

MECANISMES DE LA REPARTITION DES RESSOURCES ALIMENTAIRES ENTRE
LES MAMMIFERES ARBORICOLES NOCTURNES DE LA FORET GUYANAISE.

par

CHARLES-DOMINIQUE Pierre.

C.N.R.S.

Laboratoire d'Ecologie Tropicale

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

N° : 15339, ex 2

Cote : A

RAPPORT D'ACTIVITE SUR LE PROGRAMME REALISE EN GUYANE
DANS LE CADRE DE L'A.T.P. "ANALYSE ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES".

- oOo -

I - RAPPEL DE L'OBJECTIF DE LA RECHERCHE

Sous le titre "Mécanismes de la Répartition des Ressources alimentaires entre les Mammifères nocturnes arboricoles de la forêt guyanaise", nous avons entrepris une étude pluridisciplinaire en forêt secondaire dans l'Ile de Cayenne. Cette étude concerne une "fraction" de l'écosystème (Mammifères nocturnes exploitant les fruits de la canopée).

Initialement, cette étude devait servir à comparer certains frugivores de la forêt gabonaise (Lémuriens, Nandinie) à leurs homologues écologiques néotropicaux. En fait, le champ de recherche a été plus vaste que celui abordé au Gabon pour l'étude des Lémuriens et de la Nandinie, et les résultats obtenus en Guyane débouchent, en plus du domaine de la Mammalogie, sur celui des inter-relations Plantes-Animaux.

II - DESCRIPTION CHRONOLOGIQUE DES DIFFERENTES PHASES D'EXECUTION

A) TERRAIN D'ETUDE

Le terrain d'étude (Cabassou) a été choisi à 10 km de Cayenne. Il s'agit d'une forêt secondaire dont l'âge varie entre 50 et 100 ans selon les secteurs. Une surface de 8 hectares a été quadrillée par des layons espacés de 40 m dans un sens, et de 80 m dans l'autre. Les observations botaniques et zoologiques ont été réalisées sur cette surface alors que le piégeage des animaux dépasse cette zone (environ 20 ha).

B) PARTICIPANTS ET DIFFERENTES PHASES D'EXECUTION

Les observations ont commencé le 26 Août 1978 pour s'arrêter le 25 Octobre 1979; seules les observations botaniques ont été poursuivies jusqu'en Décembre 1979 (M.F. PREVOST).

Huit personnes ont été engagées dans ce programme :

- M.F. PREVOST (Botanique), chargée de recherche à l'ORSTOM Cayenne (environ 2 jours par semaine consacrés au programme).
- N. DEGALLIER (Entomologie), chargé de recherche à l'ORSTOM Cayenne (environ 6 jours par mois consacrés au programme).
- H. GERARD (Mammalogie), V.A.T. à l'ORSTOM de Cayenne - 3ème Cycle; Présence sur le terrain : 14 mois 1/2 à temps complet.
- M. ATRAMENTOWICZ (Mammalogie), étudiante en 3ème Cycle; Présence sur le terrain : 11 mois à temps complet.
- P. CHARLES-DOMINIQUE (Mammalogie), chargé de recherche au C.N.R.S. Présence sur le terrain : 13 mois 1/2 à temps complet.
- M. CHARLES-DOMINIQUE (Collaboration technique), I.T.A. C.N.R.S. (3D) en disponibilité. Présence sur le terrain : 11 mois à temps complet.
- C.M. HLADIK (Mammalogie et composition des aliments), chargé de recherche au C.N.R.S.; Présence sur le terrain : 1 mois à temps complet.
- A. HLADIK (Botanique), I.T.A. - Chercheur au C.N.R.S.; Présence sur le terrain : 1 mois 1/2 à temps complet.
- Participation de C. MORETTI (Chimie des plantes à l'ORSTOM de Cayenne) pour la recherche de composés secondaires dans les fruits.

