

QUELQUES EXPERIENCES DE COMESTIBILITE
DE LEPIDOPTERES GABONAIS FAITES AVEC LE MANDRILL,
LE CERCOCEBE A JOUES GRISES ET LE GARDE-BŒUFS

par Louis BIGOT * et Pierre JOUVENTIN **

Ce travail a été effectué pendant le deuxième trimestre 1973, au Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale du Centre National de la Recherche Scientifique situé à Makokou (Gabon). Il s'agit d'un travail d'équipe entre un entomologiste — plus précisément un lépidoptérogiste — et un éthologiste s'intéressant aux oiseaux et aux primates.

La R.C.P. 317 « Polymorphisme, spéciation et mimétisme chez les insectes », est à l'origine de cette étude. L'idée de base était de tester la comestibilité des insectes de la région sur des espèces différentes de prédateurs. Il s'agissait donc d'une investigation préliminaire en vue de travaux plus axés sur les problèmes du mimétisme. L'un d'entre nous qui menait parallèlement une étude de terrain sur l'éco-éthologie du Mandrill (*Mandrillus sphinx*) avait pu constater en forêt la part importante d'insectes qui entre dans le régime alimentaire de ces animaux. Nous avons donc pensé à centrer cet essai sur ce primate et à envisager une comparaison avec des hérons garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) qui, eux aussi, chassent les insectes à vue lorsqu'ils fuient devant eux ou devant les Bovidés qu'ils accompagnent.

Cette recherche, sans plan préétabli, et qui n'a donc rien de systématique, à la différence de celle de Janin (1972-1973), présente les avantages et les limitations de ce type d'étude. Nous avons utilisé les insectes que nous avons pu trouver sur place. Certaines espèces de proies ont donc été offertes en trop petit nombre pour que les résultats soient utilisables. Notamment, il ne nous est pas possible d'envisager un traitement statistique efficace des données obtenues. Autre difficulté, nombre de familles

(*) Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme. Université Aix-Marseille III, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille, Cédex 4.

(**) Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale, B.P. 18, Makokou, Gabon.

de Lépidoptères de cette région d'Afrique sont encore mal connues. Nous avons pu identifier certains spécimens grâce à la collection de référence de la Mission Biologique au Gabon apportée de France au Laboratoire de Primatologie. Cette collection, déterminée par les spécialistes, comprenait les familles des Attacides (Rougeot det.), des Noctuides (Laporte det.), des Sphingides (Bernardi det.), des Synthomides (Mlle Nguyen det.) et des Thyritides (Kiriakoff det.).

Les trois espèces de Noctuides, *Eligma duplicata*, *Achaea catocaloides* et *Dermaleipa rubricata*, ainsi que le Pyralide *Margaronia sericea*, ont été déterminés d'après la collection de référence des Lépidoptères ivoiriens constituée par l'un de nous et déterminée par E. Berio (Noctuides) et par M. Shaffer (Pyralides).

L'utilisation d'individus appartenant à des espèces de familles qui ne sont pas actuellement susceptibles d'être déterminées par des spécialistes a été limitée, voire évitée, dans notre expérimentation. Nous n'en avons pas moins testé environ 1 300 Lépidoptères appartenant à 16 familles et à plus de 60 espèces (1).

Nous avons dû aussi utiliser comme prédateurs les animaux en captivité qui se trouvaient à la station. On peut critiquer le fait d'expérimenter sur des animaux en cage, mais il faut bien admettre que toute expérience de comestibilité, même avec des animaux en liberté, est par essence artificielle puisque les proies ne se trouvent pas dans leur environnement habituel et que les prédateurs savent où les trouver à coup sûr. Le nombre d'individus testés par certains prédateurs est parfois manifestement insuffisant (un seul *Cercocebus albigena* par exemple) et nous avons dû en tenir compte dans l'interprétation des résultats.

En outre, ce qui est plus grave, l'origine des quatre mandrills dont nous disposons était hétérogène. L'un d'entre eux avait été élevé complètement en captivité, ce qui en faisait un animal « naïf » qui n'avait jamais mangé d'insectes, alors qu'un autre venait d'être piégé à l'état adulte dans la nature. Pour tourner la difficulté à notre avantage, nous avons mis l'accent au cours de notre expérience sur la variabilité individuelle qui résultait de cet état de fait. Nous avons suivi de près l'évolution des animaux naïfs en la comparant à celle des animaux sauvages. Les recherches de nos devanciers ont surtout utilisé les oiseaux comme préda-

(1) Les noms complets des genres et des espèces, ainsi que leur classement par familles, sont donnés dans le tableau I. Dans ce même tableau, certains chiffres sont accompagnés d'un exposant ; cela signifie que le chiffre en question est à répéter autant de fois que l'exprime l'exposant : ainsi 1²⁵, correspondant à la consommation du Sphingide *N. comma* par le Mandrill mâle n° 1, signifie que ce singe a mangé directement vingt-cinq *N. comma* ; la notation 2¹³ pour le même sphinx consommé par le Mandrill mâle n° 2 signifie que ce singe a mangé treize *N. comma* après les avoir manipulés ou goûtés.

teurs, plus rarement les batraciens (Brower and Brower, 1965) et les primates (Carpenter, 1921), mais ces animaux ont toujours été considérés en tant qu'espèces. Nous nous sommes au contraire délibérément intéressés aux réactions des individus, en fonction de leur histoire antérieure.

Autre avantage de ce mode d'investigation, nous avons été amenés à découvrir au passage certains problèmes insoupçonnés, dont certains ont un intérêt pour l'étude du mimétisme. Ainsi, sans chercher à prouver une thèse quelconque, certaines évidences sont apparues peu à peu, ce qui nous paraît justifier cette publication préliminaire.

Notre matériel de travail était constitué par des Lépidoptères diurnes capturés au filet (en nombre d'ailleurs très limité dans le secteur en cette saison) et par des Lépidoptères nocturnes récoltés au cours de chasses de nuit. Ces dernières ont été effectuées sur les bords de l'Ivindo, à l'aide de lampes à vapeur de mercure. La composition, comme la quantité, de la faune attirée variait de façon assez considérable d'une nuit à l'autre.

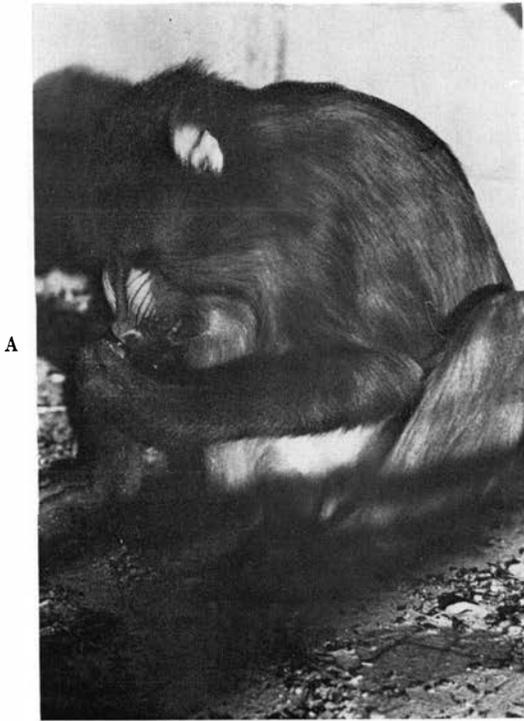
Une étude de terrain préalable aurait évidemment été utile pour déterminer avec quelle fréquence ces espèces sont rencontrées réellement dans la nature par les prédateurs choisis, mais elle aurait modifié du tout au tout la dimension de notre projet. Nous avons dû nous contenter de supposer que les papillons diurnes et nocturnes qui se posent au sol ou sur les troncs sont certainement dérangés par les bandes de mandrills ou les troupeaux de bovidés avec lesquels vivent les hérons.

