



Le régime alimentaire des primates et son adaptation aux ressources du milieu forestier

Claude Marcel Hladik

► **To cite this version:**

Claude Marcel Hladik. Le régime alimentaire des primates et son adaptation aux ressources du milieu forestier. Alimentation et Nutrition. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 1977. <tel-00843684>

HAL Id: tel-00843684

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00843684>

Submitted on 11 Jul 2013

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.

HLADIK C.M. (1977) — *Le régime alimentaire des Primates et son adaptation aux ressources du milieu forestier*. Thèse de Doctorat d'Etat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) et Muséum National d'Histoire Naturelle.

THESE de DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles
présentée

au MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
et à l'Université Pierre et Marie Curie
- Paris 6 -

par M *Claude Marcel H L A D I K*
pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES
Sujet de la thèse :

Le RÉGIME ALIMENTAIRE des PRIMATES
et son adaptation aux ressources du milieu forestier

soutenue le *14 juin 1977*

devant le jury composé de :

M. M. *BOURLIERE, F.* (Rapporteur)
BROSSET, A. (Rapporteur)
DORST, J.
DREUX, P.
LAMOTTE, M.
MOYNIHAN, M.
PETTER, J.J. (Rapporteur)

LE RÉGIME ALIMENTAIRE
DES PRIMATES



et son adaptation aux ressources
du milieu forestier
VOLUME I C. M. HLADIK

SOMMAIRE

Introduction	1
PREMIERE PARTIE : ADAPTATIONS ALIMENTAIRES DES PROSIMIENS	
I.- INTRODUCTION : DEFINITION DU REGIME ALIMENTAIRE EN FONCTION DES METHODES DE TERRAIN ET DES TECHNIQUES DE LABORATOIRE	
I-1. Comment définir le régime alimentaire d'un Primate ?	5
I-2. Les tests de comportement alimentaire réalisés en captivité	6
I-3. Les observations de terrain	11
L'étude du régime des Prosimiens diurnes	12
L'étude du régime des Prosimiens nocturnes	14
I-4. Techniques pour la collecte et la préparation des échantillons alimentaires	16
II.- LA SPECIALISATION ALIMENTAIRE DES PROSIMIENS EN FONCTION DES CONDITIONS DU MILIEU FORESTIER	
II-1. Les possibilités de spécialisation alimentaire compatibles avec les données morphologiques de base	20
Relation entre la taille corporelle et le régime alimentaire	20
La main des Prosimiens et ses possibilités de préhension	22
La denture et le tractus digestif des Prosimiens	24
II-2. La niche écologique des Prosimiens	26
Rythmes d'activité nocturne et diurne	27
Utilisation des différents écotopes dans un milieu donné et rythmes saisonniers	28
Ressources alimentaires et grades écologiques	36
II-3. Les Prosimiens d'Asie et d'Afrique Continentale	38
II-4. Les Prosimiens nocturnes de Madagascar	47
II-5. Les Prosimiens diurnes de Madagascar	54
III.- LA VIE SOCIALE DES PROSIMIENS EN RAPPORT AVEC L'ECOLOGIE ET LE REGIME ALIMENTAIRE	
III-1. Le Domaine Vital, territoire et surface moyenne exploitée	58
III-2. Structures sociales déterminées par l'utilisation de l'habitat	61
III-3. Apprentissage alimentaire et traditions sociales	62
IV.- ASPECTS PARTICULIERS DE LA SPECIALISATION ALIMENTAIRE CHEZ LES PROSIMIENS	
IV-1. La flexibilité des différents types de régimes alimentaires	65
IV-2. La caecotrophie du Lépilémur	67
IV-3. L'alimentation artificielle des Prosimiens, le gâteau "G3" des Prosimiens de Brunoy	69
V.- COMPOSITION DES ALIMENTS ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES PROSIMIENS	
V-1. La régulation du comportement alimentaire	70
V-2. Le conditionnement alimentaire en condition naturelle	71
VI.- DISCUSSION ET CONCLUSION	73
REFERENCES (PREMIERE PARTIE)	75

