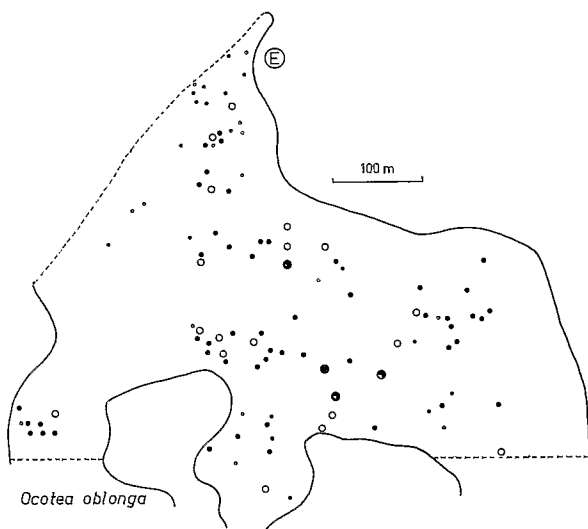
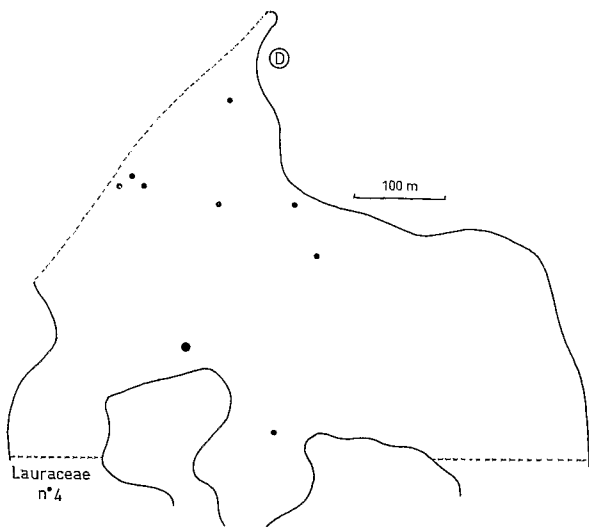


Fig. 33 (suite).

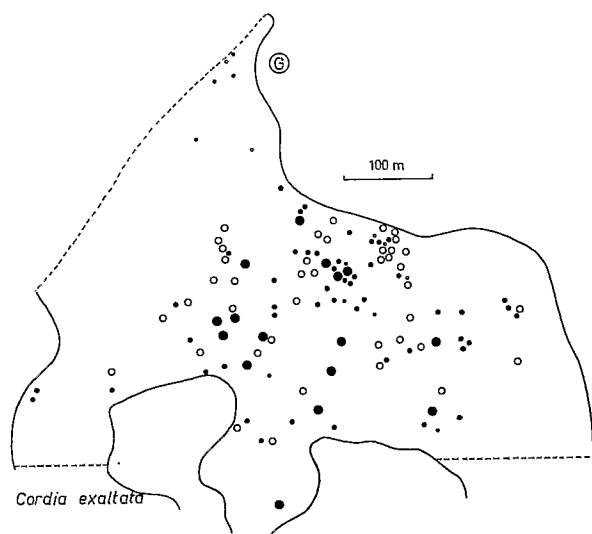
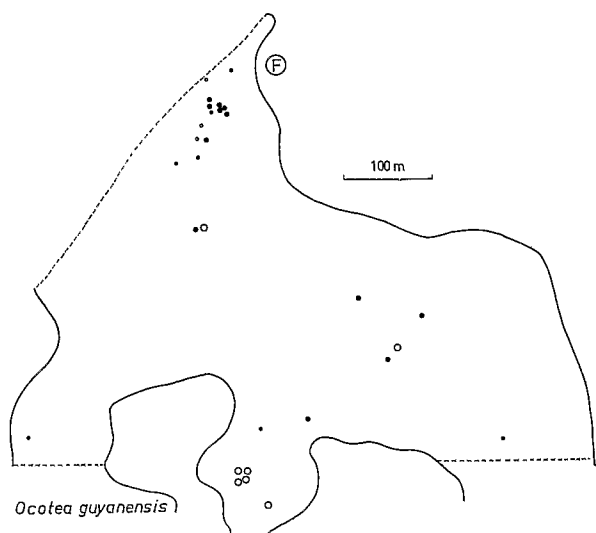


Fig. 33 (suite).

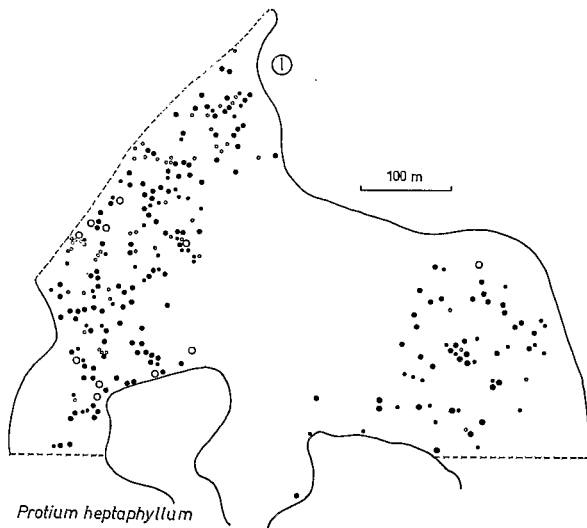
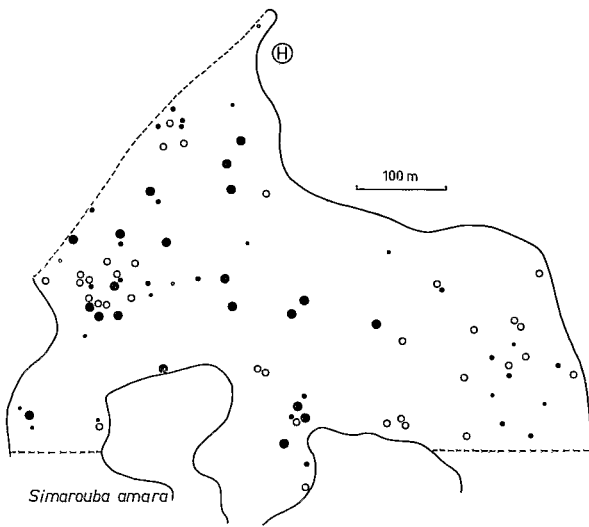


Fig. 33 (suite).