Les prédateurs utilisés consistent en cinq singes et deux oiseaux :

- quatre mandrills (*Mandrillus sphinx*) dont une femelle complètement sauvage, une femelle et un mâle ayant vécu depuis plusieurs mois en captivité et un mâle ayant toujours vécu en captivité (mâle « naïf »).
- un *Cercocebe* à joues grises (*Cercocebus albigena*), adulte de sexe mâle, ayant vécu plusieurs mois en captivité,
- deux hérons garde-bœufs adultes (*Bubulcus ibis*) capturés pour les besoins de l'expérience.

Lors de leur récolte, les insectes étaient placés vivants dans des papillotes qui les immobilisaient et les gardaient frais jusqu'au moment des expériences qui avaient lieu chaque jour. Ils étaient présentés aux animaux de deux manières différentes au cours de chaque séance et certains insectes refusés étaient réutilisés.

Un premier groupe d'expériences portant sur 800 papillons a été effectué avec des insectes vivants donnés à la main à travers le grillage des cages. Pour quantifier l'intérêt que porte le préda-



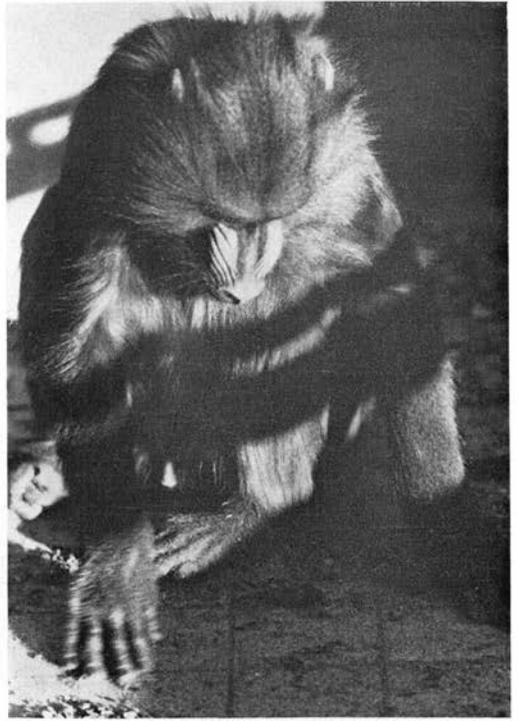
A



B



C



D

Figure 1. — Séquence comportementale habituelle d'un Mandrill mangeant un papillon : A, il le flairé puis ; B, le goûte ; C, il le frotte ensuite entre les paumes de ses mains, puis le dilacère ; D, il le frotte enfin sur le sol, avant de le croquer. Dans des conditions apparemment identiques, la séquence comportementale n'a pas toujours lieu dans l'ordre décrit et certains éléments en sont parfois absents. Il y a aussi parfois des variations en fonction de la proie et du prédateur

teur à la proie, nous avons établi après quelques tâtonnements une échelle graduée des réactions de l'animal d'après son comportement, comme suit :

- 1°) prend immédiatement et mange,
- 2°) manipule et/ou goûte puis mange,
- 3°) manipule et/ou goûte puis rejette,
- 4°) prend et rejette immédiatement,
- 5°) ne vient pas prendre.

Pour éviter de conditionner les animaux à une séquence de présentation des insectes, nous avons évité de suivre un ordre précis et alterné ou non les proies considérées par nous comme non-comestibles et comestibles.

Le deuxième groupe d'expériences portant sur 117 plateaux de 4 à 5 papillons chacun a été effectué avec des insectes qui venaient d'être tués par pression au niveau du thorax avant d'être disposés sur un plateau, afin de déterminer l'ordre de préférence. Le plateau une fois placé dans la cage, l'animal était observé par les deux auteurs sous deux angles différents et souvent à quelques mètres de distance pour ne pas effaroucher les animaux. Il n'y eut pratiquement jamais doute ou divergence sur les résultats observés.

LA COMESTIBILITE DES PROIES

Par suite de divers aléas, nous n'avons pu expérimenter en nombre égal avec tous les Lépidoptères capturés (Tableau I). La qualité et la quantité de nos récoltes variaient en fonction des cycles biologiques des espèces, ou plus simplement même, selon la présence ou l'absence de lune, et aucune prévision n'était possible. Certains papillons ont été collectés en abondance telle *Nephele comma* qui a été utilisé plus de 200 fois. D'autres, plus nombreux, n'ont pu être testés en assez grande quantité pour que les résultats soient significatifs. On constate cependant que dans chaque famille, les résultats sont assez homogènes malgré la diversité des espèces et la nature ou l'origine des prédateurs. Contrairement à ce que nous attendions la quasi-totalité des papillons réputés comme non-comestibles se sont avérés comestibles, et même consommés sans danger en grande quantité. Ainsi après avoir donné plusieurs *N. comma* — espèce qui s'est révélée la plus appréciée — au Mandrill mâle n° 1 pour que la faim ne perturbe pas l'expérience, il a accepté 9 *Rhodogastria luteibarba*, 3 *R. brunnea*, 3 *Balacra pulchra*, 3 *Spilosoma trifurca*, 2 *Ceryx (albimacula)*, 2 *Euchromia interrupta*. Pourtant, les abondantes hémaphorées que *R. luteibarba* et *R. brunnea* exsudaient lorsqu'ils étaient saisis auraient pu faire supposer qu'elles confèreraient à ces papillons un pouvoir répulsif. D'ailleurs un *N. comma* couvert

d'hémaphorées obtenues à partir de 10 *R. luteibarba* et *R. brunnea* fut avalé sans hésitation par le Mandrill n° 1 naïf.

Est-ce à dire que les hémaphorées abondantes sont des fantaisies de la nature sans aucune valeur de survie ? Il ne le semble pas, puisque les hérons ont toujours refusé tous les représentants de la famille des Thyritides (ici le genre *Balacra*), de celle des Arctiides, ainsi que la famille des Synthomides, qui méritent donc ici leur réputation de non-comestibilité. Il y a vraisemblablement une adaptation des moyens de défense de la proie aux prédateurs les plus habituels. Il est probable que ces groupes de Lépidoptères ont plus à craindre des oiseaux que des singes.