DEUXIEME PARTIE : ETUDE COMPARATIVE DES STRATEGIES ALIMENTAIRES DES PRIMATES SIMIENS
VARIATIONS SAISONNIERES EN FONCTION DE LA COMPOSITION DES SUBSTANCES
NATURELLES

I.- PROSIMIENS ET SIMIENS : EVOLUTION MORPHOLOGIQUE ET SOCIO ECOLOGIQUE

I-1. Introduction : les convergences et leurs limites	87
I-2. La composition des substances naturelles et leur utilisation par les Primates Simiens	91
I-3. Les ressources alimentaires disponibles et la biomasse des Primates Simiens	94
I-4. La dispersion des ressources alimentaires et la "surface moyenne exploitée"	97

II.- LES SINGES PLATYRHINIENS ET LEUR STRATEGIE D'UTILISATION DES RESSOURCES DES FORETS AMERICAINES

II-1. Le Singe Hurlleur	99
II-2. Le Singe Araignée	101
II-3. Le Capucin	102
II-4. Le Tamarin	104

III.- LES SPECIALISATIONS ALIMENTAIRES DES COLOBINAE ET LES VARIATIONS DE COMPOSITION DU REGIME ALIMENTAIRE

III-1. La stratégie alimentaire de <i>Presbytis senex</i>	105
III-2. La stratégie alimentaire de <i>Presbytis entellus</i>	108
III-3. Variations de la composition du régime alimentaire en fonction des stratégies d'utilisation de l'habitat	114

IV.- LES SPECIALISATIONS ALIMENTAIRES DES CERCOPITHECINAE ET DES ANTHROPOIDES DANS LES FORETS EQUATORIALES D'AFRIQUE ET D'ASIE

IV-1. Les Primates de la forêt du Gabon	119
IV-2. Données comparatives sur l'Afrique de l'Est	122
IV-3. Spécialisation alimentaire des Anthropoïdes	123

V.- CONCLUSION : LA COMPOSITION DES ALIMENTS ET LE DETERMINISME DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES PRIMATES

REFERENCES (DEUXIEME PARTIE)	129
------------------------------------	-----

TROISIEME PARTIE : LE REGIME ET LES STRATEGIES ALIMENTAIRES DANS L'EVOLUTION DES PRIMATES : SIGNIFICATION DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES ANTHROPOIDES

I.- REGIMES ALIMENTAIRES ET SPECIALISATIONS MORPHOLOGIQUES

I-1. Définition du régime alimentaire	139
I-2. Les grandes catégories d'aliments naturels	140
I-3. Variabilité de la composition du régime alimentaire	141
I-4. Corrélations entre la nature du régime alimentaire et la structure du tractus digestif	144
I-5. Evolution du régime alimentaire	148

II.- DISPONIBILITES ALIMENTAIRES ET NICHES ECOLOGIQUES

II-1. Mesure de la production et des ressources alimentaires	149
II-2. Niveaux trophiques et "grades écologiques"	152
II-3. La biomasse des Primates	152
II-4. Spécialisation des Primates dans des "niches alimentaires"...	153
II-5. Relations entre le poids corporel et le régime alimentaire...	158
II-6. Les niches écologiques des Primates	160

III.- LES STRATEGIES PHYSIOLOGIQUES ET LES STRATEGIES COMPORTEMENTALES DANS L'ADAPTATION AUX RESSOURCES DISPONIBLES

III-1. Variations saisonnières des disponibilités alimentaires	162
III-2. Adaptations physiologiques	163
III-3. Adaptations comportementales	166
III-4. Flexibilité et spécialisation dans l'adaptation au régime alimentaire	166
III-5. Relations entre l'organisation sociale et l'utilisation des ressources	168
III-6. Adaptations psychosensorielles	170
III-7. Relations entre le comportement alimentaire et la composition du régime	170
III-8. Les composés secondaires et les composés primaires dans le déterminisme du comportement alimentaire	173