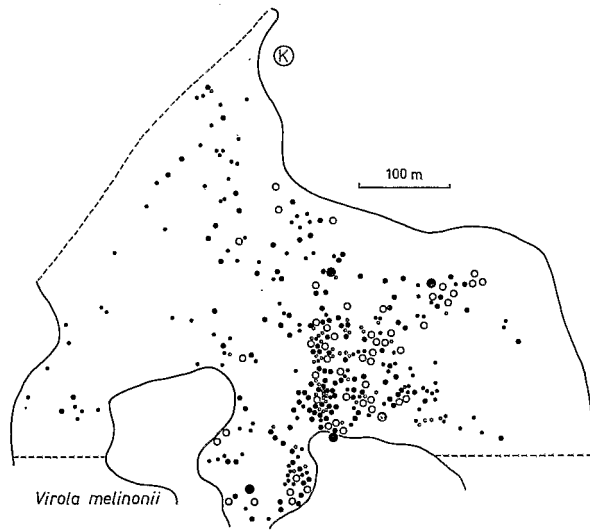
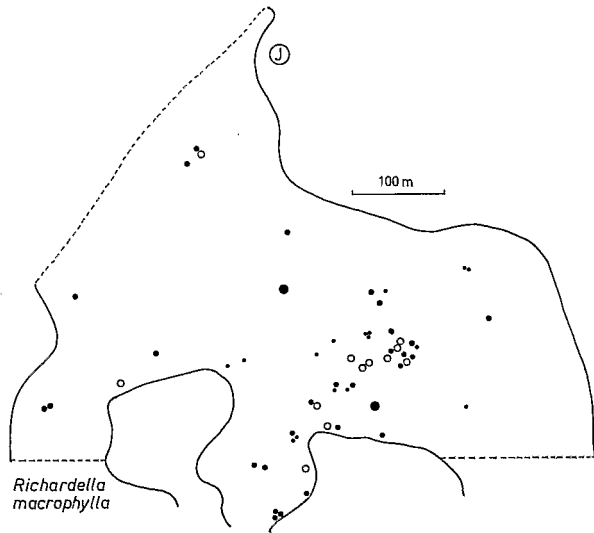


Fig. 33 (suite).

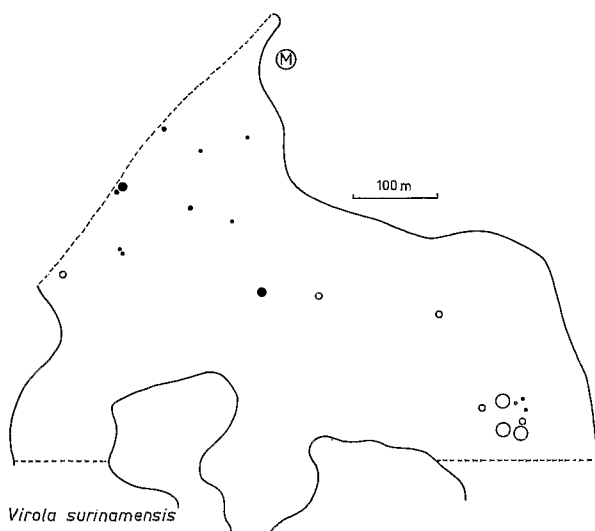
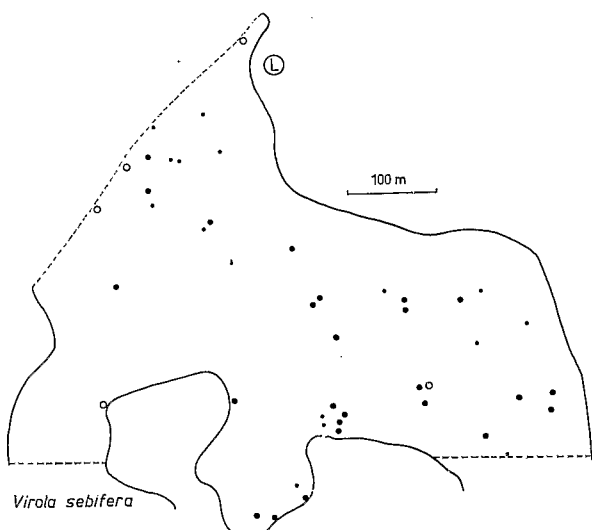


Fig. 33 (suite).

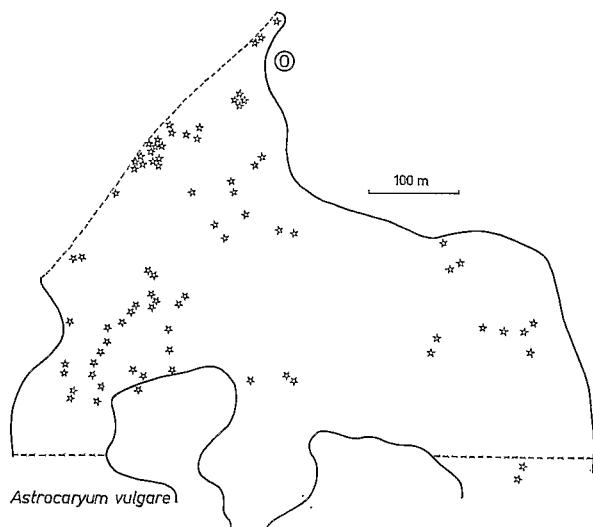
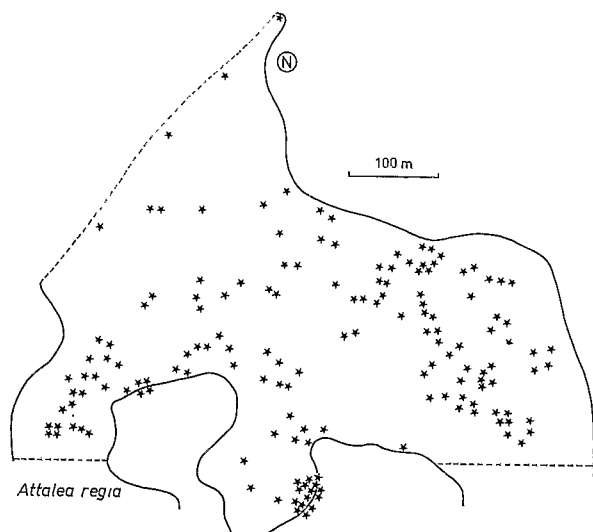


Fig. 33 (suite).