Certains résultats paraissent nets. D'une part, le groupe des Sphingides et vraisemblablement aussi les Cossides et les Lasiocampides sont comestibles aussi bien pour les singes que pour les oiseaux puisqu'il n'y a eu aucun refus. D'autre part, le groupe des Thaumetopoeides n'est pas comestible ; on sait que les chenilles de ces Lépidoptères sont souvent qualifiées de « processionnaires » et contiennent des substances toxiques. Il y a lieu de pousser plus loin l'analyse et de différencier la comestibilité suivant les espèces et suivant les sexes.

L'*Epanaphe* sp. mâle a été refusé de façon absolue par les hérons, par le Cercocèbe et par le Mandrill femelle n° 2 (27 refus). Il a été accepté quelquefois par les Mandrills mâle n° 1 et n° 2 et par le Mandrill femelle n° 1 ; ces trois sujets en ont, en partie, consommé 4 (et refusé 25).

L'*Anaphe* sp. femelle a été refusée par tous les consommateurs. A la première présentation d'un spécimen de ce Thaumetopoeide, les deux Mandrills mâles et le Cercocèbe l'ont goûté ou ont essayé de le manger. Les réactions de dégoût à la suite de ces tentatives ont été plus ou moins marquées. Pour cet *Anaphe* femelle, nous avons donc 43 refus directs pour 3 tentatives d'acceptation non poursuivies. L'*Anaphe* femelle se révèle donc la forme la plus répulsive parmi toutes celles que nous avons testé et la seule qui n'ait jamais été consommée (1).

On peut s'étonner de cette relative concordance de goût entre des oiseaux et des primates. Il serait très intéressant dans un travail beaucoup plus élaboré de voir d'une part, si les goûts sont identiques ou voisins dans les différents groupes zoologiques possédant le même régime alimentaire, et d'autre part, jusqu'à quel point des choix faits dans les premiers moments de la vie (l'acquis) ne sont pas plus déterminants que ceux inscrits dans

(1) Nous avons utilisé au mieux les individus de Thaumetopoeides venant aux lumières. Si les *Epanaphe* mâles et *Anaphe* femelles ont été relativement représentés, il y a eu peu de mâles d'*Anaphe* recueillis ; les femelles d'*Epanaphe* se sont rarement manifestées et n'ont pu être utilisées dans nos expériences.

le patrimoine de l'espèce (l'inné). Ces travaux constitueraient la suite logique de ceux de Rabinowitch (1968).

Aucun autre groupe, hors des quatre précédemment cités, c'est-à-dire les Sphingides, les Cossides, les Lasiocampides et les Thaumetopoeides (en excluant la famille des Synthomides, testés en trop petit nombre pour que l'on puisse conclure quoi que ce soit), n'a été accepté ou refusé systématiquement par tous les prédateurs. Pour ces groupes et ces espèces de proies, on peut concevoir un indice de comestibilité s'appliquant à une ou plusieurs espèces de prédateurs, comme l'a fait Jones (1932). Il pourrait être calculé à partir de la moyenne des chiffres obtenus par chaque animal d'après une échelle des réactions voisines de celle que nous avons utilisée. Ce travail quantitatif nécessiterait évidemment des proies abondantes et plusieurs représentants adultes et pareillement expérimentés de diverses espèces de prédateurs. Ce pourrait être soit une collection d'animaux capturés adultes dans le même biotope et conservés en captivité pendant le minimum de temps si l'on veut tester les goûts des animaux sauvages d'une région pour les comparer à un groupe d'origine différente, soit un groupe d'animaux adultes élevés depuis la naissance en captivité et de la même manière si l'on considère les expériences de comestibilité comme des tests d'apprentissage. L'étude présente est un compromis entre ces deux attitudes puisque nous avons eu affaire aux deux types d'animaux.

LE COMPORTEMENT DES PREDATEURS

Comme nous l'avons déjà signalé, nous disposions de 4 mandrills, dont l'un (mâle n° 1) âgé de 4 à 5 ans, n'avait jamais mangé d'insectes. Si l'on suit l'évolution de ses goûts dans le temps en parcourant le tableau des 20 plateaux qui lui ont été proposés (tableau II), nous constatons qu'au début de l'expérience, ce sujet naïf avale tout ce qu'on lui présente, et ce en quelques secondes. Dans les cinq premiers plateaux, se trouvent des espèces considérées comme comestibles, telles les Sphingides et d'autres que nous supposons de mauvais goût, car les mandrills sauvages les évitaient. Ainsi, le quatrième plateau fut-il seulement garni d'insectes réputés non-comestibles, mais leur ingestion ne sembla pas affecter le Mandrill qui les absorba pêle-mêle en vidant le plateau dans sa bouche. Au sixième plateau, l'animal naïf se saisit des *N. comma*, qui devaient avoir bon goût ou être facilement repérés du fait de leur abondance dans presque tous les plateaux. Lorsqu'il arriva au Thaumetopoeide *Anaphe* femelle, il lui arracha l'abdomen, flaira le thorax, le goûta, le recracha instantanément, ainsi qu'un sphinx des plus comestibles qu'il gardait dans la bouche. L'animal se mit alors à sauter de place en place, et frotta sa bouche à un morceau de bois. Ensuite, il se

TABLEAU II (1)

Expériences avec plateau (comestibilité relative) : les sept individus testés dans le tableau I avec des proies vivantes offertes l'une après l'autre, ont été ici mis en présence de plateaux sur lesquels se trouvaient 4 ou 5 insectes qui venaient d'être tués. Certains plateaux seront refusés en bloc, d'autres seront acceptés et mettront en évidence un ordre de préférences, la plupart comporteront à la fois des proies (au-dessus du trait pointillé) et des laissés pour compte (au-dessous du même pointillé). Parfois, la même espèce a été testée plusieurs fois de suite, le nombre d'exemplaires a été alors inscrit à côté du nom de l'espèce.

Mandrill mâle N° 1

1	2	3	4	5
<i>N. comma</i> <i>R. luteibarba</i> 9	<i>M. nubifer</i> <i>A. catocaloides</i> <i>B. pulchra</i> <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>B. pulchra</i> <i>S. trifurca</i> <i>N. comma</i> <i>P. urda</i> Lymantriide sp. <i>R. luteibarba</i> <i>A. catocaloides</i>	<i>R. luteibarba</i> 2 <i>R. brunnea</i> 3 <i>S. trifurca</i>	<i>N. comma</i> <i>E. interrupta</i> <i>Ceryx</i> sp. <i>R. brunnea</i>
-----	<i>Ceryx</i> sp.	-----	-----	-----
6	7	8	9	10
<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2 <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>N. comma</i> <i>E. megaera</i> <i>B. pulchra</i>	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> <i>G. nysa</i>
-----	<i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Anaphe</i> sp. ♀ 2	<i>Anaphe</i> sp. ♀
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	-----	-----	-----	-----
11	12	13	14	15
<i>N. comma</i> 2 <i>A. catocaloides</i>	<i>N. comma</i> 2 Agaristide sp. <i>Saciunca</i> sp.	<i>N. comma</i> <i>T. livida</i> <i>B. pulchra</i>	<i>N. comma</i> 2 <i>R. brunnea</i>	<i>P. andosus</i> <i>N. comma</i> 2 <i>A. catocaloides</i> <i>E. interrupta</i>
-----	<i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂	-----
<i>Anaphe</i> sp. ♀	-----	-----	-----	-----
16	17	18	19	20
<i>N. comma</i> 2 <i>S. trifurca</i> <i>G. nysa</i>	<i>N. comma</i> <i>E. megaera</i> <i>A. catocaloides</i> <i>E. interrupta</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>B. pulchra</i>
-----	-----	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Anaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀

TABLEAU II (2)
Mandrill mâle N° 2

1	2	3	4	5
<i>N. comma</i> <i>P. trisectus</i> <i>A. undulifera</i>	<i>T. lugubris</i> <i>T. livida</i> <i>E. megaera</i>	<i>N. comma</i> <i>B. pulchra</i>	<i>N. comma</i> <i>M. nubifer</i>	<i>N. comma</i> <i>A. catocaloides</i>
<i>R. luteibarba</i> <i>R. brunnea</i>	<i>R. luteibarba</i> 2 <i>R. brunnea</i>	<i>D. rubricata</i> <i>R. brunnea</i> <i>R. luteibarba</i>	<i>R. luteibarba</i> <i>B. pulchra</i> <i>Ceryx</i> sp.	<i>R. luteibarba</i> <i>E. interrupta</i>
6	7	8	9	10
<i>N. comma</i> <i>C. crithea</i> <i>A. admatha</i>	<i>N. comma</i> <i>A. catocaloides</i>	<i>N. comma</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>G. callista</i>	<i>P. constrictilis</i> <i>P. murinus</i> <i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>A. guestfeldti</i> <i>O. vestigiatum</i>
<i>R. brunnea</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>E. interrupta</i> <i>B. pulchra</i>	<i>B. pulchra</i> <i>B. halmalea</i> <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>D. rubricata</i> <i>B. ochracea</i>	<i>B. elegans</i> <i>B. pulchra</i>
11	12	13	14	15
<i>P. constrictilis</i> <i>N. comma</i> <i>I. epimethea</i> Cosside sp.	<i>E. megaera</i> <i>P. stigmatica</i> <i>X. morgani</i> <i>E. vacuna</i>	<i>G. nysa</i> <i>G. callista</i> <i>I. epimethea</i>	<i>N. comma</i> <i>P. constrictilis</i> <i>B. pulchra</i> <i>G. callista</i>	<i>N. comma</i> <i>O. vestigiatum</i> <i>E. lacuna</i> <i>M. nubifer</i>
<i>E. interrupta</i> <i>B. pulchra</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>B. flavimacula</i> <i>B. elegans</i> <i>Lithosia</i> sp.	<i>B. pulchra</i> <i>E. interrupta</i> <i>S. trifurca</i> <i>Ceryx</i> sp.	<i>Anaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>B. preussi</i> <i>R. brunnea</i> <i>A. undulifera</i>
16	17	18	19	20
<i>N. coma</i> 2 <i>G. nysa</i>	<i>N. comma</i> <i>P. urda</i> Agaristide sp.	<i>N. nysiades</i> <i>A. admatha</i> <i>S. parhassus</i> <i>C. crithea</i> <i>E. medon</i>	<i>G. nysa</i>	<i>N. comma</i> 2
<i>S. trifurca</i> <i>R. brunnea</i> <i>R. luteibarba</i>	<i>R. brunnea</i> <i>S. trifurca</i> <i>R. luteibarba</i>		<i>B. pulchra</i> Agaristide <i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀
21	22	23	24	25
Cosside sp.	<i>P. urda</i> <i>A. catocaloides</i>	<i>E. megaera</i> <i>A. catocaloides</i> <i>G. nysa</i>	<i>N. comma</i> <i>G. nysa</i> <i>A. catocaloides</i>	<i>N. comma</i> 2
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>A. perpusilla</i>	<i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>A. perpusilla</i> <i>Saliunca</i> sp.	<i>E. interrupta</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀
26	27			
<i>G. nysa</i>	<i>N. comma</i>			
<i>R. luteibarba</i> <i>Epanaphe</i> sp. <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>R. brunnea</i> <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>			

TABLEAU II (3)

Mandrill femelle N° 1

1	2	3	4	5
<i>R. luteibarba</i> 3 <i>Ceryx</i> sp. 2	<i>R. luteibarba</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2
	<i>R. luteibarba</i> 2 <i>R. brunnea</i> 3 <i>S. trifurca</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>
6	7	8	9	10
<i>N. comma</i> 2 <i>A. undulifera</i>	<i>B. pulchra</i> 2 <i>N. comma</i> Agaristide sp.	<i>T. livida</i> Cosside sp. <i>Epaphane</i> sp.	<i>E. duplicata</i> <i>C. mauritii</i> <i>A. catocaloides</i>	<i>N. comma</i> 2 <i>E. interrupta</i>
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>Ceryx</i> sp. <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>A. perpusilla</i> Agaristide sp. <i>Saliunca</i> sp.	<i>Epanaphe</i> sp. ♂
11	12	13		
<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> <i>R. luteibarba</i>	<i>N. comma</i> <i>R. brunnea</i> <i>E. interrupta</i>		
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Anaphe</i> sp. ♀		

calma, vint ramasser le sphinx qu'il avait craché et l'avalé. Il recommença ensuite à s'essuyer la bouche sur du bois, puis mangea plusieurs fruits, revint à l'abdomen de l'*Anaphe* femelle, l'éplucha longuement en le flairant, enleva les poils terminaux ; puis mangea ce qu'il en restait. Il semble donc que la (ou les) substances à goût désagréable se trouve(nt) localisée(s) dans le thorax et l'extrémité de l'abdomen. Le Mandrill refusa ensuite de toucher au reste du plateau.