IV.- L'EVOLUTION VERS LES STRATEGIES ALIMENTAIRES DES ANTHROPOIDES

IV-1. Evolution du comportement prédateur	176
IV-2. Evolution des capacités d'apprentissage	178
IV-3. Les stratégies alimentaires des Chimpanzés	180
IV-4. Les premières stratégies alimentaires humaines	184

REFERENCES (TROISIEME PARTIE)	184
-------------------------------------	-----

ANNEXES

ANNEXE I - Composition des échantillons alimentaires consommés par les Primates du Sri Lanka.....	A1
ANNEXE II - Comparaison des techniques de fixation des échantillons alimentaires et des résultats analytiques (Field methods for processing food samples).....	A13
ANNEXE III - Données morphologiques sur le tractus digestif des Primates et comparaisons avec les autres Ordres de Mammifères.....	A19

VOLUME II :

Publications ayant conduit à l'élaboration de cette thèse

INTRODUCTION

Les trois parties constituant ce mémoire sont des approches parallèles de l'écologie des Primates, présentées selon la systématique du groupe. Bien que les idées générales auxquelles ces différentes approches aboutissent, se recoupent et qu'elles soient même souvent généralisables à d'autres groupes de Mammifères, la diversité du matériel étudié ainsi que des références bibliographiques nous ont amené à les séparer nettement pour une plus grande clarté de l'exposé.

La première partie, concernant les Prosimiens, a été particulièrement développée afin d'y intégrer les résultats des récentes recherches effectuées à Brunoy et à Madagascar dans le cadre de l' "Equipe Prosimiens". Ce chapitre, sous une forme adaptée, va constituer la base écologique d'un traité (Academic Press) qui fera le point des connaissances actuelles sur le comportement des Prosimiens.

Dans la deuxième partie, les résultats des analyses des régimes et des stratégies alimentaires des Primates Simiens nous amènent à proposer des modèles relatifs à l'utilisation de l'habitat. Les conditions exceptionnelles que nous avons trouvées sur le terrain, au Sri Lanka, nous ont permis de grouper les données les plus complètes qu'un primatologue puisse souhaiter. Les résultats obtenus s'appliquent, en les adaptant, aux Primates du Nouveau Monde aussi bien qu'à ceux du Gabon.

La troisième partie de ce mémoire se situe dans une optique évolutive. Tout en y reprenant les différentes idées auxquelles les études sur les Prosimiens et les Simiens nous ont permis d'aboutir, nous tentons d'intégrer les nombreux facteurs déterminant le comportement et la stratégie alimentaire.

En conclusion, le comportement des Anthroïdes est considéré sous cet angle "alimentaire" comme un cas particulier parmi les nombreuses stratégies des Primates. Divers Congrès Internationaux et plus particulièrement le Symposium sur l'alimentation des Primates dont nous avons eu, avec notre collègue CHIVERS de l'Université de Cambridge, la responsabilité de l'organisation, de la présidence et de l'"édition", nous ont permis d'obtenir une documentation sur les travaux les plus récents dont beaucoup sont encore sous presse.

Selon la nouvelle formule des Universités Françaises, les travaux déjà publiés ayant trait au sujet de cette thèse, ont été groupés, dans un ordre adapté, dans le Volume II.

Il est traditionnel de remercier les personnes qui, de près ou de loin, ont participé à l'élaboration de ce travail; mais les chances d'éviter les oublis sont très minces et j'espère que l'on ne voudra pas m'en tenir rigueur. L'ensemble du projet a suscité de nombreuses collaborations. La principale, sans laquelle il eût été impossible d'aboutir à une étude écologique intégrée, est ma propre épouse, Annette HLADIK, co-auteur de nombreuses publications présentées dans le Volume II, qui poursuit de son côté une analyse de l'évolution des structures des forêts tropicales sous l'influence du monde animal.