N. DEGALLIER

M.F. PREVOST

G. GERARD

P. CHARLES-DOMINIQUE

M. CHARLES-DOMINIQUE

M. ATRAMENTOWICZ

C.M. HLADIK

A. HLADIL

A S O N D J F M A M J J A S O N D

1978

1979

C) COLLABORATIONS

En plus de l'application du programme initial, il faut mentionner la collaboration entreprise avec les deux équipes "Entomologie Médicale" (ORSTOM) et "Arbovirus" (Institut Pasteur de Cayenne qui étudient les cycles de certains virus hébergés par les Marsupiaux et transmis par des moustiques. D'une part N. DEGALLIER a étudié les moustiques de Cabassou pendant un cycle annuel complet, d'autre part nous avons pratiqué environ 250 prises de sang sur les Marsupiaux de Cabassou (une fois par mois par individu) sur lesquelles le Docteur M. LHUILLIER et le Docteur Y. ROBIN, Directeur de l'Institut Pasteur, ont réalisé des analyses de fractions complémentaires d'anticorps viraux (10 types). C'est dans le cadre de ces collaborations que H. GERARD a été engagé à l'ORSTOM en tant que V.A.T. pendant la durée de son service militaire.

III - BILAN PROVISOIRE DES RESULTATS

BOTANIQUE

Dès le début de cette étude, M.F. PREVOST a entrepris un inventaire floristique du terrain d'étude sur une surface de un ha. 1549 individus appartenant à près de 150 espèces (*) ont été marqués, mesurés et cartographiés à partir de 10 cm de circonférence (760 entre 10 et 20 cm et 789 au-delà de 20 cm de circonférence). Les mises en herbar et les déterminations se sont échelonnées sur toute la période d'étude et se poursuivent actuellement. Les espèces les plus courantes sont presque toutes déterminées, ceci grâce à l'herbier de l'ORSTOM de Cayenne et à la collaboration des botanistes présents.

Parmi ces 150 espèces, au moins 41 ont leurs fruits consommés par les Mammifères que nous avons étudiés : les petits rongeurs (principalement *Echimys armatus* et *Echimys chrysurus*) mangent les graines immatures de 25 espèces végétales. Le Coendou (*Coendou prehensilis*), Porc-épic arboricole, détruit également les graines immatures de 11 espèces, quant aux frugivores "vrais" (5 espèces de Marsupiaux et le Kinkajou), ils consomment les fruits mûrs de 30 espèces végétales

(*) dont environ 20 lianes et 30 espèces buissonnantes arbustives.

dont ils dispersent plus ou moins les graines. Parmi ces 30 espèces, 23 ont leurs fruits attaqués par les Rongeurs avant leur maturité.

Nous avons retenu 20 espèces (*), les plus courantes, fournissant la majeure partie de l'alimentation des mammifères considérés. A partir de 20 cm de circonférence, ces arbres ont été étiquetés, mesurés et cartographiés sur une surface de 8 ha (2 200 individus) et la phénologie d'une grande partie d'entre eux a été suivie. Ces 20 espèces représentent en nombre d'individus environ 35 % des arbres de même classe présents sur le terrain.

Pour évaluer les différentes productions de fleurs et surtout de fruits, nous avons retenu quatre layons traversant la zone d'étude (330 m, 390 m, 320 m et 240 m soit une longueur totale de 1280 m). Une fois par semaine, nous y avons collecté fleurs et fruits sur environ 1 m de large. Toutes ces récoltes, placées dans des petits sacs sont examinées le jour même : détermination (ou description et mise en collection), poids frais des différentes parties (coques, gousses, fruits verts, fruits mûrs, graines...), position exacte. Ce protocole n'a été mis en place que le 13.11.78 et s'est poursuivi jusqu'au 15 Décembre 1979 (M.F. PREVOST). Cette méthode, associée aux autres observations, permet de bien apprécier la succession des productions de fleurs et de fruits et leur importance relative. L'attaque des fruits immatures est facilement décelable par les traces de dents et les graines de tailles moyennes à grosses dispersées par les fientes des animaux frugivores se retrouvent facilement sur les layons (Inga, Virola, Guettarda, Simarouba, Lauracées).