A partir de cet instant, ce Mandrill se mit à examiner soigneusement tous les insectes, et en particulier ceux appartenant à des espèces qui ne lui avaient pas encore été présentées. Il goûta ensuite du bout des dents. Par exemple le Cosside gen. sp. du plateau 10 fut pris avec méfiance, dilacéré complètement et goûté. Puis les morceaux furent soigneusement ramassés par terre et absorbés. A partir du moment où le Mandrill mâle n° 1 eut goûté la femelle de l'*Anaphe*, il ne mangea plus les insectes « en bloc », mais toujours un à un. Ensuite il accepta encore une fois un mâle *Epanaphe* avant de le refuser systématiquement, ainsi que le mâle

TABLEAU II (4)

Mandrill femelle N° 2

1	2	3	4	5
<i>N. comma</i> 3	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2
<i>E. interrupta</i> <i>B. pulchra</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Epaphane</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	<i>Epaphane</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>
6	7	8	9	10
<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>Epaphane</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂	<i>Epaphane</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂
11	12	13	14	15
<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>L. irridifascia</i>	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♂ Agaristide sp. <i>B. pulchra</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>A. perpusilla</i>	<i>E. duplicata</i> <i>Epaphane</i> sp. Agaristide sp. <i>E. interrupta</i>	<i>A. catocaloides</i> <i>Epaphane</i> sp. ♂	<i>Epaphane</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀
16				
<i>N. comma</i> 2				
<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Anaphe</i> sp. ♀				

Anaphe qu'il acceptait auparavant sans difficulté. Il semble donc qu'une généralisation ait eu lieu, et que ce singe ait confondu alors les trois espèces de *Thaumetopoeides* que nous lui présentions. Mais, chose curieuse, cette généralisation ne fut pas immédiate. Les *Thaumetopoeides* mâles *Anaphe* et *Epanaphe* bénéficièrent ensuite de leur ressemblance avec l'*Anaphe* femelle toxique. Ici mimétisme batésien et ressemblance par voisinage systématique se confondent. Dans les derniers plateaux, on constate que seul le groupe des *Thaumetopoeides* est refusé, alors que tous les autres papillons sont acceptés.

Ce conditionnement aurait aussi bien pu être obtenu avec un aspect de *Sphingide* comme le montre l'expérience suivante effectuée en fin de travail. L'extrémité abdominale d'un *Anaphe* femelle fut dissimulée dans l'abdomen d'un *Nephele comma*. Le Mandrill s'y laissa prendre et refusa ensuite tous les *N. comma*.

TABLEAU II (5)

Cercocèbe

1	2	3	4	5
<i>E. megaera</i> <i>R. brunnea</i> Lymantriide sp. <i>A. subretracta</i>	<i>N. comma</i> <i>A. perpusilla</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>R. brunnea</i>	<i>E. medon</i>
	<i>Anaphe</i> sp. ♀ <i>E. interrupta</i>	Lasiocampide sp. <i>S. trifurca</i> <i>A. speciosa</i>	<i>A. perpusilla</i> <i>Anaphe</i> sp. ♀	<i>E. eleus</i> <i>D. milnei</i>
6	7	8	9	10
<i>P. serrator</i> <i>R. brunnea</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>R. luteibarba</i> <i>D. rubricata</i>	<i>N. comma</i> <i>R. luteibarba</i>	<i>N. comma</i>
<i>S. trifurca</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂	Lymantriide sp. <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>S. trifurca</i>	<i>S. trifurca</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>B. ochracea</i> <i>E. interrupta</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂
11	12	13	14	15
<i>H. eson</i>	Cosside sp. n° 2	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>
<i>E. interrupta</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Ceryx</i> sp.	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Ceryx</i> sp. <i>Ilema</i> sp.	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Ceryx</i> sp. <i>Ilema</i> sp.	<i>R. brunnea</i> <i>S. trifurca</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>B. pulchra</i> <i>A. subretracta</i>
16	17	18	19	20
<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>C. mauritii</i>
Lymantriide sp. <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>E. interrupta</i>	<i>P. urda</i> <i>L. irridifascia</i> <i>E. interrupta</i>	<i>P. urda</i> <i>R. rosemargin-</i> <i>alis</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂	<i>R. luteibarba</i> <i>B. flavimacula</i> <i>A. subreducta</i>
21				
<i>I. antrina</i> <i>R. brunnea</i> <i>B. flavimacula</i> <i>Epaphane</i> sp. ♂				

En examinant les résultats obtenus avec le Mandrill mâle n° 2, nous devons tenir compte du fait que cet animal avait passé une partie de sa vie dans la nature, et qu'il était donc tout le contraire d'un animal naïf. Dès les premières présentations de plateaux, l'animal manifesta un choix très net. Les Syntomidés

TABLEAU II (6)

Héron garde-bœufs N° 1

1	2	3	4	5
<i>C. mauritii</i> <i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>T. livida</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>A. catocaloides</i>
<i>B. pulchra</i> <i>R. luteibarba</i> 2	<i>R. luteibarba</i> <i>R. brunnea</i>	<i>D. rubricata</i> <i>R. luteibarba</i> <i>S. trifurca</i>	<i>D. rubricata</i> <i>R. luteibarba</i> 2	<i>S. trifurca</i> <i>R. luteibarba</i> <i>Ceryx</i> sp.
6	7	8	9	10
<i>N. comma</i> <i>D. rubricata</i>	<i>N. comma</i> <i>D. rubricata</i>	<i>N. comma</i>	<i>E. megaera</i> <i>N. comma</i> <i>C. mauritii</i>	<i>N. comma</i> <i>E. megaera</i> <i>G. nysa</i>
<i>R. luteibarba</i> <i>E. interrupta</i>	<i>A. admatha</i> <i>Ceryx</i> sp.	<i>E. interrupta</i> <i>R. brunnea</i> <i>Ceryx</i> sp. <i>R. luteibarba</i>	<i>B. pulchra</i> <i>B. ochracea</i> <i>S. trifurca</i>	<i>B. pulchra</i> <i>R. luteibarba</i>
11	12	13		
<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2	<i>N. comma</i> 2 <i>C. crithea</i>		
<i>B. pulchra</i> <i>R. luteibarba</i>	<i>Epanaphe</i> sp. ♂ <i>Ceryx</i> sp.	<i>E. medon</i> 2		

TABLEAU II (7)

Héron garde-bœufs N° 2

1	2	3	4	5
<i>N. comma</i> <i>D. rubricata</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i>	<i>N. comma</i> <i>H. eson</i>
<i>M. nubifer</i> Lymantriide sp. <i>Ceryx</i> sp.	<i>A. catocaloides</i> <i>R. luteibarba</i> <i>E. interrupta</i>	<i>E. medon</i> <i>A. admatha</i> <i>Ceryx</i> sp.	<i>B. elegans</i> <i>S. trifurca</i> <i>R. luteibarba</i> <i>Ceryx</i> sp.	<i>R. brunnea</i> <i>Epanaphe</i> sp. ♂
6	7			
<i>N. comma</i> <i>D. rubricata</i>	<i>N. comma</i> 3			
<i>R. brunnea</i>	<i>R. brunnea</i> 2			

et les Arctiides, surtout *Rhodogastria luteibarba* et *R. brunnea* que nous avons supposés peu comestibles d'après les résultats des expériences précédentes furent invariablement refusés. Les Sphingides, les Nymphalides, les Cossides et les Lasiocampides furent toujours acceptés (les Acraeides aussi, mais ces papillons furent offerts en trop petit nombre pour que ce résultat soit significatif). Tous les Thyritides furent refusés, sauf le *Balacra pulchra* du plateau 3, qui fut vraisemblablement accepté par erreur. Alors que dans les expériences sans plateau, le Mandrill n° 2 n'avait jamais goûté à la femelle de l'*Anaphe*, il y goûta sur le plateau 8, peut-être par inadvertance. Après l'avoir manipulé selon son habitude, il porta l'abdomen à sa bouche et fit aussitôt un bond en arrière. Il la cracha et se frotta vigoureusement les mains au sol. Le *N. comma* qui lui fut proposé ensuite fut manipulé avec circonspection et frotté au sol. Dans les jours qui suivirent, nous avons eu du mal à continuer nos expériences, car l'animal se désintéressait manifestement des plateaux. Deux *N. comma* proposés à la main furent pris avec nonchalance, puis lâchés. Un troisième ne fut même pas saisi. Il fallut attendre qu'un éventuel besoin de protéines animales se fasse sentir, pour que le Mandrill revienne à nos plateaux.

