



Organisation du peuplement de marsupiaux en Guyane française

D. Julien-Laferriere

► To cite this version:

D. Julien-Laferriere. Organisation du peuplement de marsupiaux en Guyane française. Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) , 1991, 46 (2), pp.125-144. <hal-03528377>

HAL Id: hal-03528377

<https://hal.science/hal-03528377v1>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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



HAL Authorization

ORGANISATION DU PEUPLEMENT DE MARSUPIAUX EN GUYANE FRANÇAISE

Didier JULIEN-LAFERRIÈRE*

Si l'on se réfère à la littérature, l'organisation du peuplement de petits mammifères en général et de marsupiaux en particulier est particulièrement mal connu en forêt néotropicale humide (August et Fleming, 1984). En général, les observations menées sur l'ensemble des marsupiaux dans ce milieu sont incluses dans des recensements portant sur la totalité du peuplement des mammifères non volants (Eisenberg et Thorington, 1973 ; Glanz, 1983 ; Emmons, 1984 ; Dubost, 1987). En Guyane française, une station a été prospectée systématiquement pour l'étude de ce groupe zoologique (Charles-Dominique *et al.*, 1981). D'autres données, parcellaires, sont disponibles pour deux autres sites (Guillotin, 1982).

La comparaison de mêmes espèces ou de mêmes peuplements dans des sites homologues mais de conditions écologiques différentes se révèle très pertinente pour caractériser les relations entre les espèces et leur milieu. Ainsi, deux études de longue durée dans deux sites forestiers de Guyane française, l'un en forêt secondaire (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Atramentowicz, 1986), l'autre en forêt primaire (obs. pers.) ont permis de montrer comment des différences dans les disponibilités trophiques pouvaient influencer la biologie de la reproduction de trois espèces de marsupiaux (Julien-Laferrière et Atramentowicz, 1990). Ces deux études ont également permis de préciser les niches écologiques des espèces composant le peuplement et de montrer comment ces niches se différenciaient de façon à limiter une possible compétition directe entre les espèces.

Le propos de cet article est d'exposer un certain nombre d'éléments nouveaux sur la diversité spécifique et l'habitat des marsupiaux en Guyane française. L'accent sera mis sur l'influence possible du stade de succession de la végétation sur la structure du peuplement de marsupiaux, à partir d'une comparaison entre forêt primaire (forêt mature intacte) et forêt secondaire. A partir de ces résultats sera réalisée une synthèse des données disponibles pour la Guyane française, qui sont relativement dispersées et dont une partie n'est pas publiée. Elle permettra de mieux comprendre la structure du peuplement de marsupiaux guyanais et d'en définir un trait original : l'organisation en paire d'espèces, les deux espèces de chaque paire étant voisines sur le plan de leur morphologie et de leur écologie mais différentes par leur abondance.

* C.N.R.S., U.R.A. n° 1183, Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, F 91800 Brunoy.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations personnelles et données de différents auteurs ont été collectées sur dix stations (Fig. 1) :

— Piste de Saint-Elie (PSE), station Ecerex : $5^{\circ} 17' N$, $53^{\circ} 01' W$; forêt primaire, recrû (bord de piste et parcelle expérimentale défrichée : Arbocel).

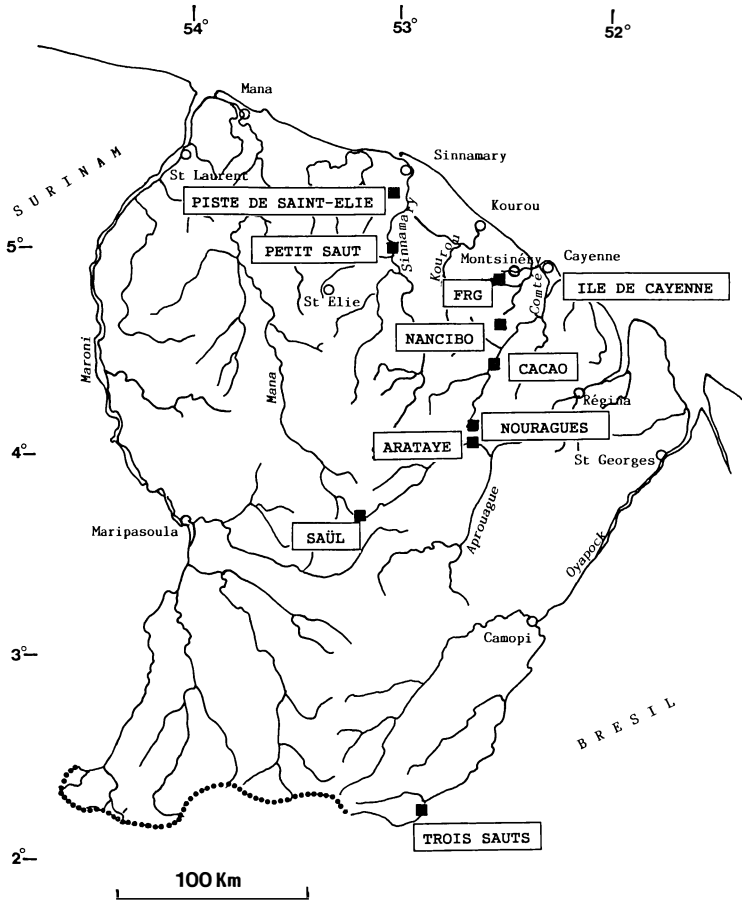


Figure 1. — Guyane française, localisation des sites d'étude.

— Petit Saut : $5^{\circ} 04' N$, $53^{\circ} 01' W$; forêt mature de bord de fleuve, faiblement dégradée (sous-bois éclairci localement).

— Ile de Cayenne : $4^{\circ} 55' N$, $52^{\circ} 20' W$; Cabassou, Piste Vidal, Montabo : vieilles forêts secondaires ; Cayenne-ville : milieu périurbain.

— FRG : $4^{\circ} 55' N$, $52^{\circ} 30' W$; forêt mature dégradée.

- Nancibo : 4° 38' N, 52° 28' W ; forêt primaire.
- Cacao : 4° 34' N, 52° 28' W ; village, forêt mature dégradée.
- Arataye (Saut Pararé) : 4° 03' N, 52° 42' W ; forêt primaire de bord de fleuve.
- Nouragues (4° 05' N, 52° 40' W) ; forêt primaire.
- Saül : 3° 38' N, 53° 12' W ; village, forêt mature dégradée.
- Trois-Sauts : 2° 16' N, 52° 52' W ; forêt primaire.

La plus grande partie des données a été recueillie soit par piégeage, soit par observations directes au cours de parcours nocturnes. Cinq modèles de pièges — nasses grillagées (« Tomahawk », trois modèles, ou type « trébuchet ») ou pièges fermés en aluminium (« Sherman ») — étaient appâtés avec de la banane et disposés au sol ou en hauteur, de façon à capturer l'ensemble des marsupiaux terrestres et arboricoles. Selon la station, piégeage et observations se sont déroulés sur des périodes allant de une semaine (Saül) à 22 mois (PSE), réparties entre janvier 1984 et février 1987.

Après chaque capture, l'animal était pesé et mesuré ; son âge ainsi que son état reproducteur, dans le cas des femelles, étaient déterminés (Atramentowicz, 1986). L'animal était ensuite relâché au point de capture. Pour chaque observation étaient notés l'heure et le lieu de la rencontre, ainsi que la hauteur où se trouvait l'animal.

Outre les travaux publiés (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Guillotin, 1982 ; Atramentowicz, 1986), mes observations personnelles ont été complétées par des données de piégeage inédites de M. Atramentowicz (piste de Saint Elie, Montabo et piste Vidal : 1981, 1982 et 1987), P. Belbenoit (piste Vidal : 1987) et H.M. Cooper (piste Vidal : 1989) et par l'examen des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

RÉSULTATS

1. Le peuplement de marsupiaux en forêt primaire, piste de Saint Elie

Sur la piste de Saint Elie (PSE) ont été collectées neuf espèces de marsupiaux (Didelphidae), dont les poids moyens s'échelonnent de 20 à 1 100 g, pour des longueurs tête et corps réparties entre 90 et 370 mm (Tab. I) ; il s'agit de *Marmosa parvidens*, *M. murina*, *M. cinerea*, *Caluromys philander*, *Metachirus nudicaudatus*, *Philander opossum*, *Chironectes minimus*, *Didelphis marsupialis* et *D. albiventris* (Fig. 2).