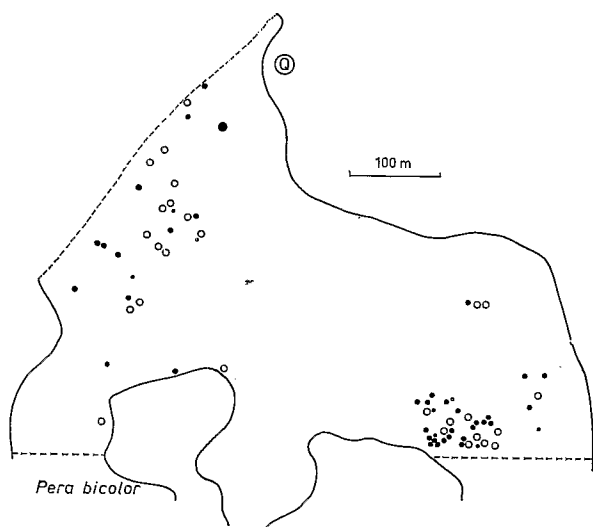
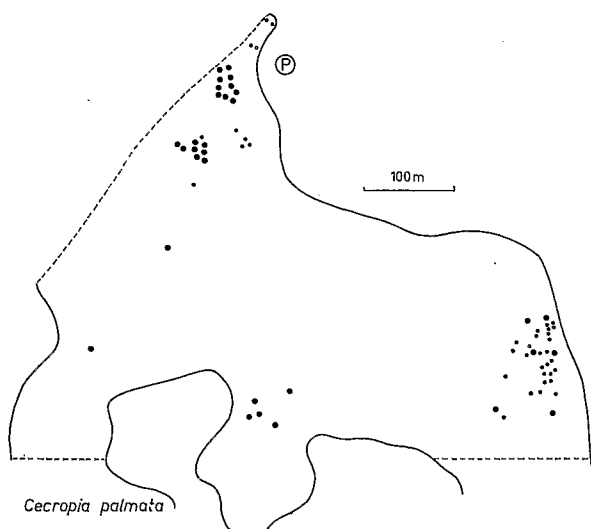


Fig. 33 (suite).

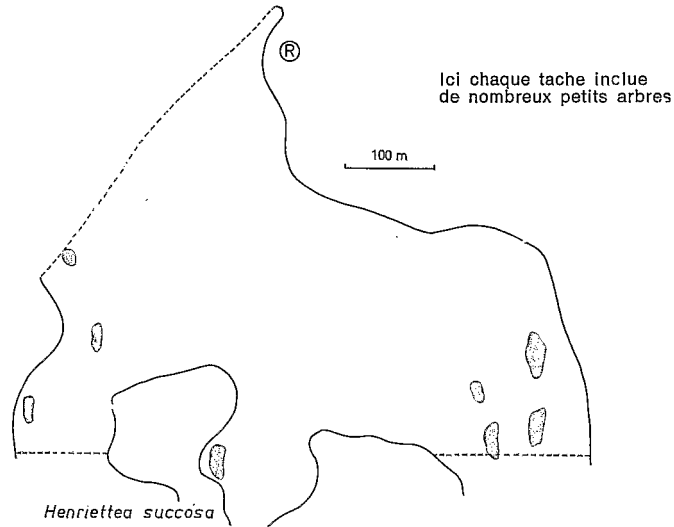


Fig. 33 (fin).

IV. — REPERCUSSION DES CYCLES PHENOLOGIQUES SUR LA REPRODUCTION DES MARSUPIAUX

Les productions fruitières, bien que permanentes, présentent donc des fluctuations saisonnières auxquelles les vertébrés frugivores doivent s'adapter. En nous basant sur le Tableau VIII et les figures 26, 28 et 29, nous avons estimé les productions de pulpes de fruits (gras et sucrés) pour les 13 espèces majeures cartographiées sur les 8,5 ha (fig. 34). Entre juin 1979 et septembre 1979, les disponibilités en pulpe de fruits sont passées par un minimum (en juillet) ce qui doit affecter la biologie des mammifères consommateurs. Par stockage des graisses dans leurs tissus, ils emmagasinent des surplus de nourriture pendant les périodes d'abondance avant de puiser sur leurs réserves pendant les périodes de raréfaction de la nourriture. Les Kinkajous que nous avons disséqués étaient tous très gras, un mâle de 3 000 g ayant 500 g de graisse dans le tissu sous-cutané et l'épiploon. Nous avons également suivi l'évolution pondérale des Marsupiaux *Caluromys philander* et *Philander opossum* au cours de l'année. Ils ont perdu du poids en période de raréfaction alimentaire par rapport à la saison d'abondance. Dans la figure 35, nous n'avons tenu compte que du poids des mâles adultes pour ne pas faire apparaître les variations pondérales dues à la « gestation » et à l'allaitement des femelles. Entre septembre 1978 et décembre 1979, nous avons pu noter deux périodes de raréfaction alimentaire coïncidant plus

ou moins avec le début de la saison sèche de 1978 et celui de la saison sèche de 1979. Cependant, la saison sèche de 1979 a été moins sévère pour les Marsupiaux que celle de 1978, différence probablement due à une fructification massive d'*Inga thibaudiana* en septembre-octobre 1979, fructification qui n'avait pas eu lieu l'année précédente. En saison sèche 1979, l'amaigrissement n'a été que de 12 à 13 % contre 20 % en 1979 pour *Caluromys philander* et *Philander opossum* par rapport au poids de ces animaux en période d'abondance.

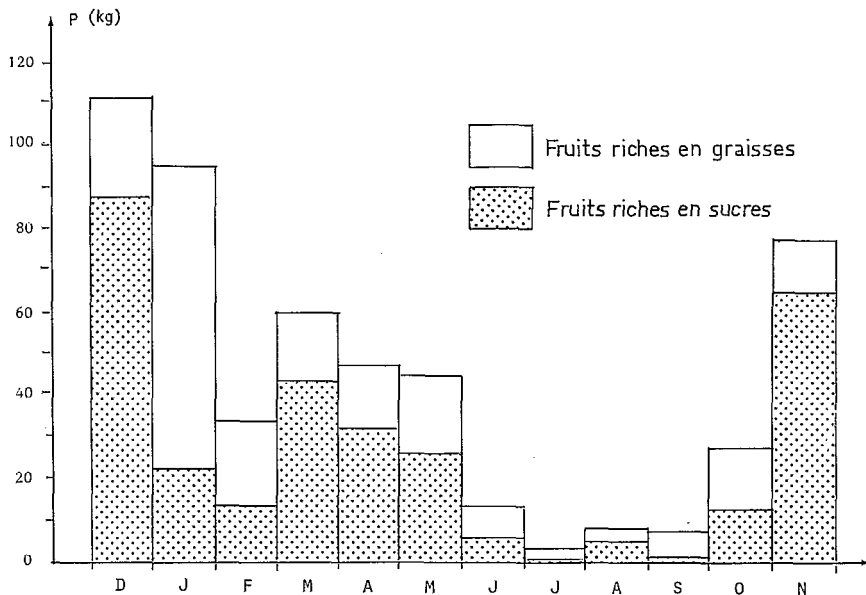


Figure 34 : Production de pulpe (poids sec total des fruits riches en graisses et des fruits sucrés) sur 8,5 ha pour les espèces suivantes : *Cordia exaltata*, *Simarouba amara*, *Protium heptaphyllum*, *Inga pezizifera* ; *Inga thibaudiana*, *Inga alba*, Lauraceae n° 4 ; *Richardella macrophylla* ; *Virola melinonii* ; *Virola sebifera* ; *Attalea regia* ; *Astrocaryum vulgare*, soit 25 % des arbres des 8,5 ha.