Les choix de cet animal, avant et après cet incident, restèrent identiques, si ce n'est que l'animal devint plus circonspect et que plus jamais un Thaumetopocide ne fut touché. L'*Epanaphe* mâle, qui avait été mangé sans problème sur le plateau n° 8, ne le fut dorénavant plus ; comme dans le cas du Mandrill mâle n° 1, il bénéficia de sa ressemblance avec la femelle *Anaphe*. Cet incident mis à part, il n'y eut donc pas de grande évolution des préférences alimentaires de ce Mandrill, alors que les goûts du précédent varièrent considérablement au cours de la série d'expériences. Cela s'accorde parfaitement avec ce que l'on pouvait attendre d'un animal sauvage « expérimenté ».

Le Mandrill femelle n° 1 avait vécu une bonne partie de sa vie en captivité. L'évolution de ses réactions fut assez remarquable lors de la présentation des deux premiers plateaux. Ceci s'explique par le fait que nous avons directement commencé à présenter à cet animal des papillons peu comestibles. Le premier plateau qui contenait uniquement des *R. luteibarba* et des *Ceryx (albimacula)* fut accepté entièrement, car l'animal avait été totalement privé d'insectes auparavant. A partir du deuxième plateau, il commença à refuser des *R. luteibarba*. Lors de la présentation des plateaux suivants ses goûts furent assez instables quant aux espèces supposées peu comestibles : il refusa trois fois *Euchromia* et l'accepta deux fois ; il refusa huit fois l'*Epanaphe* mâle et l'accepta une fois. Par contre les espèces vraiment comestibles comme les sphinx furent toujours acceptées et jamais cette femelle ne se fit prendre à toucher à l'*Anaphe* femelle.

Le Mandrill femelle n° 2, totalement sauvage, venait d'être piégé en forêt lorsque nous l'avons soumis à nos expériences. Cet animal était d'ailleurs très farouche et ne se laissait pas approcher. Nous avons dû au début déposer les plateaux dans l'enclos, puis nous éloigner d'une dizaine de mètres pour observer ses réactions à distance. Les choix de ce Mandrill sauvage ne varièrent jamais et nous ne constatâmes aucune évolution de ses préférences d'un bout à l'autre de la série d'expériences. Bien que cette femelle ait été très attirée par les insectes en début d'expérience, en ayant été privée depuis plusieurs jours, elle refusa les espèces peu comestibles comme *Euchromia* et *B. pulchra*, dès la présentation du premier plateau. Elle prit, par contre, sans hésiter ce qui l'intéressait (*Nephele*) et ne goûta, ni ne toucha les autres insectes, mis à part le *Latoia irridifascia* consommé sur le plateau n° 13. On avait nettement l'impression qu'elle savait exactement ce qu'elle avait à faire, et il était hors de question qu'elle se fasse tromper par l'*Anaphe* femelle comme un animal naïf.

Le Cercocèbe dont nous disposions se trouvait en captivité depuis plusieurs mois. L'évolution de ses choix est apparent au fil des expériences. Il n'y eut pas, dans son cas, de réaction consécutive à l'ingestion de l'*Anaphe* femelle, car il l'avait délibérément évitée comme le Mandrill femelle n° 1. Pourtant sa sélectivité augmenta régulièrement au détriment des insectes que nous avions jugés peu comestibles. Alors que ceux présentés sur le premier plateau avaient tous été acceptés, les choix se firent de plus en plus nets les jours suivants et, chose remarquable, il n'y eut aucune erreur par la suite, *R. brunnea*, *R. luteibarba*, *A. subretata*, *A. perpusilla* et les Lymantriides furent peu à peu délaissés, et ne furent plus jamais mangés. Sur les derniers plateaux présentés, seuls furent désormais acceptés les Sphingides. Tous les insectes présentés sur le dernier plateau furent refusés.

Les résultats obtenus avec les Hérons garde-bœufs sont beaucoup plus simples : les choix des deux *Bubulcus ibis* furent toujours les mêmes. Non seulement les Thaumetopoeides furent refusés, mais également *B. pulchra*, *R. luteibarba*, *R. brunnea*, *S. trifurca*, *E. interrupta*, les *Acraea* sp., *Euphaedra* sp. et *Ceryx (albimacula)* — soit tous les représentants testés des familles suivantes : Nymphalides (sauf une fois *Catuna*), *Acraeides*, *Thyritides*, et *Arctiides*. Tous les Sphingides et *Lasiocampides* furent, par contre, acceptés. Les Noctuelles *A. catocaloides* et *D. rubricata*, furent parfois mangées et parfois refusées. Si on compare les hérons aux mandrills et au Cercocèbe on a l'impression que les choix alimentaires de ces oiseaux sont beaucoup plus rigides et n'évoluent pas dans l'intervalle de temps nécessaire à nos expériences. Toute généralisation prématurée est cependant à éviter car les choix rigides effectués par nos deux hérons

rappellent ceux du mandrill sauvage n° 2, et peuvent être dus à l'expérience antérieure de ces animaux.

Si on compare les choix des différents mandrills, on constate tout d'abord que les conditions physiologiques comme la faim (ou la satiété) modifient les préférences des primates et peuvent les faire changer, alors que des oiseaux susceptibles de montrer une adaptabilité aussi développée que les Lariformes (Rabinowitch, 1968) se laissent mourir de faim plutôt que de manger une nourriture à laquelle ils n'ont pas été habitués jeunes.

La « Specific Search Image » des primates comme la nomme Tinbergen (1960) est donc susceptible de se modifier chez l'adulte, alors que ce ne paraît pas être le cas chez les oiseaux. Par ailleurs, les choix sont d'autant plus tranchés que l'animal est plus expérimenté, ce qui se comprend aisément. De plus, on constate que la sélectivité apparaît ou s'affine brusquement lorsqu'il y a une réaction stressante. Celle-ci a été déclenchée dans nos expériences par l'ingestion d'un insecte à goût vraiment désagréable comme l'*Anaphe* femelle. Alors que le Mandrill mâle n° 1 ne faisait aucune différence en début d'expérience entre les Sphingides et les espèces peu comestibles, il la fait ensuite et acquiert du même coup une technique d'appréciation gustative des proies. Ajoutons que la généralisation est d'autant plus grande que l'expérience est plus désagréable, ce qui constitue un lien avec le problème des mimes et des modèles.