Du point de vue de l'habitat, il existe une ségrégation à la fois verticale et horizontale des espèces dans le milieu. Si l'on considère les hauteurs auxquelles les individus ont été observés ou capturés, on constate que certaines espèces ont une large distribution verticale, alors que d'autres sont restreintes à une strate précise de la végétation (Tab. II). Ainsi, *M. nudicaudatus* et *P. opossum* sont strictement ou essentiellement terrestres : *M. nudicaudatus* a été capturé cinq fois, toujours au sol ; un seul *P. opossum* a été capturé en hauteur 11 fois (7,6 % du nombre total de captures de cette espèce). Les deux petites espèces de *Marmosa* (*M. parvidens* et *M. murina*) fréquentent le sol et le sous-bois. *M. cinerea* et *C. philander* sont arboricoles, liés plus particulièrement à la canopée : les 22 captures de *M. cinerea*



Figure 2. — *Didelphis albiventris*. Femelle adulte, Route de l'Est (ca. 4°35' N, 52°20' W), 1979. Photos P. Charles-Dominique. Extérieurement, cette espèce se distingue de *D. marsupialis* par la présence de raies noires faciales (en bas) et de nombreux poils blancs disséminés sur le dos et les flancs (en haut).

ont toutes été faites en hauteur ; *C. philander* a été capturé neuf fois au sol, ce qui représente 4,3 % du total. *D. marsupialis* est l'espèce la plus généraliste, puisqu'elle occupe de façon sensiblement égale tous les étages de la végétation. Quant à *C. minimus*, qui est semi-aquatique, il occupe une place particulière dans le peuplement ; à PSE, toutes les personnes qui ont observé des individus de cette espèce les ont vus dans ou au bord de petits cours d'eau forestiers (2 observations personnelles ; Brosset, *comm. pers.*).

TABLEAU I

Poids et taille (longueur tête et corps : L t + c) des marsupiaux adultes capturés en forêt primaire, piste de Saint-Elie.

Les mesures correspondent à la première capture de chaque individu. Par référence à une courbe étalon donnant le poids des petits en fonction de leur taille (Atramentowicz et Julien-Laferrière, *non publ.*), le poids des jeunes dans la poche marsupiale a été estimé et déduit du poids des femelles. *D.a.* : *Didelphis albiventris* ; *D.m.* : *D. marsupialis* ; *P.o.* : *Philander opossum* ; *C.m.* : *Chironectes minimus* ; *M.n.* : *Metachirus nudicaudatus* ; *C.p.* : *Caluromys philander* ; *M.c.* : *Marmosa cinerea* ; *M.m.* : *M. murina* ; *M.p.* : *M. parvidens*. (1) : individus capturés par M. Atramentowicz, A. Brosset, H.M. Cooper. (2) : collection du Muséum de Paris (captures par M. Guillotin, PSE, 1979-1980).

Espèce	Poids (g)		L t + c (mm)		N
	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	
<i>D.a.</i>	1 000		370		2
	1 210		355		
<i>D.m.</i>	1 060	340	350	40	36
<i>P.o.</i>	455	135	275	30	30
<i>C.m.</i> (1)	450	95	250	20	3
<i>M.n.</i>	360	80	240	20	3
<i>C.p.</i>	315	75	245	15	44
<i>M.c.</i>	140	20	170	10	7
<i>M.m.</i> (2)	45	15	115	15	5
<i>M.p.</i>	20		90		2
	23		90		

TABLEAU II

Distribution des espèces selon la hauteur, d'après les observations directes en forêt primaire (PSE, Petit Saut).

Voir tableau I pour les symboles des espèces.

	<i>M.p.</i>	<i>M.m.</i>	<i>M.c.</i>	<i>C.p.</i>	<i>M.n.</i>	<i>P.o.</i>	<i>C.m.</i>	<i>D.m.</i>
Canopée (> 10 m)			2	36		1		5
Sous-bois (< 10 m)	4	13	1	8		2		5
Sol	1	4	1		4	42	2	6
N	5	17	4	44	4	45	2	16

Le même type de répartition est observé selon la dimension horizontale, certaines espèces étant distribuées de façon homogène, d'autres restreintes à certains milieux. Pour préciser ce paramètre, j'ai distingué deux types de biotopes : les formations de pentes, à sol bien drainé, ont typiquement une canopée haute et continue et un sous-bois clair. Inversement, les bas-fonds, sur sol hydromorphe, se caractérisent par une canopée basse et discontinue et un sous-bois dense. Les nombres de captures, rapportés à l'effort de piégeage, ont été comparés entre les deux formations végétales ; seules ont été prises en compte les espèces les plus fréquemment piégées. Deux tests statistiques (χ^2 pour *C. philander*, *D. marsupialis* et *P. opossum*, test binomial pour *M. cinerea*) ont été utilisés pour comparer les nombres de captures réalisées et les nombres théoriques que l'on aurait obtenus pour une même fréquence de capture entre les deux biotopes. Le piégeage en hauteur a représenté 3 485 pièges \times jours, dont 28,1 % en bas-fond et le piégeage au sol 3 481 pièges \times jours, dont 30,4 % en bas-fond.

Les résultats (Tab. III) montrent que *C. philander* est rencontré indifféremment dans les deux milieux. *M. cinerea* et *P. opossum* occupent préférentiellement les bas-fonds. A l'inverse, *D. marsupialis* est capturé plus fréquemment en forêt de pente.

TABLEAU III

Nombre de captures en bas-fond par rapport au nombre total et test statistique, pour les espèces les plus fréquemment collectées en forêt primaire (PSE).

Le nombre théorique est obtenu pour des proportions égales de captures en bas-fond et hors bas-fond.
N.S. = non significatif.

Espèce	Nombre de captures	Nombre de captures en bas-fond	Nombre théorique	P
<i>M. cinerea</i>	22	13	6	< 0,01
<i>C. philander</i>	207	68	58	N.S.
<i>D. marsupialis</i>	220	39	67	< 0,01
<i>P. opossum</i>	145	77	44	< 0,001

2. Comparaison avec une forêt secondaire : Cabassou

Si l'on excepte *C. minimus*, dont l'habitat ripicole n'est pas représenté sur le site de forêt secondaire, le peuplement de marsupiaux comprend huit espèces à PSE contre six à Cabassou. Trois espèces, *M. parvidens*, *M. nudicaudatus* et *D. albiventris*, sont présentes sur le site de forêt primaire mais pas sur celui de forêt secondaire. Par contre, *M. brevicaudata* est rencontré à Cabassou mais pas à PSE.

L'abondance relative des espèces peut être exprimée par le nombre de captures et le nombre d'observations au cours des parcours nocturnes. Etant donné que les durées et les calendriers de piégeage n'ont pas été les mêmes entre les deux sites (14 mois d'affilée à Cabassou, contre, en incluant les campagnes de piégeage de M. Atramentowicz, 26 mois répartis sur 3 ans et 9 mois à PSE), la prise en compte des fréquences relatives globales permet d'établir des situations

moyennes comparables. Trois classes d'abondance ont été définies, de la façon suivante : une espèce a été considérée comme abondante si le nombre d'individus capturés ou le nombre d'observations était supérieur au double du nombre moyen de captures ou d'observations par espèce (soit plus de 22,2 % à PSE et 33,3 % à Cabassou) ; comme moyennement abondante pour l'une au moins de ces deux valeurs comprises entre la moitié et le double de la moyenne (entre 5,6 et 22,2 % à PSE et entre 8,3 et 33,3 % à Cabassou) ; enfin, l'espèce a été considérée comme rare si à la fois le nombre d'individus capturés et le nombre d'observations étaient inférieurs à la moitié de la moyenne.