Pour compléter ces observations, un certain nombre d'arbres producteurs de fruits ont été mis en observation : collecteurs de surface déterminée placés dessous, évaluation de la surface couverte par la couronne. Les collecteurs sont examinés une fois par jour ou deux fois par semaine selon les cas et différentes catégories et parties de fruits sont comptées : fruits verts, fruits avortés, fruits mûrs, fruits parasités, graines recrâchées par des animaux ou rejetées dans leurs fientes; coques, gousses, cupules, etc..., examen des traces de dents. Des échantillons de fruits sont bien entendu pesés (Poids frais - poids sec) et fixés pour des analyses chimiques ultérieures. Dans deux cas (Inga bourgoni), nous avons fait un ramassage total de façon à comparer avec les données obtenues par collec-

(*) dont une liane de circonférence 10 cm

teur, et, pour cinq espèces, nous avons abattu une branche maîtresse ou un arbre de façon à compter les fruits. Pour un certain nombre d'espèces (Lauracées, Cordia, Virola, Protium, Inga) le nombre de cupules, coques vides ou gousses ouvertes recueillies dans les collecteurs, comparé à celui des graines qui s'y trouvent permet d'évaluer le nombre de fruits mangés en haut et de graines emportées. Trente quatre arbres appartenant à 14 espèces différentes ont été suivis de cette façon. En outre, une étude détaillée des palmiers *Maximiliana maripa* et *Astrocaryon vulgare* (300 individus) a été réalisée par A. et C.M. HLADIK : cartographie, évaluation des productions de fruits et de leur consommation par comptage direct.

Toutes ces données associées à l'examen des contenus stomacaux (voir plus loin) et l'observation directe permettent d'évaluer l'impact des frugivores sur la forêt étudiée (voir inter-relations Plantes-Animaux).

LES PROIES (INSECTES)

Les Marsupiaux trouvent généralement les protéines dont ils ont besoin dans les proies qu'ils chassent (Coléoptères, Orthoptères, Lépidoptères...). Pour évaluer les fluctuations saisonnières de la biomasse d'Insectes, nous avons construit deux pièges lumineux mis en place 6 jours par mois lunaire (3 nuits avant la nouvelle lune, la nuit de la nouvelle lune et les 2 nuits suivantes). L'un des pièges était à 1,5 m de hauteur et l'autre à 15 m de hauteur. Ces deux pièges étaient placés 3 nuits dans une station et les 3 nuits suivantes dans une deuxième station du terrain d'étude. Les insectes attirés par la lumière tombaient dans un récipient d'alcool, ils étaient ensuite triés par Ordres, séchés à l'étuve et pesés (N. DEGALLIER). Le premier piégeage a eu lieu fin septembre 1978 et le dernier fin octobre 1979.

Les fluctuations saisonnières sont très nettes et, bien que la gamme d'Insectes capturés par ce système de piégeage ne soit pas représentative de toutes les proies potentielles, le minimum correspond à la saison de "pénurie" pendant laquelle les femelles de Marsupiaux maigrissent et perdent leurs petits (pseudo-avortements). L'analyse des correspondances indique une variation saisonnière assez importante qui serait principalement corrélée à la luminosité enregistrée pendant les deux mois précédents les captures. Les varia-

tions saisonnières de la biomasse d'insectes capturés est beaucoup plus importante dans le sous-bois que dans la canopée.

MAMMALOGIE

Compte tenu de la "portion" de l'écosystème considéré, nous pouvons compter deux grandes catégories de Mammifères frugivores nocturnes et arboricoles. D'une part les rongeurs qui détruisent les fruits immatures pour manger les jeunes graines et d'autre part les Marsupiaux et le Kinkajou qui mangent les fruits mûrs et dispersent les graines.

| | | | | |
|----------------------------|---|------------|------------------------|-------------------------------------|
| Destructeurs de graines |) | Rongeurs | (| Oryzomys consolor (35 g) |
| | | | (| Echimys armatus (200 g) |
| | | |) | Echimys chrysurus (200 g) |
| | | | (| Coendou prehensilis (3000 - 5000 g) |
| Disperseurs de graines |) | Marsupiaux | (| Marmosa murina (30-60 g) |
| | | | (| Marmosa cinerea (50-150 g) |
| | | | (| Caluromys philander (300-400 g) |
| | | |) | Philander opossum (300-600 g) |
| | | | (| Didelphis marsupialis (800-2000 g) |
| | (| Procyonidé | Potos flavus (3000 g) | |