Il semble bien, au vu des résultats de nos expériences, que notre hypothèse de départ soit vérifiée, à savoir que mandrills et hérons sauvages rencontrent bien des papillons (même nocturnes) au cours de leurs activités diurnes puisqu'ils semblent les connaître, mangent les meilleurs et délaissent les non-comestibles ou seulement les peu comestibles. Il semble aussi que les résultats obtenus avec ou sans plateaux soient identiques quant à la comestibilité des proies et donc que l'insecte vivant soit mangé de la même manière que celui fraîchement tué, d'une part, et que, d'autre part, le contexte joue peu puisque les proies présentées une à une (indice absolu) sont mangées de la même manière que celles choisies parmi d'autres (indice relatif).

Au point de vue de la comestibilité pure, nous pouvons différencier trois grands groupes :

- les papillons comestibles (Sphingides et Cossides) ;
- les papillons peu comestibles (Thyritides, Arctiides, Synthomides) ;
- les papillons non comestibles (ici uniquement les Thaumetopoeides).

Il est à noter, comme le montrent les études modernes de terrain, que l'apport de protéines animales est, pour de nombreuses espèces de primates, constitué par des insectes ; leur régime alimentaire en captivité devrait en tenir compte.

Sur le plan éthologique remarquons que certains mandrills, et surtout le mâle n° 2, étaient des manipulateurs alors que d'autres, comme la femelle n° 1, goûtaient plutôt leurs proies avant de les manger. Les primates étudiés montraient souvent un comportement élaboré de prédation qui n'avait rien de rigide, mais semble tout de même comporter une part d'innéité puisqu'on retrouve (en plus stéréotypées) certaines de ces techniques chez les Lémuriens : les insectes sont généralement tués d'un coup de dent au thorax, puis frottés vigoureusement entre les deux paumes lorsqu'ils sont recouverts d'écailles abondantes comme chez les Sphingides ou plus encore lorsqu'ils possèdent aux tarses des épines très développées comme *Acanthosphinx guessfeldti*. A ce sujet, il serait bon de préciser la notion de « mangeabilité ». *A. guessfeldti*, par exemple, est une espèce *comestible* dont la *mangeabilité* est faible, car l'espèce se trouve protégée par ses épines tarsales qui se révèlent des moyens de dissuasion efficaces. De même, la touffe de poils jaunes qui se trouve à l'extrémité de l'abdomen violet des *Gonometa nysa* mâles était arrachée par nos mandrills avant l'absorption de l'insecte, peut-être parce que particulièrement attractive par sa couleur ? L'abdomen des papillons est souvent goûté sur le côté de la bouche par écrasement entre les molaires. Les ailes ne sont jamais mangées par les primates que nous avons testés, alors que les hérons avalaient l'insecte en bloc. Les singes arrachaient les ailes avec les doigts ou mangeaient le corps en tenant le papillon par les ailes.

Nous avons, de plus, effectué quelques expériences avec une Noctuelle (*Dermaleipa rubricata*) aux ailes postérieures rouges : elle était mangée de la même manière que les ailes soient ouvertes ou fermées, et donc que la coloration rouge soit visible ou pas. Par contre, alors qu'un *Epiphora* donné à la main était mangé sans problème, un deuxième de la même espèce posé sur le sol de la cage a ouvert brutalement ses ailes lorsqu'il a été saisi par le Mandrill, mettant en évidence les ocelles particulièrement marquées sur ses ailes postérieures. Le singe lâcha alors, en reculant, le papillon qui put s'envoler et échapper au prédateur. Les ocelles ont donc bien une valeur de survie comme l'ont montré les travaux de Blest (1957).

Autre détail comportemental, les singes dominants mangeaient ce qui leur plaisait et ne laissaient à leurs congénères que les espèces peu ou pas comestibles, ce qui nous a obligé à séparer les animaux pour pouvoir les tester. Bien que la place ne soit pas mesurée dans la nature, il est probable qu'un comportement voisin peut se manifester entre mâles et femelles ou entre adultes et subadultes. Il est à noter que les deux femelles de mandrills faisaient des mimiques de menace, montrant les dents dans un rictus et hochant la tête, lorsque les insectes présentés n'étaient pas comestibles. Des observations similaires ont été faites par

l'un d'entre nous au Jardin des Plantes de Paris : lorsque des coques vides de cacahuètes étaient proposées à un Mandrill mâle adulte, celui-ci menaçait et cherchait à saisir les mains qui les lui tendaient. Il faut enfin signaler que le « comportement bloqué » du Mandrill mâle n° 2 qui après l'ingestion de l'*Anaphe* femelle, refusa tout insecte, y compris des sphinx, correspond à ce que Maier a appelé une fixation, c'est-à-dire une réponse stéréotypée qui n'est plus modifiée par les récompenses ou les punitions. Cette forme de réaction à la frustration peut aller jusqu'à la névrose et l'on voit là combien les réponses des individus devant la même nécessité d'adaptation sont variées :

- Le Mandrill mâle n° 1, aussitôt après avoir goûté l'*Anaphe* femelle, se remit à manger, en étant seulement plus prudent et en évitant les trois représentants de cette famille, qu'il ne peut différencier — ce qui est une réponse tout à fait adaptée.
- Le Mandrill mâle n° 2, après son expérience malheureuse, ne voulut plus rien accepter et nous avons eu bien du mal à poursuivre tant bien que mal nos expériences avec lui, car il avait généralisé outre mesure, évitant non seulement la famille des Thaumetopoeides, mais aussi tous les autres Lépidoptères que nous lui offrions — ce qui est une mauvaise adaptation. Remarquons que ce Mandrill mâle n° 2, bien que plus âgé, était dominé par le mâle n° 1.

De ces quelques notes d'observation, nous retiendrons ce fameux cas d'automimétisme entre sexes d'une même espèce (*Anaphe* sp mâle et femelle) mais aussi la stabilité dans le temps, la sûreté et la limitation de choix chez les vertébrés sauvages étudiés (hérons et Mandrill femelle n° 2).

Bien que la variété des aliments consommés soit incontestablement plus grande chez les primates que chez les oiseaux, il ne faudrait pas en conclure que l'adaptabilité dans le domaine alimentaire est strictement liée au degré d'évolution de l'animal. Ainsi, parmi les Anthropoïdes, le gorille semble inféodé à son habitat assez particulier du fait de sa dépendance à l'égard de sa sténophagie. Le chimpanzé, au contraire, dont le régime est beaucoup plus varié peut se rencontrer aussi bien en savane boisée qu'en forêt primaire. Enfin certains primates comme les babouins, les macaques (et l'Homme !), sont en quelque sorte des spécialistes du changement des habitudes alimentaires, même à l'état adulte. Ils se révèlent aptes à s'émanciper de la tradition sous la pression des conditions de milieu. Cette possibilité d'adapter leur régime aux conditions du moment, si caractéristique des Cynocéphales (*sensu lato*) et du rameau humain, a probablement contribué au succès de ces groupes.