Le début de ce travail écologique remonte à mon premier voyage à Ceylan, en 1959, au cours duquel les amis restés en France, G. HUMBERT-DROZ et G. PARIENTE m'ont soutenu autant moralement que financièrement. Nous avons tous beaucoup regretté que ce dernier ne soit plus parmi nous pour voir l'aboutissement du chemin que nous avons parcouru ensemble depuis cette époque.

L'écologie n'était alors pas encore en vogue dans les Universités de France et le Professeur M. PRENANT m'a efficacement conseillé et accueilli pour me permettre de réaliser une première approche dans le domaine de l'histologie comparée

en rapport avec les spécialisations alimentaires des Primates. J'ai conservé de précieux souvenirs de cette époque dure à certains égards et des Professeurs en Zoologie, M. LAMOTTE, M. FRANCOIS, Mme C. PETIT ainsi que de mes premiers contacts avec C. DELAMARE-DEBOUDEVILLE qui m'a accueilli au Laboratoire de Brunoy dès 1964 et mis en contact avec J.J. PETTER: ce fut là le début d'une longue collaboration. Un premier séjour au Gabon en 1965 m'a permis d'apprécier sur le terrain mon collègue A. BROSSET devenu ensuite directeur de cette incomparable station de terrain créée par P.P. GRASSE. En 1966, ma thèse de Troisième Cycle, sous la direction de R. COUTEAUX et les publications qui ont suivi (non incluses dans le présent mémoire) nous ont introduit à de nouvelles études sur l'écologie des Primates dans lesquelles F. BOURLIERE nous a efficacement conseillé.

Beaucoup de ces études de terrain ont pu être réalisées grâce à l'appui de nos collègues américains du Smithsonian Institute, en particulier M. MOYNIHAN, qui a suivi ces travaux et apporté ses critiques constructives, ainsi que J.F. EISENBERG et S. RIPLEY qui nous ont permis de revoir le Sri Lanka (Ceylan) dix ans après notre premier séjour et d'y effectuer dans les meilleurs conditions possibles, une des plus passionnantes études de terrain.

Les recherches biochimiques sur les échantillons alimentaires ont aussi suscité de nombreuses collaborations en particulier à l'Institut National de la Recherche Agronomique : J. DELORT-LAVAL, Melle P. VALDEBOUZE, L. GUEGUEN et G. VIROBEN ainsi que Melle C. MERCIER qui ont participé à des publications présentées dans le Volume II ainsi qu'à des travaux non encore publiés dont nous avons donné les premiers résultats dans l'annexe du présent volume.

Nous avons été heureux de pouvoir échanger des idées avec Ph. DREUX ainsi qu'avec M. GOUTAREL qui nous a inspiré l'idée des recherches sur les alcaloïdes. Au Muséum National d'Histoire Naturelle qui retrouve une nouvelle vie grâce à J. DORST, nous espérons contribuer par notre travail à cette relance intellectuelle.

Parmi nos collègues tout proches, avec lesquels ces idées furent brassées, mentionnons ceux d'Outre Manche, R.D. MARTIN et D.J. CHIVERS et à Brunoy, P. CHARLES-DOMINIQUE qui a participé activement à l'élaboration du présent mémoire.

La jolie frappe et la présentation de ce mémoire sont signées Mireille CHARLES-DOMINIQUE.

ADAPTATIONS ALIMENTAIRES DES PROSIMIENS

I - INTRODUCTION : DÉFINITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE EN FONCTION DES MÉTHODES DE TERRAIN ET DES TECHNIQUES DE LABORATOIRE.

I.1- Comment définir le régime alimentaire d'un Primate?