• Parmi les rongeurs, le Coendou laisse le plus grand nombre de traces de destruction dans les arbres en fructification. De nombreuses observations ont été faites sur cette espèce et deux individus (1 mâle, 1 femelle) ont été suivis par radio-tracking. Sa densité de population est estimée entre 50 et 100 individus/km². Les petits rongeurs n'ont pas fait l'objet d'une étude particulière, d'autant plus que M. GUILLOTIN a commencé une étude de ces espèces en Guyane. L'examen des fruits immatures collectés permettra d'estimer la part respective du Coendou et des petits rongeurs dans la destruction des graines.

• Les Marsupiaux forment, tout au moins dans les forêts secondaires, la majorité de la faune des petits Mammifères. Faciles à piéger, 660 individus ont été marqués (dont 354 "embryons" marqués individuellement dans les poches marsupiales). Parmi 224 adultes (capturés la première fois adultes ou devenus adultes après leur marquage dans la poche marsupiale) nous avons opéré 1783 recontrôles selon un protocole de piégeage régulier : le terrain d'étude avait été partagé en trois zones, les pièges (80) étaient disposés successivement sur chacune d'elle à une semaine d'intervalle. En trois semaines la quasi totalité de la population était contrôlée. Pour les animaux presque exclusivement arboricoles, des pièges suspendus étaient installés à 15 m de hauteur en 8 stations.

Les nombreuses données obtenues (déplacements, croissance, variations pondérales, variations de la taille des testicules, usure des dents pour l'estimation de l'âge, état des femelles, taille des "embryons" présents dans la poche marsupiale...) ont été portées sur fiches et sont en cours de dépouillement par méthode informatique.

Chez les Marsupiaux, la durée de vie est assez courte et le rythme de reproduction très rapide (2 à 3 portées d'environ 5 petits chacune par an). Trois-quatre mois après leur sortie de la poche marsupiale, les femelles peuvent se reproduire si bien que nous avons pu enregistrer à la fin de notre étude les naissances des 3^{ème} et 4^{ème} générations. Cette rapidité du "turn over" de la population est particulièrement nette chez *Philander opossum* (plus terrestre); chez *Caluromys philander* (beaucoup plus arboricole et de taille équivalente), le "turn over" est moins rapide et la fécondité beaucoup plus basse.

Une étude intensive des domaines vitaux et des déplacements a été faite par radio-tracking (90 postes d'émetteurs radio fonctionnant 2-3 semaines et récupérés par la suite). Un système automatique d'enregistrement goniométrique (3 stations) permettait, en plus des données recueillies par récepteur portable, de connaître la position d'un individu toutes les 15 minutes.

Les données obtenues sur *Philander opossum* (domaine vitaux, dynamique de population, reproduction) font l'objet d'une thèse de Troisième Cycle en préparation par H. GERARD.

Un autre aspect de la biologie des Marsupiaux a été abordé grâce à une technique de radio-télémetrie mise au point pour cette étude.

La majorité des déplacements des Marsupiaux (surtout pour les femelles) sont liés à la recherche alimentaire. Selon l'abondance de la nourriture disponible, particulièrement les proies qui sont dispersées, un animal devra circuler plus ou moins longtemps pour se nourrir et ceci pendant une période de 11 heures limitée entre le crépuscule et l'aube. L'appareillage mis au point consiste en un émetteur radio relié à un micro contacteur de position. Chaque changement de position de l'animal, par rapport au plan horizontal (montées et descentes dans les branches) se traduit par un signal radio qui est enregistré. Ce protocole a été appliqué à l'espèce *Caluromys philander* (50 nuits continues d'enregistrement) et accessoirement à *Philander opossum*. Cette étude particulière fait l'objet d'une Thèse de Troisième Cycle par Martine ATRAMENTOWICZ qui a pu montrer que les femelles allaitantes se déplaçaient plus longtemps que les autres qui ne sont actives que durant 1/2 à 2/3 de la nuit. En période de pénurie alimentaire (Mai-Juin), les animaux circulent toute la nuit et maigrissent. C'est à cette époque que les "embryons" maigrissent et finissent par mourir dans les poches marsupiales.