Les Marsupiaux se nourrissant également d'insectes, nous avons cherché à évaluer les fluctuations mensuelles de la faune entomologique au niveau du sol (1,5 m) et de la canopée (15 m). Les deux pièges lumineux utilisés étaient allumés toute la nuit, 6 jours par mois lunaire (3 jours avant la nouvelle lune, le jour de la nouvelle lune, et 2 jours après). Les insectes, attirés par une ampoule de 12 Watts (lumière blanche), heurtaient des réflecteurs métalliques et tombaient dans un entonnoir fixé au-dessus d'un flacon d'alcool. Les captures ont été triées par ordres d'insectes différents et pesées après séchage à l'étuve (fig. 36, Degal-

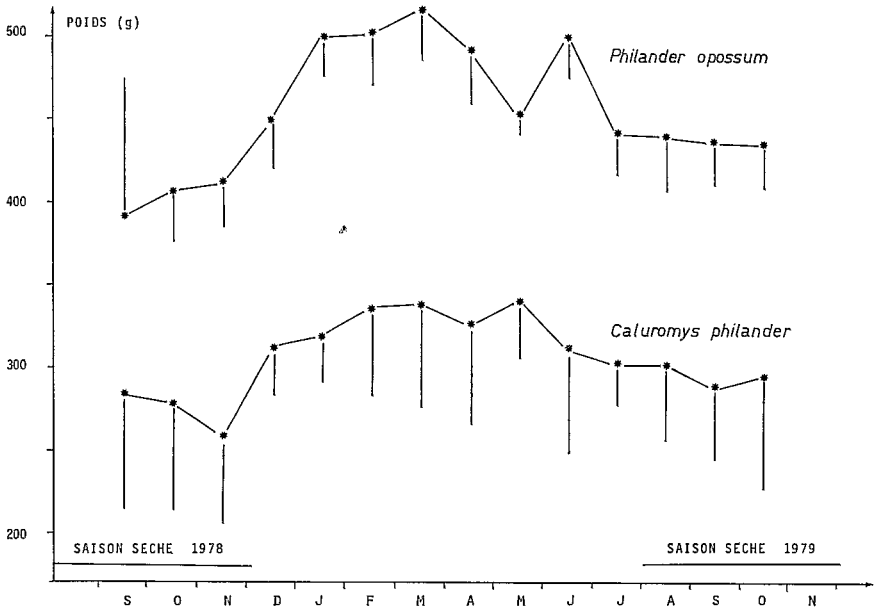


Figure 35. — Variations pondérales moyennes des mâles adultes de *Philander opossum* et de *Caluromys philander*. On remarque l'amaigrissement des animaux pendant les deux saisons sèches 1978 et 1979.

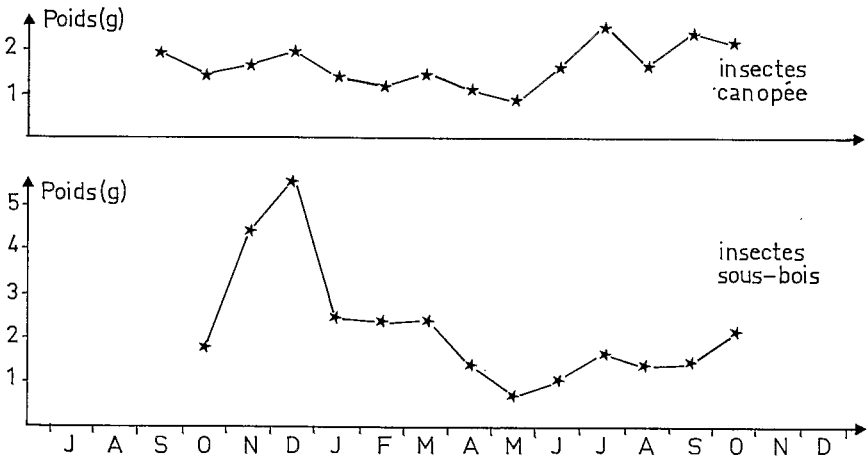


Figure 36. — Variations pondérales moyennes des insectes capturés au piège lumineux à 1,50 m et 15 m de hauteur ; variations exprimées en poids sec par jour.

lier *et al.*, en prépar.). On peut remarquer tout d'abord que les fluctuations de la faune entomologique échantillonnée sont plus importantes dans le sous-bois que dans la canopée. Dans le sous-bois, la baisse coïncide avec la diminution en fruits, ce qui doit accentuer le déficit alimentaire des espèces de Marsupiaux vivant dans la strate inférieure. Par contre, dans la canopée, les variations sont faibles, avec cependant un minimum correspondant à celui du sous-bois (mai). En somme, les amaigrissements des animaux constatés de juillet à octobre (et même novembre en 1978) coïncident surtout avec la diminution des fructifications ; la moindre abondance d'insectes pourrait se conjuguer à cette pénurie pour les Marsupiaux du sous-bois qui sont d'ailleurs plus insectivores que ceux de la canopée.

Nous avons également pu constater que le piégeage des Marsupiaux était bien plus facile en saison de raréfaction de la nourriture, période pendant laquelle la réussite des captures atteignait 32 captures pour 100 pièges installés, contre 12 pour 100 pièges le restant de l'année. Nous avons fait les mêmes constatations en forêt primaire à Saint-Elie.

Chez les Marsupiaux Didelphidae, la gestation ne dure qu'une douzaine de jours (Tyndale-Biscoe, 1973). A la naissance, les « larves » ne pèsent qu'environ 0,2 g ; bien que leur nombre dépasse souvent largement les possibilités d'allaitement de la mère (jusqu'à 54 dont seulement 5 à 7 trouveront une mamelle où se fixer ; Reynolds, 1952), l'effort métabolique de la mère est négligeable. Ce n'est qu'environ un mois après leur attachement à la mamelle, quand ils ont atteint un poids de 2 g (chez *Caluromys philander*) que les jeunes imposent à la mère un effort physiologique important qui obligera cette dernière à doubler sa ration alimentaire en fin d'allaitement (Atramentowicz, 1980). Quand la nourriture est abondante, la portée peut être menée à terme en 70 jours chez *Philander opossum*, 90 à 120 jours chez *Caluromys philander*. Dès le sevrage, l'inhibition du cycle ovarien est levée, et une nouvelle portée peut être produite dans les 15 jours qui suivent. En fait, le cycle ovarien n'est pas inhibé par la gestation comme cela se passe chez les mammifères placentaires (rôle du corps jaune), mais par la lactation. Ce n'est qu'après la naissance, quand les « larves » se fixent aux mamelles, que les follicules de la génération suivante qui avaient commencé à se développer dès la ponte ovulaire précédente et qui sont déjà bien développés, arrêtent leur maturation. Au moment du sevrage, quelques jours suffiront donc pour la maturation de ces ovules, ce qui permet, compte tenu de la très courte gestation, de réduire le temps entre deux portées successives (Sharman, 1970). Tant que la nourriture est abondante, les portées sont menées à bien ; quand les disponibilités alimentaires diminuent, les femelles ne produisent pas (ou très peu) de lait et les jeunes fixés aux mamelles maigrissent, s'affaiblissent et finissent par mourir dans la poche