La réponse à une telle question se rapportant aux types de Mammifères les mieux différenciés semblerait évidente: alors que des herbivores ne recherchent que des plantes herbacées ou le feuillage des arbres, les carnivores délaissent cette nourriture végétale pour s'attaquer aux proies vivantes. En fait nous avons tendance à nous référer intuitivement à un concept de "comportement alimentaire standard" qui est rarement aussi tranché, en particulier s'il s'agit du comportement alimentaire des Prosimiens ou des autres Primates.

Le comportement alimentaire est une réponse sélective aux stimulations (HINDE, 1966); mais aucune explication d'ensemble sur les choix spécifiques d'aliments chez des espèces très voisines, n'a jamais été proposée. Plusieurs hypothèses seront présentées en conclusion de cette première partie. Cependant, afin de fournir une définition précise du régime alimentaire, il est d'abord nécessaire de disposer de données qualitatives et quantitatives: cela entraîne une discussion inévitable sur la valeur des différentes méthodes d'observation et des tests fournissant des informations qui ne sont pas toujours comparables.

I.2- Les tests de comportement alimentaire réalisés en captivité.

Pour définir les choix alimentaires des Prosimiens, la méthode la plus simple consiste à introduire des échantillons d'aliments variés dans la cage d'un animal, puis à noter le (ou les) aliments choisis en priorité comparativement à ceux qu'il délaisse. Une estimation quantitative des préférences alimentaires de l'animal testé peut être obtenue en faisant la différence entre la quantité de nourriture introduite et ce qui reste de chaque catégorie d'aliment. Dans sa première étude d'ensemble sur les Lémuriens malgaches, PETER (1962) a utilisé certains de ces tests sur des animaux captifs; il a pu ainsi obtenir des informations complémentaires sur le régime alimentaire dans la nature.

CHARLES-DOMINIQUE (1971; 1976-a) a démontré que de tels tests ne peuvent corroborer avec précision les résultats obtenus par ses propres observations sur le régime alimentaire naturel de cinq espèces nocturnes de Lorisidés étudiés dans la nature, antérieurement à ces tests. Des fruits et différentes espèces d'insectes étaient disponibles *ad libitum* à ces Prosimiens maintenus en captivité. Pendant plusieurs mois, les cinq espèces ont absorbé de grosses quantités d'insectes, principalement des Orthoptères, ne consommant que des quantités négligeables de fruits. Pourtant dans la nature, leur régime alimentaire est formé de plus faibles proportions d'Insectes, les préférences dans les choix alimentaires variant selon les espèces: trois Lorisidés (*Perodicticus potto*, *Galago elegantulus* et *Galago alleni*) n'absorbent que 10 à 25 % d'Insectes, et l'on constate chez les deux autres espèces (*Galago demidovii* et *Arctocebus calabarensis*) une orientation différente du régime, la dernière se nourrissant surtout de chenilles et d'insectes réputés inestimables (voir paragraphe II-3).

Les préférences alimentaires sont donc déterminées par la disponibilité des proies, et par l'aptitude de chaque espèce de Prosimien à les découvrir et à les capturer: *Arctocebus calabarensis* mange de préférence des sauterelles ou des grillons;

mais dans son milieu naturel, il se nourrit d'insectes répulsifs (de faible valeur nutritive, d'après les résultats de nos analyses figurant en appendice) pour la simple raison qu'il n'est pas capable de trouver et de capturer des proies plus "comestibles".