Chez les Marsupiaux Didelphidés, la reproduction a lieu toute l'année et ce sont les disponibilités alimentaires qui semblent réguler la population en agissant directement sur la mortalité des jeunes "embryons" accrochés à la tétine maternelle.

• Le Kinkajou (*Potos flavus*) est, parmi les arboricoles nocturnes le plus gros des frugivores disperseurs de graines. Il nous a été impossible de le piéger mais nous avons fait de nombreuses observations d'animaux se nourrissant dans les arbres en fruits, nous avons suivi quelques parcours et évalué la densité de population par comptage (environ 20/km²). Cette espèce avale de grandes quantités de fruits sans les mâcher. Les graines, pouvant atteindre un diamètre de 16 mm sont injectées intactes dans les fèces et sont ainsi dispersées sur de vastes surfaces. L'abondance du Kinkajou, les grands déplacements qu'il fait (200 - 400 m en quelques heures) et le fait qu'il avale les graines de grosse taille en font un excellent disperseur de graines dans la forêt secondaire.

En plus des différentes observations réalisées à Cabassou, nous avons prélevé un certain nombre d'animaux en les tuant au fusil dans une forêt secondaire proche, séparée de Cabassou par une zone marécageuse : deux Echimys, 8 Coendous, 95 Marsupiaux, 7 Kinkajous. Ces chasses (une fois par semaine) ont permis d'examiner les contenus digestifs aux différentes périodes de l'année. Les carcasses conservées dans le formol permettront de mesurer les taux d'engraissement des Marsupiaux au cours de l'année.

INTERRELATIONS PLANTES-ANIMAUX

L'abondance des espèces zoochores (plus de 80 %) caractérise les forêts tropicales. La faune de vertébrés joue donc un rôle prépondérant dans la dissémination des graines et nous avons cherché à mettre en évidence des phénomènes de coévolution pouvant exister entre les végétaux zoochores et les vertébrés frugivores.

A Cabassou, comme d'ailleurs dans les forêts secondaires avoisinantes, Marsupiaux et Kinkajou forment la majorité des espèces frugivores arboricoles de taille moyenne. Les chauves-souris frugivores se nourrissent principalement de fruits à très petites graines (type Ficus) et parmi les espèces de Mammifères diurnes, le Singe Hurlleur, *Alouatta seniculus* (folivore-frugivore), le Tamarin à mains dorées *Saguinus midas* (insectivore-frugivore) le Singe écureuil *Saimiri sciureus* et l'Ecureuil *Sciurus aestuans* visitent peu ou pas du tout les espèces d'arbres considérées pour cette étude. Les singes frugivores (*Cebus* et *Ateles*) ne sont pas présents, ceci étant probablement dû à la structure de la végétation secondaire où les arbres producteurs de fruits sont de taille petite à moyenne. Les Oiseaux frugivores présents visitent surtout d'autres types d'arbres dont les fruits n'entrent pas dans l'alimentation des Mammifères considérés. Dans cet écosystème, les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes étudiés peuvent donc être considérés comme les principales espèces jouant un rôle important dans la biologie des 20 espèces végétales suivies et cartographiées.