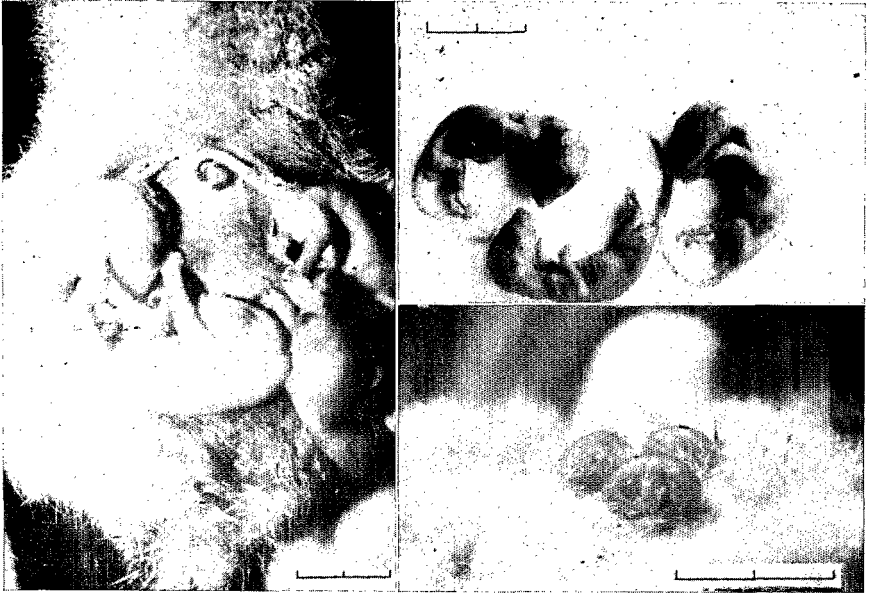


Figure 37. — A gauche : jeunes *Philander opossum* âgés d'environ 40 jours, dégagés de la poche marsupiale. En haut et à droite : jeunes *Philander opossum* âgés d'environ 1 mois morts dans la poche marsupiale pendant la période de raréfaction de la nourriture. En bas et à droite : nouveau-nés de *Caluromys philander*. L'échelle est donnée pour chaque photo par un segment de 2 cm.

(fig. 37). Ce dépérissement des jeunes dure plusieurs semaines, ce qui retarde d'autant l'apparition de la génération suivante (blocage du cycle ovarien par la lactation). En même temps, les animaux adultes maigrissent et il semble qu'à partir d'un certain seuil d'amaigrissement, il y ait diminution des naissances comme nous avons pu l'observer chez *Didelphis marsupialis*, *Philander opossum* (Gérard, en prép.) et *Caluromys philander* (Atramentowicz, 1980). Newsome (1965) a fait les mêmes constatations sur le Kangourou rouge, chez qui l'affaiblissement dû au manque de nourriture inhibe le cycle ovarien tout comme le fait l'allaitement. Vers les mois de juin, juillet et août, très peu de femelles allaitent : chez *Philander opossum*, respectivement 3 sur 16, 2 sur 13 et 0 sur 9, et chez *Caluromys philander*, 5 sur 10, 1 sur 12 et 1 sur 8. Par contre, en milieu de saison sèche (octobre 1978 et septembre 1979), avec la recrudescence des fructifications, presque toutes les femelles ont des jeunes (fig. 38). La baisse de natalité précédant la saison sèche paraît être très régulière d'une année à l'autre puisqu'elle apparaît sur les diagrammes après cumulation de toutes les observations faites entre 1967 et 1972 et enregistrées sur les cahiers de captures de l'Institut Pasteur de

Cayenne (1). Les variations des disponibilités alimentaires semblent agir directement comme synchronisateur, si bien que la reproduction reprend chez toutes les femelles à peu près à la même époque, ce qui permet de distinguer par la suite les différentes générations (nous considérons comme première génération, G_1 , celle qui succède à la saison sèche). Les taux de survie dans

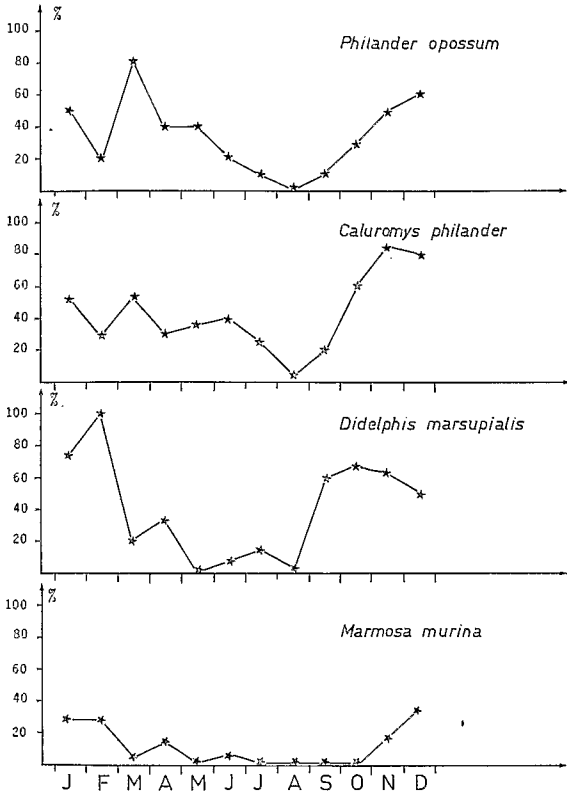


Figure 38. — Pourcentage des femelles allaitantes. Données cumulées sur 7 ans, d'après les cahiers de l'Institut Pasteur.

la poche marsupiale seront de plus en plus faibles au fur et à mesure des générations : pour *Philander opossum* 97 % (N = 36) en G_1 , 97 % (N = 38) en G_2 , et 28 % (N = 67) en $G_3 + G_4$. Pour *Caluromys philander*, 98 % (N = 57) en G_1 , 18 % (N = 22) en G_2 (pas de G_3 ni de G_4). Après la sortie de la poche, les taux de recapture des jeunes sont les suivants : pour *P. opossum*, 20 % en G_1 ,

(1) Données recueillies par M. G. Chatenay, technicien à l'Institut Pasteur.

17 % en G₂, 0 % en G₃ et G₄ ; pour *C. philander*, 17 % en G₁ et 0 % en G₂.