Selon ces critères, cinq espèces sur neuf sont rares à PSE (Fig. 3) ; ce sont *M. parvidens*, *M. cinerea*, *M. nudicaudatus*, *C. minimus* et *D. albiventris*. Une espèce, *M. murina*, est moyennement abondante. Trois espèces, *C. philander*, *P. opossum* et *D. marsupialis*, sont abondantes. A Cabassou, deux espèces sur six, *M. brevicaudata* et *M. cinerea*, sont rares. Trois sont moyennement abondantes : *M. murina*, *C. philander* et *D. marsupialis*. Enfin, une espèce, *P. opossum*, est abondante. Les abondances relatives de *P. opossum* et *D. marsupialis* sont inversées entre les deux stations ; le nombre d'observations comme le nombre d'individus capturés indiquent que *D. marsupialis* est le plus abondant sur le site de forêt primaire de PSE, alors que *P. opossum* domine numériquement sur le site de forêt secondaire de Cabassou.

Les densités et biomasses moyennes des trois espèces les plus abondantes ont été estimées à PSE à partir des données du piégeage, et comparées avec les valeurs trouvées à Cabassou (Atramentowicz, 1986). Sur les deux stations, la surface échantillonnée a été déterminée en ajoutant à la surface effectivement prospectée une bande de largeur égale à la moitié de la distance moyenne entre recaptures successives (Brant, 1962 ; Spitz, 1969).

C. philander a une densité moyenne nettement plus élevée que celles de *D. marsupialis* et *P. opossum* à PSE. A Cabassou, elle est équivalente à celle de *P. opossum*, alors que *D. marsupialis* a une densité beaucoup plus faible (Tab. IV). En terme de biomasse, c'est *D. marsupialis* qui atteint la valeur la plus élevée à PSE, en raison d'un poids moyen plus important. *P. opossum* a la biomasse la plus faible des trois espèces à PSE, mais la plus importante à Cabassou. Globalement, les trois espèces ont des densités et des biomasses moyennes nettement plus faibles sur le site de forêt primaire, de environ deux fois pour *C. philander* et *D. marsupialis* à huit fois pour *P. opossum*.

3. Synthèse des observations : localisation des captures et habitat des marsupiaux en Guyane française

L'ensemble des observations par localité (Tab. V) et par milieu (Tab. VI) montre que quatre espèces de marsupiaux sur les 10 existant en Guyane sont des espèces ubiquistes : *C. philander*, *P. opossum* et *D. marsupialis* sont présents sur toutes les stations sauf une, à savoir Cacao pour *C. philander* et Trois-Sauts pour *D. marsupialis* et *P. opossum*. Toutefois, leur présence sur ces sites est probable, le fait qu'elles n'y aient pas été observées étant peut être dû à une méthode d'échantillonnage inadaptée (par exemple, le piégeage en hauteur n'a pas été entrepris à Cacao). Ces trois espèces, auxquelles s'ajoute *M. murina*, occupent des milieux variés : forêt mature intacte (PSE, Arataye-Nouragues) à dégradée (FRG), forêt secondaire (Cabassou, Ile de Cayenne), jeune recru (Arbocel), milieu

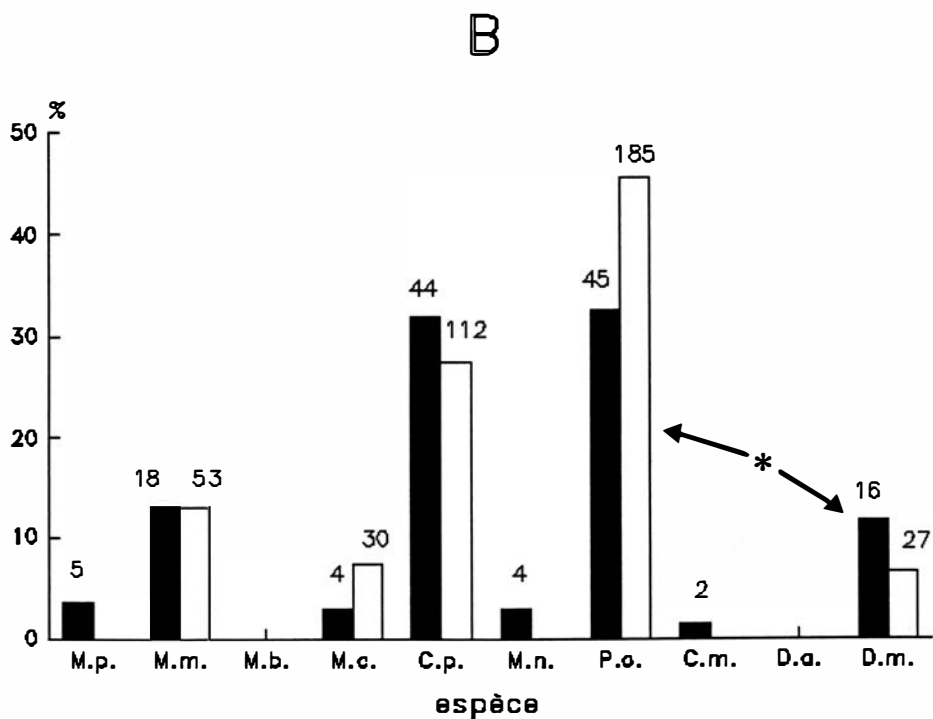
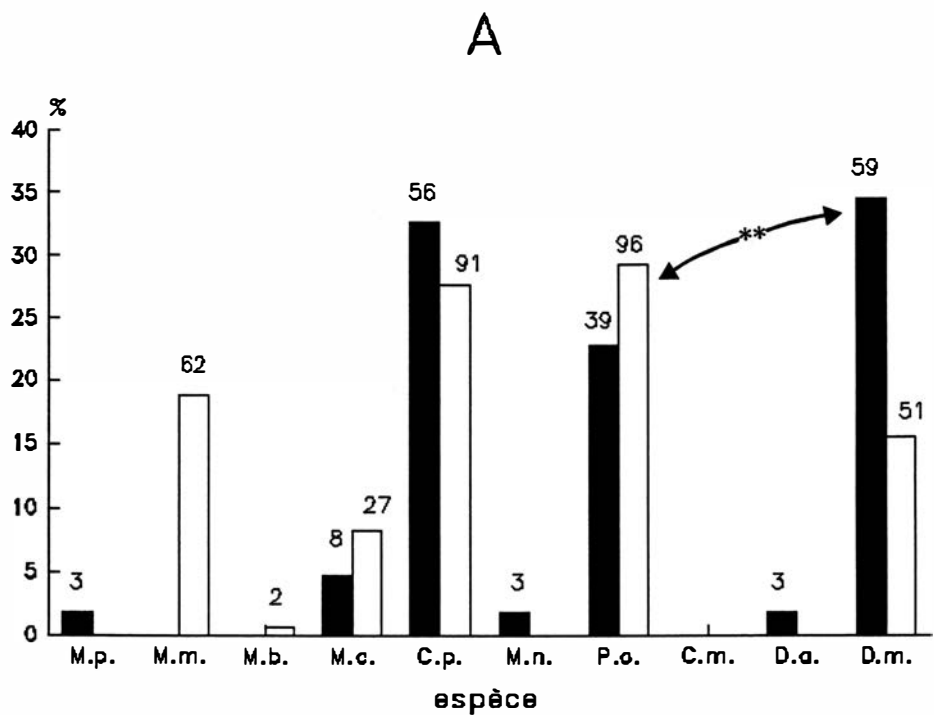


Figure 3. — Nombre d'individus capturés (A) et nombre d'observations (B) par espèce, en pourcentage du total, en forêt primaire (PSE) et forêt secondaire (Cabassou). Les effectifs sont indiqués au-dessus de chaque colonne; colonnes de gauche (foncé): PSE; colonnes de droite (clair): Cabassou. *: $p < 0,05$ ($\chi^2 = 6,50$); **: $p < 0,01$ ($\chi^2 = 15,47$). M.b. = *Monodelphis breviceaudata*. Pour les autres noms d'espèces, voir tableau I. Remarquer que *M. murina* et *C. minimus* ont été observés mais non capturés; trois *C. minimus* ont été capturés ultérieurement.