Des tests peuvent permettre de déterminer les types de proies dont l'effet répulsif persiste vis à vis d'un animal quand aucune autre nourriture n'est disponible. Une récente étude expérimentale de BERNARDI et CHARLES-DOMINIQUE (en préparation) a été menée sur les Lorisidés nocturnes mentionnés ci-dessus, en utilisant comme proies les nombreux Lépidoptères qui vivent dans leur milieu naturel, la forêt dense du Gabon. Les papillons les plus comestibles (mangés par toutes les espèces de Lorisidés) sont plus ou moins homochromes du milieu ou possèdent d'autres systèmes de camouflage. De nombreuses espèces d'Attacidés, moyennement comestibles, ont sur leurs ailes inférieures des ocelles qui rappellent l'aspect de deux gros yeux et peuvent éventuellement effrayer un prédateur. Les Lépidoptères les moins comestibles ne sont pas cryptiques, et présentent même souvent des couleurs vives et contrastées signalant leur mauvais goût à d'éventuels prédateurs. Certaines de ces proies répulsives peuvent être mangées par *Perodicticus potto* et *Arctocebus calabarensis*. Cependant, les différentes espèces de *Galago* ne tentent jamais une seconde expérience après un premier essai leur ayant permis de constater le mauvais goût d'une proie répulsive ou à poils urticants. La stimulation du goût qui n'est certainement pas identique chez les différentes espèces de Prosimiens peut déclencher des réponses différentes. *Perodicticus* et *Arctocebus* ont un éventail de choix plus large incluant les espèces les moins comestibles. Ils peuvent donc consommer ces proies, qui, délaissées par les autres espèces, sont généralement disponibles en grande quantité. Le mécanisme de sélection alimentaire de *Loris* (voir ci-dessous) est tout à fait similaire.

Une partie de notre étude de terrain sur *Loris tardigradus* au Sri Lanka (Fig. 1) fut consacrée à des tests alimentaires sur un plus grand ensemble de proies potentielles (PETER et HLADIK, 1970). Les résultats obtenus (Volume II-I-1) concordent

avec les expériences précédentes de STILL (1905) et PHILIPS (1931) qui montrèrent que *Loris* pouvait se nourrir de types d'invertébrés habituellement délaissés par les autres prédateurs (Oiseaux et Singes) habitant la même forêt. Par exemple, les Homoptères Réduvidés qui possèdent des ailes vert-bronze brillantes constituant un signal sémantique contre d'éventuels prédateurs, ainsi que le papillon très commun *Euploea core* (délaissé par les oiseaux insectivores), étaient mangés, avec "répugnance" toutefois par *Loris tardigradus*. Ces tests montrent quels sont les types de proies les moins comestibles que le Loris peut effectivement consommer; mais en aucun cas on ne pourrait en déduire ce qui est réellement mangé dans la Nature. Les résultats expliquent néanmoins le mécanisme de spécialisation du comportement alimentaire, qui est semblable chez *Arctocebus calabarensis* et *Loris tardigradus*.

Nous avons obtenu par ailleurs des résultats positifs à partir de tests de choix alimentaires après une étude de deux ans menée dans notre animalerie de Brunoy (PETTER-ROUSSEAU et HLADIK, en préparation). Cinq espèces de Lémuriens nocturnes sympatriques de la forêt de la côte Ouest à Madagascar (*Cheirogaleus medius*, *Microcebus murinus*, *Microcebus coquereli*, *Phaner furcifer* et *Lepilemur ruficaudatus*) avaient au cours de cette expérience un libre accès à la nourriture : un lot d'aliments variés était placé dans chaque cage contenant un ou plusieurs animaux de la même espèce. Nous avons calculé le poids des différents aliments ingérés en corrigeant la perte de poids due à l'évaporation calculée sur des échantillons témoins laissés à l'extérieur de la cage. Le but principal de cette expérience était d'obtenir des données sur les cycles physiologiques, mais les résultats concernant les choix alimentaires préférentiels (Tableau I) ont nettement montré des différences entre les régimes qui doivent se retrouver dans le régime alimentaire naturel de ces différentes espèces (voir paragraphe II-4). Parmi ces cinq espèces malgaches, *Cheirogaleus medius* est le plus frugivore, *Microcebus murinus* le plus insectivore et *Lepilemur ruficaudatus* le plus folivore.



Figure 1 - *Loris tardigradus* acceptant un Coléoptère Cetoniidae au cours d'expériences sur les choix alimentaires réalisées sur le terrain avec les proies potentielles de la forêt semi-décidue au Sri Lanka. (Photo C.M.H. 510-P).