Si l'on considère que la prédation (et donc la mortalité) s'exerce sur les populations de Marsupiaux de façon homogène tout au long de l'année, l'arrivée des jeunes des première et deuxième générations multiplie par deux ou trois la population de fin de saison sèche, ce qui accentuera la compétition pour la recherche alimentaire. A partir des mois d'avril, mai et juin, la population recommence à diminuer puisque très peu d'individus de la troisième génération survivent. Cette décroissance de la population se fera sentir jusqu'en décembre-janvier (sortie de la première génération de la poche maternelle). La population qui avait suivi l'augmentation des disponibilités alimentaires par un brusque accroissement de son effectif va donc réagir à la diminution des disponibilités alimentaires de façon brutale par un arrêt de la reproduction. Il existe cependant une différence entre *Caluromys philander* (vivant dans la canopée) et *Philander opossum* (vivant dans le sous-bois). Pour la première espèce, les générations sont plus espacées (150 jours contre 90 jours) et la maturité sexuelle n'intervient qu'à 255-325 jours contre 150 jours chez *Philander opossum* dont les jeunes de la première génération, nés en octobre, se reproduisent dès le mois de février. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que les disponibilités alimentaires subissent de plus grandes fluctuations dans le sous-bois que dans la canopée. De fait, nos résultats de piégeage des insectes montrent des fluctuations allant de 1 à 7 dans le sous-bois contre 1 à 2 dans la canopée ; quant aux fruits, ne tombent au sol que ceux qui n'ont pas été consommés en hauteur par les espèces frugivores de la canopée. Le renouvellement des populations est donc différent pour ces deux espèces : en octobre-novembre, 79 % de la population (N = 42) était composée d'individus nés à la saison précédente chez *Philander opossum*, contre 36 % (N = 22) chez *Caluromys philander*.

Nous avons voulu savoir par quel processus les variations des disponibilités alimentaires pouvaient affecter les marsupiaux. On peut postuler que plus la nourriture se raréfie, plus les animaux doivent circuler pour en trouver suffisamment, ce qui leur prendra plus de temps, et leur demandera davantage d'énergie (1). Pour apprécier l'activité qu'ils développent, nous avons mis au point un contacteur de position qui, couplé à un émetteur radio placé dans un collier, donnait deux signaux différents selon que l'animal se trouvait tête inclinée vers le haut, ou tête inclinée vers le bas. Pour cette étude, nous avons choisi *Caluromys phi-*

(1) A Cabassou, pendant la période de raréfaction des ressources alimentaires, ce sont principalement les espèces végétales à production fruitière étalée qui fournissent l'essentiel de la nourriture des marsupiaux. Ces espèces végétales sont de petite taille, en général communes, et offrent une nourriture disséminée.

lander qui se prêtait mieux à l'utilisation de cette technique (Atramentowicz, 1980). Il était donc possible de suivre par radiotélémétrie l'activité locomotrice d'un animal de façon permanente, du début à la fin de la nuit. L'analyse de l'actogramme de 7 mâles et 5 femelles sur 50 nuits complètes montrent qu'en saison d'abondance, les femelles non allaitantes ou en début d'allaitement n'utilisent en moyenne que 55 % des 11 heures d'activité nocturne pour la recherche alimentaire (nombreuses siestes, surtout en fin de nuit). Pendant cette même période, les femelles en fin d'allaitement utilisent 75 % de leur activité nocturne, soit 20 % de plus que les autres femelles, ce qui s'explique par leurs besoins alimentaires accrus par la forte production de lait. En période de raréfaction des ressources alimentaires, tous les individus consacrent presque toute la nuit (78 %) à la recherche alimentaire. Malgré cela, ils maigrissent tous, et peu de femelles peuvent mener à bien leur portée pendant cette période. Le temps disponible nécessaire à la quête alimentaire semble donc agir pour cette espèce comme un facteur limitant associé à celui de la densité de nourriture disponible. Cet aspect est détaillée dans le travail d'Atramentowicz (1980). Un petit nombre de *P. opossum*, suivis grâce à la même technique par Gérard (en prépar.) permettent d'arriver aux mêmes conclusions.

V. — CONCLUSION

Au cours de cette étude, nous avons essayé de mettre en évidence un certain nombre d'inter-relations existant entre les mammifères frugivores arboricoles nocturnes et les espèces végétales d'où ces animaux tirent l'essentiel de leur subsistance. Ce champ de recherche, situé à la charnière de la zoologie et de la botanique et abordé grâce à la collaboration de chercheurs appartenant à ces deux disciplines, nous a permis de tirer plusieurs conclusions qui, sur la seule base de ces données, ne peuvent être extrapolées à l'ensemble des interactions vertébrés-végétaux de la forêt guyanaise.

La forêt secondaire dans laquelle nous avons établi notre terrain d'étude a été estimée à environ 80 ans d'âge. Il ne faut voir dans cette estimation qu'un ordre de grandeur car les vieilles forêts secondaires de l'île de Cayenne sont constituées par une mosaïque de biotopes différents, issus d'interventions humaines répétées et d'accidents naturels formant de nombreux chablis recolonisés en partie par des espèces pionnières. Cette juxtaposition de biotopes plus ou moins récents est colonisée par une faune de petits vertébrés dont les densités de population sont très fortes en comparaison de ce que nous avons pu observer en forêt primaire. Par exemple, pour les Marsupiaux, le taux de rendement du piégeage est de 1 animal capturé pour 150 pièges

posés en forêt primaire (piste de Saint-Elie), contre 30 à 50 en forêt secondaire pendant la même période. On peut donc supposer que les espèces de petits vertébrés particulièrement abondantes dans les forêts secondaires recherchent des formations végétales récentes, milieux peu représentés et disséminés dans les forêts primaires (chablis).

Une autre particularité des forêts secondaires de la région de Cayenne est, à l'inverse de la précédente, l'absence ou la grande rareté des grosses espèces de vertébrés frugivores. A Cabassou, nous n'avons jamais observé les singes *Cebus* et *Ateles*, ni les plus grandes espèces de toucans et de perroquets. Il est vraisemblable que l'absence de grands arbres producteurs de gros fruits, comme il en existe dans les vieilles forêts, explique cette particularité. Les arbres de taille moyenne de la forêt secondaire ne permettraient pas à des gros vertébrés frugivores grégaires de trouver des sources de nourriture suffisamment abondantes pour nourrir un groupe entier. Seuls les singes hurleurs, qui sont en grande partie folivores, ont pu se maintenir dans les forêts de l'île de Cayenne bien qu'ils fassent partie des animaux gibiers favoris en Guyane, ce qui donne à penser que la pression de chasse n'est pas la seule cause de l'absence des gros vertébrés frugivores.

Malgré cette situation, les graines d'assez gros calibres comme celles des *Virola spp.* ou des *Inga spp.*, typiques des forêts primaires comme des vieilles forêts secondaires, sont disséminées en forêt secondaire par le Kinkajou qui, solitaire, colonise les jeunes formations. Il contribue ainsi à l'enrichissement de ces forêts en espèces végétales provenant de zones plus anciennes qui permettront leur peuplement par une faune de plus en plus complexe.