Une partie de ces végétaux a un comportement de fructification régulier et les diverses espèces se relaient tout au long de l'année. Par exemple *Cordia exaltata* fructifie en Octobre-Novembre-Décembre, suivi de *Simarouba amara*, Décembre-Janvier, *Protium heptaphyllum*, Février-Mars, *Dichapetalum* sp., Avril-Mai-Juin, *Guettarda*

sp., Juillet, Août, Septembre. Ceci concerne les "fruits à pulpe sucrée"; une succession identique existe avec les végétaux producteurs de "fruits gras". Ce phénomène de "relais" qui a déjà été observé en Amérique Tropicale pour le genre *Miconia* (SNOW, 1966) peut être interprété comme la résultante d'une sélection opérée par les frugivores disperseurs de graines :

- 1°) L'absence de production fructifère pendant une période de l'année serait incompatible avec l'existence d'une population de frugivores sédentaires;
- 2°) La fructification simultanée de plusieurs espèces végétales défavoriserait la dissémination des graines, les fruits ne pouvant pas être consommés en totalité. Un équilibre s'établirait donc entre la population des frugivores disséminateurs de graines et la population végétale dont une partie des espèces se relaieraient pour la production des fruits.

A noter que les espèces à rythme de fructification régulier ne sont pratiquement pas attaquées par les destructeurs de graines (Coendou) : les jeunes fruits verts semblent protégés par des substances toxiques (*Simarouba*, *Virola*...) ou par des mécanismes de défense physiques (des épines ou des colles - *Palmiers*, *Cordia*...). Les espèces recherchées par les Coendous et qui n'ont donc pas de protections physiques ou chimiques efficaces (*Lauracées*, *Inga* sp.) ont par contre des rythmes de fructification irréguliers. De ce fait, la quantité de fruits verts varie considérablement au cours de l'année, ce qui limite la population des prédateurs.

Cette double sélection, par les frugivores disperseurs de graines d'une part et par les frugivores destructeurs de graines d'autre part est en cours d'interprétation. Des échantillons de fruits verts sont soumis à analyse pour la recherche des composés secondaires toxiques (résultats positifs déjà obtenus pour *Simarouba* et *Virola*).

Un autre aspect de la coévolution plantes-animaux a été abordé : en première analyse, il semble qu'à divers stades de régénération forestière correspondent divers stades de la colonisation par les Vertébrés frugivores. En forêt très jeune, les espèces de petite taille sont très abondantes (*Marmosa murina*, 30 g).

Caluromys philander (300-400 g) colonise des milieux plus anciens, suivi du Kinkajou (3000-4000 -). Corrélativement, les espèces végétales qui se succèdent produisent des graines de taille de plus en plus grosses qui seront véhiculées par endozoochorie.

Seule une fraction de la population animale et de la population végétale d'un milieu bien particulier, la forêt secondaire, a été abordée dans cette étude. Les mécanismes liant ces diverses espèces animales et végétales entre elles étaient plus simples à étudier dans de telles conditions, cette forêt secondaire représentant un stade transitoire de la régénération forestière. Les résultats qui découleront de notre étude à Cabassou pourraient être prolongés par des études plus complètes, menées d'une part en forêt primaire, mosaïque de biotopes représentant des stades différents de la régénération, et d'autre part dans des forêts secondaires en début de régénération.

Actuellement les travaux se poursuivent en laboratoire : exploitation des données par méthode informatique au C.I.R.C.E., analyse chimique des aliments...

IV - LISTE DES PUBLICATIONS EN PREPARATION

1 - Un article signé par tous les membres de l'A.T.P. et retraçant les diverses interactions plantes-animaux mises en évidence au cours de cette étude (article retenu pour le numéro d'Octobre 1980 de la "Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie").

2 - Communication au symposium de Washington "Mammal Behavior" (Août 1980) sur les structures sociales des Marsupiaux Didelphidés; toutes les communications de ce symposium seront publiées dans un ouvrage.

3 - Une publication sur le sujet suivant : Rythme d'activité, Reproduction et alimentation chez un Marsupial sud-américain (prévue pour 1981).

4 - Une publication sur la dynamique de population des Marsupiaux (prévue pour 1981).

5 - Une publication sur les variations annuelles de la faune entomologique volante dans le sous-bois et dans la canopée.

6 - Une publication en collaboration avec l'équipe arbovirus ORSTOM-Institut Pasteur sur les variations annuelles d'infestation virale chez les Marsupiaux (pas avant 1981).

7 - Un article technique décrivant la mise au point d'un système d'enregistrement automatique de radio-tracking léger.

8 - Deux Thèses de 3ème Cycle (soutenances prévues courant 80).