TABLEAU IV

Densités et biomasses moyennes (\pm écarts types) de Calyromys philander, Didelphis marsupialis et Philander opossum en forêt primaire (PSE) et en forêt secondaire (Cabassou ; d'après Atramentowicz, 1986).

N = 9 relevés pour PSE, 14 relevés pour Cabassou. N.S. : non significatif.

Densité (individus/km ²)	PSE	Cabassou
<i>C. philander</i>	51 \pm 27	143 \pm 34
<i>D. marsupialis</i>	22 \pm 8	45 \pm 24
<i>P. opossum</i>	17 \pm 9	137 \pm 17
P. (test F)		
<i>C.p./D.m.</i>	< 0,05	< 0,01
<i>D.m./P.o.</i>	N.S.	< 0,01
<i>C.p./P.o.</i>	< 0,01	N.S.
Biomasse (kg/m ²)	PSE	Cabassou
<i>C. philander</i>	16 \pm 9	35 \pm 6
<i>D. marsupialis</i>	21 \pm 8	41 \pm 20
<i>P. opossum</i>	7 \pm 5	56 \pm 12
P (test F)		
<i>C.p./D.m.</i>	< 0,05	N.S.
<i>D.m./P.o.</i>	N.S.	< 0,05
<i>C.p./P.o.</i>	< 0,01	< 0,01

boisé périurbain (Cayenne-ville). L'absence de *M. murina* sur quatre stations est peut-être due à d'importantes fluctuations saisonnières d'effectifs, comme cela a été constaté à Cabassou, en forêt secondaire (Atramentowicz, 1986) ; en forêt primaire intacte (PSE), l'espèce a été observée 18 fois en 18 mois de séjour, dont 12 fois en seulement cinq mois. *M. murina* pourrait être donc présent sur l'ensemble des stations, mais abondant pendant des périodes limitées.

Les six autres espèces ont, d'après les sites prospectés, une répartition plus hétérogène, liée à une sélection plus étroite de l'habitat. De plus, elles paraissent toutes rares. *D. albiventris* et *M. parvidens* sont inféodés à la forêt primaire intacte. *M. nudicaudatus* est lié également à la seule forêt mature, intacte (PSE) ou dégradée (FRG, Cacao). *C. minimus* est rencontré au bord des ruisseaux forestiers. Trois individus différents ont été capturés à PSE (par M. Atramentowicz, A. Brosset et H.M. Cooper). Ces animaux ont été pris dans des pièges « Tomahawk » à demi immergés dans l'eau courante et appâtés avec du poisson vivant.

Aucune espèce n'est restreinte à la forêt secondaire ou au recru. Dans ces formations, on rencontre au contraire uniquement les espèces généralistes sur le plan de l'habitat.

TABLEAU V

Bilan des données de répartition des marsupiaux en Guyane française : présence par localité.

Symboles des sites et références : *PSE* : Piste de Saint-Elie. Obs. pers. ; Guillotin, 1982 ; Atramentowicz, non publ. ; Charles-Dominique, comm. pers. *PtS* : Petit Saut. Obs. pers. *Cab* : Cabassou. Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Atramentowicz, 1986 ; *ICay* : Ile de Cayenne (excepté Cabassou). Obs. pers. ; Dedet *et al.*, 1985 ; Atramentowicz, 1986 et non publ. ; Belbenoit, non publ. ; Cooper, comm. pers. ; collection Muséum Paris (Chabaud *et al.*, 1971). *FRG* (Montsinéry) : Dedet *et al.*, 1985 ; coll. Muséum (Dedet, 1983). *N/RtE* : Nancibo/Route de l'Est. Obs. pers. ; Charles-Dominique, comm. pers. ; coll. Muséum (Dedet, 1983). *Cac* : Cacao. Julien-Laferrrière *et al.*, 1989 ; Petter, comm. pers. ; coll. Muséum (Petter, 1978). *Ar/Nou* : Arataye/Nouragues. Guillotin, 1982 ; Charles-Dominique, comm. pers. ; coll. Muséum (Dubost, 1979). *Sa* : Saül. Obs. pers. ; Atramentowicz, non publ. ; coll. Muséum (Petter, 1978). *TrS* : Trois Sauts. Grenand, 1980 cité par Brosset, 1989 ; coll. Muséum (Dorst *et al.*, 1975).

	PSE	Arbocel	PtS	Cab	ICay	FRG	N/RtE	Cac	Ar/Nou	Sa	TrS	Σ
<i>D.a.</i>	+						+					2
<i>D.m.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		10
<i>P.o.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		10
<i>C.m.</i>	+										+	2
<i>M.n.</i>	+		+			+		+	+		+	6
<i>C.p.</i>	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	10
<i>M.c.</i>	+		+	+	+						+	5
<i>M.b.</i>				+	+			+	+		+	5
<i>M.m.</i>	+	+		+	+	+			+	+		7
<i>M.p.</i>	+								+			2

TABLEAU VI

Nombre d'individus capturés par espèce et par habitat.

(*) dont deux observés (PtS), non capturés ; (**) observé, non capturé. Références : (1) obs. pers. ; (2) Julien-Laferrrière *et al.*, 1989 ; (3) Atramentowicz, 1986 et non publ. ; (4) Belbenoit, non publ. Voir tableau I pour les symboles des espèces, et le tableau V pour les symboles des sites.

	<i>C.p.</i>	<i>D.m.</i>	<i>P.o.</i>	<i>M.n.</i>	<i>D.a.</i>	<i>M.c.</i>	<i>M.m.</i>	<i>M.p.</i>	<i>C.m.</i>	<i>M.b.</i>	Réf.
Forêt primaire intacte (PSE, PtS, Cacao)	68	76	54	5 (*)	3	9	+	(**)	3	3	1, 2
Forêt mature anthropisée, lisière (PSE, Cacao)	9	7	28								1
Vieille forêt secondaire (Cabassou, ICay)	172	111	172			17	100				1, 3, 4
Recru (Arbocel)	1	6	12								3
Village (Cacao)		8	25								2

D. marsupialis et *P. opossum* présentent un exemple intéressant de spécialisation de l'habitat en fonction du milieu occupé. En forêt primaire (PSE), *D. marsupialis* fréquente préférentiellement les forêts de pente, *P. opossum* les

bas-fonds (Tab. III). En fonction du type de milieu, il existe un gradient dans les abondances relatives des deux espèces (Tab. VI) : *D. marsupialis* est plus abondant en forêt primaire ; *P. opossum* est sensiblement plus abondant en vieille forêt secondaire (par rapport à la forêt primaire : $\chi^2 = 10,12$; $p < 0,001$), et nettement plus abondant dans les autres milieux pris ensemble, c'est-à-dire lisière de forêt primaire, forêt mature dégradée, recrû et village (par rapport à la vieille forêt secondaire : $\chi^2 = 7,67$; $p < 0,01$).

DISCUSSION

Des informations relativement détaillées sur l'habitat des marsupiaux observés en Guyane française existent sur quatre pays d'Amérique tropicale : le Panama (Fleming, 1972), la Colombie (Tyndale-Biscoe, 1980 ; Tyndale-Biscoe et Mackenzie, 1976), le Vénézuéla (Handley, 1976 ; O'Connell, 1979) et le Brésil (Davis, 1945 ; Miles *et al.*, 1981). Les sites prospectés comprennent des milieux forestiers plus ou moins comparables à ceux échantillonnés en Guyane française, c'est-à-dire des forêts de plaine sempervirentes à décidues. Ils recouvrent également des formations d'altitude, en Colombie, et des milieux plus secs : llanos du Vénézuéla (August, 1984), caatinga et cerrado du centre et de l'est brésilien (Streilein, 1982a ; Alho *et al.*, 1986 ; Redford et Da Fonseca, 1986). Les données récoltées en Guyane française permettent à la fois de confirmer et de préciser les connaissances acquises antérieurement dans ces régions.