CONCLUSION

Alors que la démarche habituelle de l'expérimentateur qui s'intéresse aux problèmes de la comestibilité des proies est plutôt de contrebalancer l'artificialité inhérente à ce type d'étude par une rigueur accrue, nous nous sommes livrés à des expériences en bonne part qualitatives. Notre but n'était pas, en effet, de concentrer nos recherches sur un point théorique comme il est d'usage, mais d'observer de près l'imbrication des paramètres qui sont multiples dans ce genre d'étude. Ce n'est pas, semble-t-il, seulement la comestibilité des proies qui joue, mais aussi leur aspect, leur couleur, leur taille, leurs techniques de camouflage ou de défense, les méthodes de chasse et d'attaque du prédateur, la variabilité entre les espèces prédatrices et même les individus.

Nos observations préliminaires ont montré, en particulier, les liens étroits qui unissent les problèmes de comestibilité à ceux du mimétisme, de l'« inné » et de l'« acquis » et du conditionnement opérant entre autres. Elles nous ont aussi amenés à concevoir un certain nombre de projets d'étude plus axés sur les problèmes qui n'ont été qu'effleurés ici, à savoir :

- la comparaison des réactions d'animaux « naïfs » et sauvages de la même espèce au même type de proie ;
- la comparaison des goûts d'animaux appartenant à des groupes différents, mais considérés dans la littérature comme ayant le même régime alimentaire ;
- l'étude comparative des techniques d'attaque de différentes espèces de prédateurs en fonction des proies offertes ;
- la comparaison entre les goûts alimentaires de plusieurs groupes de la même espèce capturés en différentes localités ;
- des expériences d'acculturation sur des troupes de singes en semi-liberté, ou en liberté, mis en présence d'insectes inconnus d'eux (cycles mimétiques, leurres artificiels) ;
- des investigations sur la différence de comestibilité, entre les deux sexes, de proies considérées comme non-comestibles ;
- des expériences de prédation en milieu naturel ou en semi-liberté avec des insectes cryptiques.

RESUME

Un entomologiste et un éthologiste se sont livrés à une série d'expériences de comestibilité au Gabon. Il s'agissait de tester des lépidoptères africains sur des primates (*Cercocebus albigena* et *Mandrillus sphinx*) et des oiseaux (*Bubulcus ibis*) maintenus en captivité à proximité des lieux de récolte. Les proies étaient présentées soit séparément et vivantes (800 papillons), soit fraî-

chement tuées et disposées sur un plateau au milieu d'autres (500 papillons). Les réactions du prédateur étaient évaluées suivant une échelle graduée des comportements. Le lot de quatre mandrills comprenait un sujet naïf, un sujet sauvage et deux sujets captifs depuis quelques mois : nous avons suivi l'évolution de leur choix en fonction de leur expérience antérieure.

Bien que cette expérimentation n'ait pas été conduite systématiquement et se veuille avant tout une investigation préliminaire, un certain nombre de faits sont apparus comme probables :

- les espèces de singes et d'oiseaux testés semblent manger dans la nature des papillons, même nocturnes ;
- les primates, sous la pression du milieu, modifieraient leur comportement alimentaire beaucoup plus facilement que les oiseaux et cela, même à l'état adulte ;
- les primates supérieurs comme les mandrills et les cercocèbes font preuve d'un comportement prédateur plus complexe et moins stéréotypé que celui des Lémuriens, par exemple ;
- les proies considérées comme non-comestibles se répartissent en réalité en une majorité de moyennement comestibles et une minorité de non-comestibles vrais ;
- les prédateurs sont d'autant plus précis dans leur choix, qu'ils sont plus expérimentés, mais le « stress » dû à l'ingestion d'une espèce vraiment non-comestible affine brusquement — ou fait apparaître — la sélectivité et les techniques de gustation ;
- l'ingestion d'un non-comestible amène le prédateur à une généralisation qui est à la base même des phénomènes de mimétisme. Cette généralisation est d'autant plus étendue que l'expérience a été plus désagréable. L'étendue de la généralisation varie aussi suivant les individus. Les espèces voisines du modèle non-comestible, ou même l'autre sexe, constituent des mimes moins spectaculaires, mais tout aussi protégés que ceux mis en évidence dans les séries mimétiques.

SUMMARY

Some preliminary experiments were made with Mandrills, a Grey-cheeked Mangabey and Cattle egrets in the Gabon, to determine the palatability of native butterflies and moths. The monkey predators were kept individually in large cages and prey were offered to them on trays. The serial order of selection of each individual prey and the reactions of each predator were noted. A similar testing procedure was used for cattle egrets.

Among the four mandrills tested certain behavioural differences were noted between a subadult male bred in captivity though without any previous experience with insects, two other

mandrills kept captive for some months, and a wild adult female freshly caught for the experiment. At first the naive male indiscriminately accepted all butterflies and moths presented to him. However the consumption of but one member of a « distasteful » species (*Anaphe* sp. ♀) made him immediately more cautious in his choice ; any other prey offered from then on, was individually examined before being eaten. Moths resembling the distasteful *Anaphe* female were subsequently avoided. All the other monkeys with previous field experience were, from the start, highly selective in their choices and never accepted distasteful species. The degree of generalization appeared to covary inversely according to the degree of previous field experience of the individual predator. The choices of the two wild cattle-egrets were also well established from the start and never varied during the experiments.

Therefore it appears that local butterflies and moths are familiar to these three predator species which probably learn gradually those which are palatable and those which are not.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à G. PASTEUR qui a bien voulu revoir notre manuscrit et nous a adressé de longues et constructives remarques qui nous ont permis d'améliorer ce travail.

Enfin nous exprimons notre gratitude à G. BERNARDI, responsable de la R.C.P. 317, qui s'est efforcé de nous procurer certaines déterminations de spécimens appartenant à des groupes encore mal étudiés.

BIBLIOGRAPHIE

- BLEST, A.D. (1957). — The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour*, 11 : 209-255.
- BROWER, J. V.Z., BROWER, L.P. (1965). — Eperimental studies of mimicry. *Amer. Nat.*, 49 : 173-188.
- CARPENTER, G.D.H. (1921). — Experiments on the relative edibility of insects, with special reference to their coloration. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 1-105.
- JANIN, P. (1972). — Expériences sur la prédation de lépidoptères captifs sur des oiseaux sauvages, I. La comestibilité comme objet d'expérience. *Rev. Comp. Animal*, 6 : 25-42.
- JANIN, P. (1973). — Expériences sur la prédation de lépidoptères captifs sur des oiseaux sauvages, II. Le traitement mathématique des données expérimentales. *Rev. Comp. Animal*, 7 : 13-36.
- JONES, F.M. (1932). — Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 80 : 345-385.
- PASTEUR, G. (1972). — *Le Mimétisme*. « Que sais-je ? », P.U.F., Paris, 128 p.
- RABINOWITCH, V.E. (1968). — The role of experience in the development of food preferences in gull chicks, *Anim. Behav.*, 16 : 425-428.
- TINBERGEN, L. (1960). — The natural control of insects in pinewoods, I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Néerl. Zool.*, 13 : 265-336.