A l'impact des disséminateurs de graines, s'ajoute celui des consommateurs de graines immatures (ensemble des frugivores-granivores) qui constituent, d'après nos observations, les principaux facteurs pouvant entraîner la régularité ou, au contraire, l'absence de régularité dans la fructification des différentes espèces d'arbres et de lianes. Les invertébrés prédateurs de graines constituent un ensemble non étudié ici, dont l'impact a été démontré par Janzen (1976) dans d'autres types de forêts.

La forêt relativement simplifiée de Cabassou nous a donné la possibilité de suivre suffisamment en détail les inter-relations plantes-vertébrés et d'étudier certains mécanismes importants de l'écosystème. Ce type de recherche devrait permettre d'analyser peu à peu les éléments des ensembles beaucoup plus complexes de la grande forêt.

SUMMARY

The relationships between a community of nine nocturnal frugivorous mammal species and the plants on which they feed were studied during 14 consecutive months in a secondary forest near Cayenne, French Guiana.

Two major trophic groups can be defined :

1. - *The seed eaters*, which open unripe fruits to eat their seeds. All are rodents : *Coendou prehensilis* (average adult weight 4 000 g), *Echimyus armatus* (400 g) and *Oryzomys concolor* (35 g).
2. - *The pulp eaters*, which specialize in ripe fruits. They eat the pulp and swallow most of the seeds which are disseminated with their feces. Five of them are marsupials : *Didelphis marsupialis* (1 000 g), *Philander opossum* (400 g), *Caluromys philander* (300 g), *Marmosa cinerea* (80 g) and *Marmosa murina* (45 g). The sixth species is a Procyonid Carnivore : *Potos flavus* (3 000 g).

These differing types of feeding strategies are discussed in relation to the morphology of the teeth and digestive tract of the species.

Species with a similar diet and comparable body size generally live in different forest layers.

The population density and biomass of these nocturnal frugivorous mammals were estimated on the basis of direct counts along forest trails at night, trapping results and radio-tracking.

Out of the 127 plant species listed, 26 play a major role as a food source for the mammals studied. The trunk diameter (DBH) of the 13 most common species was measured, and the distribution of these trees mapped in the 8.5 ha study area. These 13 tree species account for approximately half of the total basal area, which is considered here as an index of standing crop biomass. The same 13 species account for 25 % of the total number of individual trees.

Fruit production was measured during 13 months by weighing all fallen fruits along 1 200 m of trails. Fruit production and consumption of the same species were also estimated by the use of fruit collectors located under fruiting trees.

Special attention was given to the phenological cycles of trees. Three types of fruiting cycles could thus be related to three different foraging strategies of the sympatric frugivorous mammals :

1. - *Species with a low fruit production spread over an extended time period.* Only a few fruit ripen at the same time, but fruiting takes place almost all year long. Such trees are early-

or late-pioneer species ; their fruits have tiny seeds which are mainly eaten by small vertebrates which scatter them more or less homogeneously.

2. - *Species with synchronous, but irregular cycles of fruit production.* Such trees have rather large seeds which are very attractive to seed-eating rodents. These animals even destroy part of the fruit crop before ripening. The massive, irregular, and unpredictable fruiting cycles of these species may reduce seed predation by rodents. The few trees belonging to this category which do not bear fruit synchronously with their conspecifics may have their crop totally destroyed by rodents.
3. - *Species with synchronous and regular cycles of fruit production.* Such trees have rather large seeds, which are ingested by large frugivorous vertebrates and spread through their feces. Chemical or physical deterrents are generally present in such fruits before ripening. The tree species belonging to this category have successive and partly overlapping periods of fruit production. In this way, food is made available for pulp-eaters during most of the year. This pattern of fructification is presumably the end-result of a long lasting mutual interaction between plants and seed-scattering vertebrates.

Frugivorous mammals apparently need two different kinds of fruit in their diet, some rich in sugar and others rich in fat. Trees producing these two categories of fruit produce their crop successively, so that the necessary nutrients are made available throughout the year.

A definite decrease in fruit production takes place in our study area just before the beginning of the dry season. The marsupial pulp-eaters have adapted to this temporary food shortage by storing fat during the season of plenty. However, their production of young is strongly affected by this seasonal food shortage, as shown by an increased mortality rate of pouch youngs.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre de l'A.T.P., C.N.R.S./D.G.R.S.T. « Contrôle et fonctionnement des écosystèmes ». Nous tenons à remercier tout spécialement M. HERVIEU, directeur du Centre O.R.S.T.O.M. en Guyane, qui nous a offert sur place de nombreuses facilités sans lesquelles nous n'aurions pu avoir d'aussi bonnes conditions de travail. Nous tenons également à remercier le docteur ROBIN, directeur de l'Institut Pasteur de Cayenne, et nos collègues P. GRENAND, C. MORETTI et F. PAJOT, chercheurs à l'O.R.S.T.O.M. de Cayenne, avec lesquels nous avons eu de nombreux contacts scientifiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE, D.Y. (1980). — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 34 : 335-359.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1980). — *Alimentation, activité et reproduction chez un Marsupial Didelphidé sud-américain (Etude par biotéléométrie)*. Thèse de Troisième Cycle, Université de Paris V, 92 pp.
- BETSCH, J.M., BETSCH-PINOT, M.C. et MIKHALEVITCH, Y. (sous presse). — Evolution des peuplements des Microarthropodes du sol selon les traitements subis par une forêt dense humide en Guyane française. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*.
- BOUYER, F. (1867). — *La Guyane française : notes et souvenirs d'un voyage exécuté en 1862-1863*. Hachette, Paris, 316 pp.
- BRAZA, F., ASCARATE, T. et ALVAREZ, F. (1981). — Feeding habits of the Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Mammalia* (accepté pour publication).
- BROSSET, A. (1966). — *La Biologie des Chiroptères*. Masson, Paris, VII-240 pp.
- CARLETON, M.D. (1973). — A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea) with comments on functional interpretations. *Misc. Pub. Mus. Zool. University of Michigan*, 143 : 1-43.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biologia gabonica*, 7 : 121-228.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1977). — *Ecology and behaviour of nocturnal primates*. Duckworth ed. London, X-277 pp.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1978). — Ecologie et vie sociale de *Nandinia binotata* (Carnivore, Viverridés) : comparaison avec les Prosimiens sympatriques du Gabon. *La Terre et la Vie*, 32 : 477-528.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1979). — Ecological position of the Lorisidae family compared to other mammalian families. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, 6 : 26-30.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (sous presse). — Ecology and social adaptations in Didelphid Marsupials : comparison with Eutherian of similar ecology. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*.
- CHIVERS, D.J. et HLADIK, C.M. (1980). — Morphology of the gastrointestinal tract in primates : comparisons with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology*, 166 : 337-386.
- CORNER, E.J.H. (1940). — *Wayside trees of Malaya*. Government Printer, Singapore.
- CORNER, E.J.H. (1949). — The Durian theory on the origin of the modern tree. *Ann. Botany (N.S.)*, 13 (52) : 367-414.
- CORNER, E.J.H. (1953-1954). — The Durian theory extended. Parts I-III. *Phytomorphology*, 3 : 465-476, 4 : 152-165, 263-274.
- EISENBERG, J.F. et THORINGTON, R.W. (1973). — A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5 : 150-161.
- FLEMING, T.H. (1972). — Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mammal*, 53 : 619-623.
- GARDNER, A.L. (1973). — The systematics of the genus *Didelphis* in North and Middle America. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.*, Lubbock.
- GAUTIER-HION, A. (1978). — Food niche and coexistence in sympatric Primates in Gabon. In *Feeding behaviour in relation to food availability and composition*. C.M. Hladik and D.J. Chivers (Eds), Academic Press, London, 269-286.