Les principales caractéristiques écologiques des marsupiaux étudiés en forêt de Guyane française sont résumées dans le tableau VII. Les 10 espèces se répartissent selon un gradient de poids, qui est corrélé au régime alimentaire, les plus petites étant essentiellement insectivores, les plus grosses omnivores. En outre, elles se séparent dans l'espace à la fois horizontalement — forêt mature ou secondaire, bas-fond ou pente — et verticalement, selon la strate exploitée. Deux de ces espèces occupent des niches écologiques particulières : *M. brevicaudata* est la seule espèce diurne, alors que *C. minimus* est la seule à fréquenter le milieu aquatique. La structure du peuplement de marsupiaux guyanais présente plusieurs éléments remarquables qui seront discutés ci-dessous.

L'organisation en paire d'espèces

En forêt primaire de la piste de Saint-Elie, le peuplement de marsupiaux a une organisation particulière en fonction de l'abondance relative des espèces. Dans ce milieu, à toutes les espèces abondantes peuvent être associées des espèces rares, proches sur les plans morphologique et écologique. Quatre paires d'espèces peuvent ainsi être définies : *M. murina* et *M. parvidens*, *P. opossum* et *M. nudicaudatus*, *D. marsupialis* et *D. albiventris* et, dans une moindre mesure, étant donné leur différence de taille, *C. philander* et *M. cinerea*. En vertu du principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934, cité par Hardin, 1960), il devrait exister, à l'intérieur de chaque paire, des différences dans les niches écologiques des deux espèces, permettant leur cohabitation dans les parties communes de leurs aires de répartition. Qu'en est-il du point de vue des paramètres de la niche les plus accessibles, le régime alimentaire et l'habitat ?

TABLEAU VII

Niches écologiques des marsupiaux forestiers guyanais.

Synthèse des observations réalisées à Cabassou (Charles-Dominique *et al.*, 1981) et sur la piste de St-Elie (obs. pers.). Les catégories alimentaires dominantes dans le régime sont en italiques. Données sur *Monodelphis breviceaudata* in Handley, 1976 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Guillotin, 1982. Régime alimentaire de *Chironectes minimus* d'après Hunsaker, 1977.

Espèce	Poids moyen (g)	Habitat	Strate exploitée	Activité	Abondance	Régime alimentaire
<i>Marmosa parvidens</i>	20	I	sol, sous-bois	N	+	} <i>petits invertébrés</i> , fruits
<i>M. murina</i>	40	I, II	sol, sous-bois	N	++	
<i>Monodelphis breviceaudata</i>	80	I, II	sol	D	+	
<i>Marmosa cinerea</i>	150	I, II	sous-bois, canopée	N	+	} <i>fruits</i> , nectars, invertébrés, gommés
<i>Caluromys philander</i>	300	I, II	sous-bois, canopée	N	+++	
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	350	I	sol	N	+	
<i>Philander opossum</i>	450	I (bas fonds), II	sol	N	+++	} invertébrés, petits vertébrés, fruits
<i>Chironectes minimus</i>	450	I (ruisseaux et berges), II ?	sol, eau	N	+	
<i>Didelphis albiventris</i>	1 100	I	sol	N	+	
<i>D. marsupialis</i>	1 100	I (reliefs), II	sol, sous-bois, canopée	N	+++	

Habitat : I = forêt mature ; II = forêt secondaire, recré.

Activité : N = nocturne ; D = diurne.

Abondance : + = rare ; ++ = moyennement abondant ; +++ = abondant.

Tous les marsupiaux de Guyane française ont un régime alimentaire omnivore peu spécialisé, qui comprend cependant certaines catégories alimentaires dominantes, celles-ci variant selon les espèces (Hunsaker, 1977 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981). La distribution des espèces selon un gradient de taille favorise une meilleure répartition des ressources. Tous ces marsupiaux sont partiellement insectivores et frugivores. Les plus petites espèces (*Marmosa spp.*, *Monodelphis*) sont principalement consommatrices d'insectes. *C. philander* est essentiellement frugivore mais consomme aussi insectes, nectars et gommages (Atramentowicz, 1982). Le régime alimentaire de *P. opossum* est à dominante carnivore, alors que *D. marsupialis* est l'espèce dont le régime est le plus varié (Guillotin, 1982 ; Cordero et Nicolas, 1987). *C. minimus* est spécialisé vers la consommation d'animaux aquatiques, en particulier poissons (Mondolfi et Medina Pallida, 1957).

Les paramètres de l'habitat (type de milieu occupé et strate exploitée) seront examinés à l'intérieur de chacune des paires d'espèces définies précédemment (c'est-à-dire d'écologie et de morphologie proches mais différentes par leur abondance) :

— *M. parvidens* et *M. murina* : du point de vue des strates exploitées, ces deux espèces sont mixtes, terrestres et arboricoles du sous-bois (Tab. II). Elles occupent les forêts humides de plaine et de moyenne montagne, jusqu'à 1 400 m au Vénézuéla (Handley, 1976). Alors que *M. parvidens* est restreint à la forêt mature, *M. murina* habite des milieux plus variés : forêt mature et secondaire, recrû, milieux boisés ouverts (Tab. VI ; Handley, 1976 ; Husson, 1978 ; Guillotin, 1982), ainsi que le cerrado (Redford et Da Fonseca, 1986). Du point de vue de la séparation des niches écologiques entre ces deux espèces, il est possible que *M. murina* soit, en forêt mature, lié particulièrement aux chablis et aux parcelles à sous-bois dense, alors que *M. parvidens* occuperait préférentiellement les parcelles de forêt âgée et à sous-bois clair.

— *C. philander* et *M. cinerea* : ces deux espèces fréquentent les forêts de plaine (< 1 000 m), sempervirentes, primaires à secondaires jeunes (Tab. VI ; Davis, 1945 ; Handley, 1976, O'Connell, 1979), y compris les forêts-galeries du cerrado (Mares *et al.*, 1985 ; Redford et Da Fonseca, 1986). *C. philander* est rencontré en montagne jusqu'à 1 600 m (Handley, 1976). A PSE, *M. cinerea* occupe préférentiellement les bas-fonds, alors que *C. philander* ne montre pas de préférence horizontale dans l'espace (Tab. III). Les deux espèces sont rarement trouvées au sol. Miles *et al.* (1981) ont établi très précisément les itinéraires de trois *M. cinerea*, grâce à une bobine fixée sur le dos des animaux et dévidant un fil, et ont constaté qu'ils se déplaçaient uniquement dans le canopée. La même observation est, à peu de chose près, applicable à *C. philander* en forêt primaire (PSE), où 80 % des individus observés étaient à plus de 10 m de hauteur (Tab. II). Dans un milieu différent, cette espèce peut modifier son mode d'occupation vertical de l'espace : en forêt secondaire (Cabassou), *C. philander* se déplace fréquemment dans la strate inférieure de la végétation, en particulier dans les zones où la forêt est la plus jeune et la plus basse (21 % des observations à moins de 5 m de hauteur pour un total de 114 ; Atramentowicz, 1982). Selon Handley (1976), les deux espèces sont rarement rencontrées dans les milieux artificiels relativement ouverts (plantations, jardins). Cependant, de multiples observations pas des auteurs divers et par moi-même montrent que *C. philander* est abondant en milieu périurbain (Cayenne) ; il fréquente les bois et jardins autour des habitations, empruntant les lignes électriques où il est fréquemment électrocuté !