TABLEAU I

Proportions relatives des différents types d'aliments ingérés au cours d'une année par cinq espèces de Prosimiens nocturnes en provenance de la forêt de Madagascar (d'après PETER-ROUSSEAU et HLADIK, en préparation). A l'exception des Insectes, les différentes catégories d'aliments étaient disponibles *ad libitum*.

	<i>Microcebus coquereli</i>	<i>Phaner furcifer</i>	<i>Cheirogaleus medius</i>	<i>Microcebus murinus</i>	<i>Lepilemur muficaudatus</i>
Feuilles de laitue et de saule	0	0	0	0	39.9
Pomme et Poire	22.2	15.7	4.9	2.5	38.3
Concombre et autres fruits verts	1.2	1.2	1.9	2.9	1.1
Banane	42.8	40.0	76.9	48.2	0.2
Mélange de lait et de farine	11.6	15.7	7.6	12.3	7.2
Gâteau pour Lémuriens type G 3	21.5	26.5	8.6	31.4	12.9
Viande et Insectes	0.7	0.9	0.1	2.7	0.4
Total poids frais	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

En utilisant les mêmes types de tests sur les choix alimentaires, KING (1974) a trouvé une légère différence entre les régimes de *Lemur macaco* et de *Lemur mongoz* : cette différence pourrait éventuellement se retrouver dans les régimes naturels.

En conclusion, les tests alimentaires pratiqués en captivité ne reflètent pas directement le régime naturel. Ils peuvent aider à expliquer certains mécanismes de la sélection des aliments, à conditions d'utiliser les types d'aliments potentiels qui existent dans le milieu d'origine. Les tests pratiqués à partir d'une alimentation artificielle tels que ceux dont les résultats figurent au Tableau I montrent qu'il existe des différences entre espèces indépendantes des traditions sociales et des habitudes acquises puisque les échantillons d'aliments utilisés n'ont jamais été rencontré dans la nature par les animaux testés. Ces différences seraient liées à la perception des stimulations autant qu'à des adaptations physiologiques plus complexes (voir discussion sur la "flexibilité", IV).

I.3 - Les observations de terrain

Au cours de ces quinze dernières années, les observations sur les Primates sauvages ont été plus nombreuses qu'au cours de toute l'histoire qui précède. Le travail de terrain sur les Prosimiens a été particulièrement intensifiée tout récemment (DOYLE et MARTIN, 1974). Néanmoins, si l'on considère la faible quantité de données sur le régime alimentaire naturel, il semblerait que l'étude de ce comportement ait suscité moins d'intérêt chez les scientifiques que les autres aspects de la socio-écologie des Prosimiens. En fait, les observations quantitatives sur le comportement alimentaire sont généralement difficiles à effectuer en forêt et il est souvent nécessaire d'utiliser des méthodes indirectes s'appliquant à l'étude des Prosimiens diurnes et nocturnes.

L'étude du régime alimentaire des Prosimiens diurnes

Il semble surprenant que la méthode la plus simple, par observation visuelle directe, n'ait été que rarement employée pour des études quantitatives du régime alimentaire naturel en suivant un animal tout au long de la journée, et en comptant le nombre de fruits et feuilles qu'il ingère. Des échantillons de chaque type d'aliment doivent être ensuite prélevés afin de permettre le calcul du poids total consommé par l'animal. Nous avons utilisé cette méthode sur différentes espèces de Primates (HLADIK et HLADIK, 1969; 1972; HLADIK, 1973; 1975; voir volume II) ainsi que, plus récemment, IWAMOTO (1974, a et b) sur les Macaques japonais et sur le Gelada. On ne saurait établir une comparaison entre les régimes alimentaires des différentes espèces de Primates à partir de la liste des noms latins des plantes consommées, même si l'on en connaît les quantités ingérées. Il est indispensable de procéder à une analyse plus poussée des échantillons alimentaires collectés (HLADIK et HLADIK, 1971, voir volume II, p. 195, HLADIK, 1976-c), qui seule permettra le calcul de la composition moyenne des régimes alimentaires. On peut établir ainsi des comparaisons entre espèces qui, complétées par des études de laboratoire du type de celles que nous avons présentées dans la section I-2, peuvent expliquer bien des mécanismes d'adaptation.