- HLADIK, A. (1970). — Contribution à l'étude biologique d'une Araliaceae d'Amérique tropicale : *Didymopanax morototoni*, *Adansonia*, ser. 2, 10 : 383-407.
- HLADIK, A. et HLADIK C.M., (1967). — Observations sur le rôle des primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia gabonica*, 3 : 43-58.
- HLADIK, A. et HLADIK, C.M. (1969). — Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23 : 25-117.
- HLADIK, A. et HLADIK, C.M. (1977). — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*, 31 : 515-555.
- HLADIK, C.M. (1967). — Surface relative du tractus digestif de quelques Primates, morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. *Mammalia*, 31 : 120-147.
- HLADIK, C.M. (1973). — Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27 : 343-413.
- HLADIK, C.M. (1975). — Ecology, diet and social patterning in Old and New World primates. In *Socioecology and psychology of primates*, Tuttle, R.H. (Ed.), Mouton, The Hague : 3-35.
- HLADIK, C.M. (1977 a). — Le régime alimentaire des Primates, et son adaptation aux ressources du milieu forestier. *Thèse de Doctorat d'Etat*, Université de Paris VI.
- HLADIK, C.M. (1977 b). — A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*, In *Primate ecology : studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. Clutton-Brock (Ed.), Academic Press, London : 323-353.
- HLADIK, C.M. (1977 c). — Chimpanzees of Gabon and Chimpanzees of Gombe : Some comparative data on the diet. In *Primate Ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. Clutton-Brock (Ed.), Academic Press, London : 481-501.
- HLADIK, C.M. (1978). — Adaptive strategies of primates in relation to leaf eating. In *The ecology of arboreal folivores*. G.G. Montgomery (Ed.), Smithsonian Inst. Press, Washington : 373-395.
- HLADIK, C.M. (1979). — Diet and ecology of prosimians. In *The study of Prosimian Behavior*. G.A. Doyle and R.D. Martin (Eds), Academic Press, New York : 307-357.
- HLADIK, C.M., CHARLES-DOMINIQUE, P., PETTER, J.J. (1980). — Feeding strategies of five nocturnal Prosimians in the dry forest of the West Coast of Madagascar. In *Nocturnal Malagasy Primates*, P. Charles-Dominique, H. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, G. Pariente, J.J. Petter, A. Petter-Rousseaux and A. Schilling (Eds), Academic Press, New York : 41-73.
- HLADIK, C.M., HLADIK, A., BOUSSET, J., VALDEBOUZE, P., VIROBEN, G., DELORT-LAVAL, J. (1971). — Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia primatologica*, 16 : 85-122.
- JANZEN, D.H. (1975). — *Ecology of plants in the tropics*. Arnold, London.
- JANZEN, D.H. (1976). — Seeding patterns of tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann (Eds), Camb. Univ. Press : 83-128.
- MAYAUD, N. (1928). — La propagation du gui par les oiseaux. *Rev. Fr. Ornithol.*, 235 : 1-8.
- MOIR, R.J. (1967). — Ruminant digestion and evolution. In *Handbook of physiology*, sect. 6 : *Alimentary canal*, C.F. Code (Ed.), Washington, Amer. Physiol. Soc. : 2673-2694.

- MONTGOMERY, G.G. et SUNQUIST, M.E. (1975). — Impact of sloths on neotropical forest energy flow and nutrient cycling. In *Trends in tropical ecology*. F.B. Golley and E. Medina (Eds), Springer : 69-98.
- MORRISON, D.W. (1978). — Foraging ecology and energetics of the frugivorous bats *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59 : 716-723.
- NEWSOME, A.E. (1965). — Reproduction in natural populations of the Red Kangaroo (*Megaleia rufa*) in Central Australia. *Aust. J. Zool.*, 13 : 735-759.
- O'CONNELL, M.A. (1979). — Ecology of Didelphids marsupials form Northern Neotropics. In *Vertebrate ecology in the Northern Neotropics*, J.F. Eisenberg (Ed.), Smithsonian Institution Press, Washington : 73-87.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, 73. 204 p.
- PARIENTE, G. (1980). — Quantitative and qualitative study of the light available in the nocturnal biotope of Malagasy Prosimians. In *Nocturnal malagasy Primates*, P. Charles-Dominique, H. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, G. Pariente, J.J. Petter, A. Petter-Rousseaux and A. Schilling (Eds), Academic Press, New York : 117-134.
- PUIG, H. (1979). — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 115 : 338-346.
- REYNOLDS, H.C. (1952). — Studies on reproduction in the Opossum (*Didelphis virginiana*). *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 52 : 223-284.
- RIDLEY, H.N. (1930). — *The dispersal of plants throughout the world*, London.
- SHARMAN, G.B. (1970). — Reproductive physiology of Marsupials. *Science*, 167 : 1221-1228.
- SMYTHE, N. (1970). — Relations between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist*, 104 : 25-35.
- SNOW, D.W. (1965). — A possible selective factor in the evolution of fruiting season in tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.
- SUSSMAN, R.W. (1978). — Nectar feeding by *Lemur mongoz mongoz* and its evolutionary and ecological implications. In *Recent advances in Primatology*. D.J. Chivers et K.A. Joysey (Eds), Academic Press, New York, 3 : 119-125.
- TYNDALE-BISCOE, C.H. (1973). — *Life of Marsupials*. Arnold, London, VIII-254 p.
- VAN der PIJL, L. (1961). — Ecological aspects of flower evolution. II Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15 : 44-59.
- WALSH, J. et GANNON, R. (1967). — *Time is short and the water rises*. Thomas Nelson and Sons, Camden, New Jersey.
- WILSON, D.E. (1970). — Opossum predation : *Didelphis* on *Philander*. *J. Mammal.*, 51 : 386-387.
- ZAJOURILLO, K.K. (1931). — Contribution à la classification des fruits et graines ornithochores (en langue russe). *J. Soc. Bot. Russe*, 16, fasc. 2 et 3.