— *D. marsupialis* et *D. albiventris* : *D. marsupialis* est éclectique quant aux milieux fréquentés, mais occupe toujours des biotopes boisés : forêt primaire à secondaire, sempervirente à décidue, milieux boisés ouverts (savane arborée, plantations, jardins), parfois proches des habitations (Tab. VI ; Davis, 1945 ; Fleming, 1972 ; Handley, 1976 ; O'Connell, 1979 ; Telford *et al.*, 1979 ; August, 1984). Cette espèce est rencontrée en plaine et en moyenne montagne, jusqu'à 2 000 m en Colombie (Tyndale-Biscoe et Mackenzie, 1976). A l'inverse, *D. albiventris* occupe soit les forêts de montagne, de 1 500 à 3 300 m (Tyndale-Biscoe et Mackenzie, 1976), soit les milieux secs et ouverts du centre et de l'est du Brésil : forêts-galeries, savanes, prairies, champs cultivés (Streilein, 1982a ; Cerqueira, 1984, Alho *et al.*, 1986). La capture par P. Charles-Dominique et par moi-même de *D. albiventris* en Guyane française constitue la première observation de cette espèce à la fois en forêt sempervirente de plaine et dans cette région du bassin amazonien. Par ailleurs, *D. albiventris* est présent dans le sud-est du Brésil, où est rencontré également *D. marsupialis*, mais les deux espèces ne sont pas sympatriques dans cette région ; elles se séparent selon des facteurs à la fois latitudinaux et altitudinaux, qui reflètent des exigences écologiques différentes en même temps qu'une compétition entre les deux congénères (Cerqueira, 1985). A l'inverse, ces mêmes espèces sont sympatriques en forêt tropicale de moyenne altitude comme en Colombie, ainsi qu'en forêt tropicale humide de plaine comme en Guyane française.

Comment se séparent les niches écologiques de ces deux espèces dans leur zone de contact ? Un premier élément de réponse peut venir du partage vertical de l'espace : *D. albiventris* semble strictement terrestre, alors que *D. marsupialis* occupe tous les étages de la végétation en forêt. *D. marsupialis* a ainsi accès à des ressources alimentaires de la canopée, par exemple les fruits mûrs, qui sont plus rares ou même non disponibles pour les vertébrés terrestres, en particulier en période de production minimale (Smythe, 1986).

— *P. opossum* et *M. nudicaudatus* : *P. opossum*, comme *D. marsupialis*, occupe des milieux variés de plaine : forêt mature, forêt secondaire, recrû et milieux boisés ouverts (Tab. VI ; Davis, 1945 ; Fleming, 1972 ; Handley, 1976 ; Tyndale-Biscoe, 1980). En forêt, il est lié plus particulièrement aux bords de cours d'eau, aux bas-fonds inondables, aux ouvertures et aux zones de végétation dense (Tab. III ; Handley, 1976 ; Tyndale-Biscoe, 1980 ; Terborgh *et al.*, 1984). On le trouve également dans des milieux plus secs, tels que le cerrado du centre du Brésil, où il fréquente les habitats les plus humides, éventuellement ouverts : forêt-galerie, prairie inondable (Alho *et al.*, 1986). En Guyane française, il montre une préférence pour les milieux anthropisés, ce qui le sépare à la fois de *D. marsupialis* et de *M. nudicaudatus*. En effet, l'habitat de *M. nudicaudatus* se limite à la forêt mature, intacte ou dégradée mais haute et bien drainée, cette espèce étant moins liée à l'eau que *P. opossum* (Handley, 1976 ; Terborgh *et al.*, 1984).

Comme pour les paires d'espèces précédentes, il se pose le problème de la séparation des niches écologiques entre *P. opossum* et *M. nudicaudatus*. Outre des différences d'habitat, il existe une certaine ségrégation verticale entre les deux espèces. *M. nudicaudatus* est strictement terrestre, alors que *P. opossum* fréquente occasionnellement la végétation du sous-bois dans certains milieux (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Terborgh *et al.*, 1984) ; ce comportement n'est cependant pas nettement observé à PSE (Tab. II). Quoiqu'il en soit, une plus grande spécialisation pour un mode de vie terrestre chez *M. nudicaudatus* est fortement suggérée par sa morphologie. Alors que *P. opossum* est un animal généraliste sur

le plan de la locomotion (masses musculaires équilibrées entre l'avant et l'arrière du corps, pattes avant et arrières sensiblement de même taille, queue préhensile), *M. nudicaudatus* est typiquement un animal coureur : masses musculaires importantes et déplacées vers l'arrière du corps, pattes allongées et fines, pattes arrières nettement plus longues que les pattes avant, queue faible et non préhensile (Hildebrand, 1961 ; Grand, 1983). Au sol, *P. opossum* court par petits pas rapides, alors que *M. nudicaudatus* procède par grandes foulées, avec une démarche ondulante. Enfin, de par les strates de végétation exploitées, il peut exister le même type de répartition des ressources entre ces deux espèces qu'entre *D. marsupialis* et *D. albiventris*.

Richesse spécifique du peuplement et structure du milieu

Comme nous venons de le voir, les espèces du peuplement de marsupiaux se séparent dans l'espace sur un même site. De plus, elles sont plus ou moins spécialisées vis-à-vis de l'habitat. Au total, en Guyane française, la richesse spécifique à l'échelle du peuplement est presque double en forêt mature, comparé à la forêt secondaire : dix espèces sont présentes dans le premier habitat (forêt primaire de PSE, Petit-Saut, Arataye et Nouragues, FRG), contre six pour le second (Arbocel, Cabassou, Ile de Cayenne). Inversement, les densités, au moins pour les espèces les plus communes, sont de deux à huit fois plus faibles en forêt primaire. Si l'on se restreint à l'Amérique tropicale et au peuplement de mammifères ou d'oiseaux, il existe à ma connaissance une seule étude comparative de richesse spécifique en fonction du stade de maturation de la forêt (Terborgh et Weske, 1969). Ce genre d'études est pourtant particulièrement intéressant car il permet, en comparant des stations proches, de minimiser l'influence des facteurs physiques (climat, sol) ou historiques, pour mettre en relief les variations liées plus particulièrement à la structure de l'habitat, cela dans le cadre du processus dynamique de la régénération forestière. Dans ces conditions, parmi les nombreuses hypothèses recensées pour expliquer les variations géographiques de diversité spécifique (Pianka, 1966 ; Bourlière, 1984 ; Thiollay, 1988), je m'intéresserai à celles concernant la structure du milieu.

En Amérique, de nombreux ornithologistes (par ex. Mac Arthur *et al.*, 1966 ; Orians, 1969 ; Karr, 1971, 1976 ; Lovejoy, 1974 ; Pearson, 1975 ; Karr et Freemark, 1983 ; Thiollay, 1986, 1988) se sont intéressés aux relations entre la structure du milieu et la diversité spécifique dans la zone tropicale. En comparaison, les mammifères néotropicaux ont été rarement étudiés de ce point de vue (Guillotin et Duplantier, 1986 ; August, 1983). Parmi ces travaux, ceux qui s'attachent à une analyse fine de l'habitat montrent dans l'ensemble que la diversité spécifique augmente essentiellement avec la complexité verticale de la structure de végétation, estimée ou mesurée à partir de profils de végétation. Selon les cas, la diversité horizontale du milieu et la richesse spécifique de la végétation influent ou non sur la richesse spécifique du peuplement. Cependant, le paramètre de diversité verticale, fréquemment matérialisé par un index de « foliar height diversity » (Mac Arthur *et al.*, 1966 ; Mac Arthur et Horn, 1969) est sûrement trop simpliste pour expliquer la diversité spécifique du peuplement d'oiseaux (ou de mammifères) dans un milieu aussi complexe que la forêt tropicale (Lovejoy, 1974). En effet, la diversité avienne peut varier fortement entre des sites dont les profils de végétation sont similaires (Terborgh et Weske, 1969). Inversement, des stations dont les profils de végétation sont comparables peuvent présenter de grandes

variations dans la diversité du peuplement d'oiseaux (Pearson, 1975). D'autres facteurs interviennent, qu'ils soient historiques (Dorst, 1974 ; Pearson, 1975 ; Karr, 1976 ; Erard, 1986), liés à des phénomènes de compétition entre groupes zoologiques au sein d'une même guild (Pearson, 1975), dépendants du stade global de succession (Terborgh et Weske, 1969) ou non déterminés (Orians, 1969). De plus, la forêt tropicale peut être considérée dans sa dimension horizontale comme une mosaïque de parcelles d'âges et de stades de succession variés. Il est probable que la taille de la maille de cette mosaïque joue aussi un rôle dans la diversité spécifique du peuplement animal (August, 1983).

Les résultats présentés ici sont difficiles à comparer avec les travaux mentionnés ci-dessus, notamment parce qu'aucune analyse fine de la structure de la végétation n'a été réalisée sur les sites de Guyane française. Cependant, celle-ci est nettement plus haute dans la forêt primaire de la piste de Saint-Elie que dans la forêt secondaire de Cabassou ; dans le premier cas, la canopée atteint couramment 30 à 35 m, contre 20 à 25 m dans le second (*obs. pers.* et Charles-Dominique *et al.*, 1981). Dans ces deux milieux de structure relativement similaire, une plus grande complexité verticale est probable à PSE du fait de la plus grande hauteur de la végétation, permettant l'existence d'un plus grand nombre de strates, de micro-habitats, et donc l'établissement d'un plus grand nombre d'espèces. De plus, la forêt primaire, mature, constitue un milieu plus stable que la forêt secondaire, en évolution rapide. Ce milieu plus stable est plus favorable à une spécialisation plus fine des espèces. De ce fait, le site de Cabassou héberge les espèces les plus généralistes, alors que le site de PSE renferme, en plus de ces espèces généralistes, celles qui sont les plus spécialisées sur le plan de l'habitat.

Coexistence entre espèces abondantes et espèces rares

Reste à expliquer le maintien d'espèces rares au sein d'un peuplement. Différentes hypothèses ont été avancées à ce sujet (Karr, 1977 ; Thiollay, 1986 ; Brosset, 1988), que l'on peut résumer en quatre points : 1) ces espèces rares sont confinées à un habitat peu représenté dans le milieu ; 2) elles dépendent de ressources trophiques rares ; 3) elles ont de grands domaines vitaux, et 4) ce sont des espèces difficiles à observer ou à capturer — ce qui impliquerait une rareté seulement apparente.

Cette dernière hypothèse semble peu probable en ce qui concerne les marsupiaux terrestres et arboricoles présents en Guyane française. En effet, tous se révèlent faciles à piéger. Il n'est pas rare de capturer plusieurs fois le même individu, y compris pour les espèces les moins représentées comme *M. cinerea* ou *M. nudicaudatus*. Chez *C. minimus*, dont les observations ou captures sont toujours ponctuelles (Handley, 1976 ; Husson, 1978 ; Brosset, 1989 ; Cabot, 1989), l'un des trois individus piégés à PSE a été capturé deux fois à 15 jours d'intervalle (Brosset, comm. pers.) ; deux ont été pris au bout de quelques jours d'essais seulement.

L'hypothèse 3) reste à vérifier, puisqu'il n'existe aucune information précise sur la taille des domaines vitaux des espèces rares du peuplement de marsupiaux guyanais, qui sont évidemment les plus difficiles à étudier.

Les hypothèses 1) et 2) impliquent une spécialisation. Une rareté des ressources trophiques semble peu probable dans la mesure où toutes les espèces, abondantes comme rares, ont un régime alimentaire omnivore et un comporte-

ment alimentaire généraliste (Streilein, 1982b ; Atramentowicz, 1988). Quant à l'habitat, les observations tendent à montrer qu'il est largement représenté dans le milieu, même pour les espèces les plus rares.

En bref, aucune des quatre hypothèses tentant d'expliquer la rareté de certaines espèces ne semble s'appliquer aux marsupiaux forestiers de Guyane française, et il faut donc en chercher de nouvelles. Par exemple, la rareté de *D. albiventris* pourrait être due à une cause particulière à cette espèce dans le groupe zoologique évoqué ici. *D. albiventris* occupe habituellement des milieux soit plus secs, soit plus froids (plus montagnards ou plus tempérés) que ceux représentés en Guyane française. Sa capture à PSE étend le spectre de son habitat à la forêt tropicale sempervirente de plaine. *D. albiventris* est sans doute rencontré là à la limite de son aire de répartition, dans des conditions biotiques ou abiotiques peu favorables, dont la nature reste à déterminer.

En conclusion, cette analyse des marsupiaux de Guyane française fait apparaître deux faits principaux :

1) Le peuplement de forêt mature se caractérise, à deux exceptions près sur dix espèces recensées, par une organisation particulière en paires d'espèces. Les deux espèces de chaque paire sont proches écologiquement et morphologiquement, mais l'une est abondante et l'autre rare. La coexistence d'espèces abondantes et d'espèces rares est un phénomène général dans les communautés de vertébrés supérieurs (mammifères et oiseaux) en forêt tropicale. Le pourquoi et le comment de l'existence et du maintien de ces espèces rares reste énigmatique (Brosset, 1988), y compris dans le cas des marsupiaux guyanais.

2) On assiste, en passant de la forêt mature à la forêt jeune, à une simplification du peuplement due à l'élimination des espèces spécialisées, dans un milieu lui-même simplifié et en évolution rapide. Parallèlement, la densité des espèces subsistantes augmente fortement. L'explication la plus vraisemblable de ces phénomènes serait une simplification de la structure de la végétation, entraînant une diminution du nombre de niches écologiques potentielles. Cependant, les mécanismes mis en jeu sont sans doute multiples et interdépendants ; là encore, ces mécanismes sont largement méconnus.

La compréhension de ces problèmes nécessitera une approche globale de l'écologie du peuplement intégrant une étude fine et suivie des espèces et du milieu, que cela concerne le partage de l'espace et des ressources alimentaires, la reproduction, la dynamique de population, la structure de la végétation ou les disponibilités trophiques.

SUMMARY

The structure of the marsupial communities was investigated from 1984 to 1987 in different forest types of French Guiana. The mature forest community of the Piste de Saint-Elie (PSE) study site was studied at regular intervals for 22 months by direct observation and trapping, allowing a detailed comparison to be made with the Cabassou (Cab) secondary forest community previously studied by P. Charles-Dominique *et al.* (1981), and with other sites less thoroughly investigated.

Nine marsupial species (Didelphidae) coexist in the PSE mature forest, ranging in weight from 20 to 1 100 g. All share the habitat, both vertically (ground level, understorey and/or canopy) and horizontally (well drained vs. hydromor-

phic soils, water courses) (Tables II, III). The eight terrestrial and arboreal species are found in pairs, in which both species are morphologically and ecologically comparable, but one is common and the other is rare (Table VII). Population densities appear to be low, even for the most abundant species.

In contrast, species richness is lower in secondary forest (six species at Cabassou), and the density of the most common species is higher. Only one species pair is remaining, through the disappearance of most rare species.

A review of the scanty data available for French Guiana, and of those scattered in the literature, suggests that those marsupial species which are rare and found only in mature forest are habitat specialists, whereas the second-growth species are habitat generalists. However, such a tentative conclusion needs to be supported by further field work.

Didelphis albiventris is reported for the first time from French Guiana (PSE).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le CNRS (URA 1183 et GR Ecotrop), par une bourse d'étude du Ministère de la Recherche et de la Technologie (1984-1985), ainsi que par l'Institut Pasteur de la Guyane française (1985-1987). Mes remerciements vont également à M. Atramentowicz et P. Belbenoit, qui m'ont permis d'utiliser certaines de leurs données non publiées, à P. Charles-Dominique, A. Brosset, M. Atramentowicz et C. Erard pour leur lecture critique du manuscrit, ainsi qu'à M. Charles-Dominique et A. Caubère pour leur aide dans la mise en forme du texte et des illustrations.

REFERENCES

- ALHO, C.J.R., PEREIRA, L.A. & PAULA, A.C. (1986). — Patterns of habitat utilization by small mammal populations in cerrado biome of central Brazil. *Mammalia*, 50 : 447-460.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1982). — Influence du milieu sur l'activité locomotrice et la reproduction de *Caluromys philander* L. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 373-395.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1986). — Dynamique de population chez trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Biotropica*, 18 : 136-149.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1988). — La frugivorie opportuniste de trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43 : 47-57.
- AUGUST, P.V. (1983). — The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64 : 1495-1507.
- AUGUST, P.V. (1984). — Population ecology of small mammals in the llanos of Venezuela. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.*, 22 : 71-104.
- AUGUST, P.V. & FLEMING, T.H. (1984). Competition in neotropical small mammals. *Acta Zool. Fenn.*, 172 : 33-36.
- BOURLIÈRE, F. (1984). — Species richness in tropical forest vertebrates. *Biology International*, 6 : 49-60.
- BRANT, D.H. (1962). — Measurements of the movements and population densities of small rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 62 : 105-184.
- BROSSET, A. (1988). — Le peuplement de mammifères insectivores des forêts du nord-est du Gabon. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43 : 23-46.
- BROSSET, A. (1989). — Camouflage chez le Yapock *Chironectes minimus* ? *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 279-281.
- CABOT, N.J. (1989). — Second record of *Chironectes minimus* (Marsupialia) in Bolivia. *Mammalia*, 53 : 135-6.
- CERQUEIRA, R. (1984). — Reproduction de *Didelphis albiventris* dans le nord-est du Brésil. *Mammalia*, 48 : 95-104.

- CERQUEIRA, R. (1985). — The distribution of *Didelphis* in South America (Polyprotodontia, Didelphidae). *J. Biogeogr.*, 12 : 135-145.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GERARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.M. & PREVOST, M.F. (1981). — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 341-435.
- CORDERO, G.A. & NICOLAS, R.A. (1987). — Feeding habit of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in Northern Venezuela. *Fieldiana, Zool.*, N.S., 39 : 125-131.
- DAVIS, D.E. (1945). — The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in two Brazilian forests. *Ecol. Monogr.*, 15 : 243-295.
- DEDET, J.P., CHIPPAUX, J.P., GOYOT, P., PAJOT, F.X., TIBAYRENC, M., GEOFFROY, B., GOSSELIN, H. & JACQUET-VIALET, P. (1985). — Les hôtes naturels de *Trypanosoma cruzi* en Guyane française : endémicité élevée du zymodème I chez les marsupiaux sauvages. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 60 : 111-117.
- DORST, J. (1974). — Hypothèses sur les causes de la diversification et de la richesse spécifique de l'avifaune néotropicale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278, Sér. D : 2535-2540.
- DUBOST, G. (1987). — Une analyse écologique de deux faunes de mammifères forestiers tropicaux. *Mammalia*, 57 : 415-436.
- EISENBERG, J.F. & THORINGTON, R.W., Jr. (1973). — A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5 : 150-161.
- EMMONS, L.H. (1984). — Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16 : 210-212.
- ERARD, D. (1986). — Richesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux : une comparaison Gabon-Guyane. In *Vertébrés et Forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N.S., Sér. A : Zool., 132 : 53-66.
- FLEMING, T.H. (1972). — Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.*, 53 : 619-623.
- GLANZ, W.E. (1983). — The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island : censuses and long-term changes. In *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*, Leigh, E.G., Jr., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (eds.), 455-468. Oxford University Press, Oxford.
- GRAND, T.I. (1983). — Body weight : its relationship to tissue composition, segmental distribution of mass, and motor function. III. The Didelphidae of French Guiana. *Aust. J. Zool.*, 31 : 299-312.
- GUILLOTIN, M. (1982). — Rythmes d'activité et régimes alimentaires de *Proechimys cuvieri* et d'*Oryzomys capito velutinus* (Rodentia) en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 337-371.
- GUILLOTIN, M. & DUPLANTIER, J.M. (1986). — Richesses comparées des peuplements de petits rongeurs forestiers en Guyane et au Gabon. In *Vertébrés et Forêts Tropicales Humides d'Afrique et d'Amérique. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N.S., Sér. A : Zool., 132 : 85-89.
- HANDLEY, C.O., Jr. (1976). — Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol.*, Ser. 20, n° 5, 91 pp.
- HARDIN, G. (1960). — The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292-1297.
- HILDEBRAND, M. (1961). — Body proportion of didelphid (and some other) marsupials, with emphasis on variability. *Am. J. Anat.*, 109 : 239-249.
- HUNSAKER II, D. (1977). — Ecology of New World marsupials. In *The Biology of Marsupials*, Hunsaker II, D. (ed.), 95-156. Academic Press, London.
- HUSSON, A.M. (1978). — The *Mammals of Suriname*. E.J. Brill, Leiden, XXXIV + 569 pp., 151 pl.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. & ATRAMENTOWICZ, M. (1990). — Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two neotropical forests. *Biotropica*, 22 : 404-415.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D., ESTERRE, P., FRENAY, C. & DEDET, J.P. (1989). — Epizootiology of Chagas' disease near a forest settlement in French Guiana. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 83 : 202-207.
- KARR, J.R. (1971). — Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.*, 41 : 207-233.
- KARR, J.R. (1976). — Within- and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.*, 46 : 457-481.

- KARR, J.R. (1977). — Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. *Auk*, 94 : 240-247.
- KARR, J.R. & FREEMARK, K.E. (1983). — Habitat selection and environmental gradients : dynamics in the « stable » tropics. *Ecology*, 64 : 1471-1494.
- LOVEJOY, T.E. (1974). — Bird species diversity and abundance in Amazon forest communities. *Living bird*, 13 : 127-191.
- MAC ARTHUR, R.H. & HORN, H.S. (1969). — Foliage profile by vertical measurements. *Ecology*, 50 : 802-804.
- MAC ARTHUR, R., RECHER, H. & CODY, M. (1966). — On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.*, 100 : 319-332.
- MARES, M.A., WILLIG, M.R. & LACHER, T.E., Jr. (1985). — The Brazilian caatinga in South American zoogeography : tropical mammals in a dry region. *J. Biogeogr.*, 12 : 57-69.
- MILES, M.A., DE SOUZA, A.A. & POVOA, M.M. (1981). — Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. *J. Zool. (Lond.)*, 195 : 331-347.
- MONDOLFI, E. & MEDINA PADILLA, G. (1957). — Contribucion al conocimiento del « Perrito de agua » (*Chironectes minimus* Zimmermann). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 17 : 141-155.
- O'CONNELL, M.A. (1979). — Ecology of didelphid marsupials from Northern Venezuela. In *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*, Eisenberg, J.F. (ed.), 73-87. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- ORIAN, G.H. (1969). — The number of bird species in some tropical forests. *Ecology*, 50 : 783-801.
- PEARSON, D.L. (1975). — The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *Condor*, 77 : 453-466.
- PIANKA, E.R. (1966). — Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *Am. Nat.*, 100 : 33-46.
- REDFORD, K.H. & DA FONSECA, G.A.B. (1986). The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*, 18 : 126-135.
- SMYTHE, N. (1986). — Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17 : 169-188.
- SPITZ, F. (1969). — L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In *Problèmes d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Lamotte, M. & Bourlière F. (eds.), 153-188. Masson, Paris.
- STREILEIN, K.E. (1982a). — The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian caatinga. IV. Habitat selection. *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 51 : 331-343.
- STREILEIN, K.E. (1982b). — Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. In *Mammalian Biology in South America*, Mares, M.A. & Genoways, H.H. (eds.), *Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburg*, vol. 6 : 231-250.
- TELFORD, S.R., Jr., GONZALES, J. & TONN, R.J. (1979). — Densidad, area de distribucion y movimiento de poblaciones de *Didelphis marsupialis* en los llanos altos de Venezuela. *Bol. Dir. Malaria y Saneam. Amb.*, 19 : 119-128.
- TERBORGH, J. & WESKE, J.S. (1969). — Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology*, 50 : 765-782.
- TERBORGH, J., FITZPATRICK, J.W. & EMMONS, L. (1984). — Annotated checklist of bird and mammal species of Cosha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. *Fieldiana, Zool.*, N.S., 21 : 1-29.
- THIOLLAY, J.M. (1986). — Structure comparée du peuplement avien dans trois sites de forêt primaire en Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42 : 59-105.
- THIOLLAY, J.M. (1988). — Diversité spécifique et coexistence en forêt tropicale : l'occupation des milieux par une guild d'oiseaux insectivores en Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43 : 59-92.
- TYNDALE-BISCOE, C.H. (1980). — Observations on the biology of marsupials in Colombia and Venezuela. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.*, 12 : 711-720.
- TYNDALE-BISCOE, C.H. & MACKENZIE, R.B. (1976). — Reproduction of *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *J. Mammal.*, 57 : 249-265.