Dans la plupart des études de terrain récemment publiées concernant des Prosimiens diurnes, le temps passé à la recherche ou à la prise de nourriture a été utilisé comme critère de mesure du comportement alimentaire. RICHARD (1973), par l'observation directe, a suivi un Propithèque et noté le temps qu'il passait à se nourrir de différentes sortes d'aliments, tandis que SUSSMAN (1972) a obtenu une mesure indirecte de ce temps sur des Lémurs, en observant périodiquement "l'activité ponctuelle". Le temps passé à se nourrir ne peut être considéré comme homologue du régime alimentaire; c'est pourquoi SUSSMAN et RICHARD (1974) n'ont utilisé cette mesure que dans le but de

comparer plusieurs espèces en fonction des temps de collecte et des comportements alimentaires. Une discussion détaillée sur la corrélation existant entre le temps passé à la prise d'aliments et le régime alimentaire (HLADIK, 1977-b, voir Volume II, p. 311) a mis en évidence le fait qu'une comparaison entre les régimes alimentaires des espèces frugivores est généralement peu significative lorsqu'elle est basée sur le temps d'alimentation; par contre, la comparaison s'avère possible entre les espèces se nourrissant de feuillages ou d'autres aliments de structures homogène. Les études mentionnées ci-dessus, de même que les descriptions de JOLLY (1966) qui a comparé le comportement alimentaire des espèces de Lémurs utilisant ces types d'aliments à structure homogène, donnent probablement une image assez exacte des régimes alimentaires.

La végétation est l'obstacle principal à l'observation directe, et l'étude continue du comportement alimentaire d'un animal est particulièrement difficile en forêt dense. Compte tenu de cette difficulté, on ne peut guère espérer obtenir des données plus précises sur le régime alimentaire de *Indri indri* que celles de POLLOCK (1975; 1976) qui a effectué 3000 observations ponctuelles et a tenté de compléter ses données quantitatives par l'analyse des matières fécales. La méthode consistant à collecter davantage de données en tirant des animaux au fusil pour obtenir des contenus stomacaux ne peut raisonnablement être envisagée à Madagascar car beaucoup de Prosimiens diurnes sont des espèces rares menacées d'extinction.

Par contre, dans certaines régions privilégiées où les conditions de visibilité sont excellentes, telles la forêt décidue du Sud de Madagascar, une étude quantitative sur le régime alimentaire des espèces de Lémurs les moins farouches, à partir d'observations directes, pourrait donner un complément très précieux aux travaux de JOLLY (1966), SUSSMAN (1972; 1974), RICHARD (1973; 1974), BUDNITZ et DAINIS (1975). En complétant ces données par une analyse chimique des différents aliments ingérés au cours du cycle annuel, les résultats obtenus pourraient constituer la base des recherches futures sur les différences physiologiques interspécifiques.

L'étude du régime alimentaires des Prosimiens nocturnes

La nuit, l'observation directe nécessite des conditions encore plus exceptionnelles que de jour, pour obtenir une mesure précise de la nourriture ingérée. Les conditions uniques de visibilité que nous avons trouvées dans le "Bush" de Madagascar nous ont permis de recueillir des informations quantitatives sur le régime alimentaire de *Lepilemur leucopus* (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971, Volume II, p. 25). Au cours de cette étude, nous avons tout d'abord mesuré les quantités de nourriture ingérée par des Lépilémons captifs, auxquels nous avons offert les mêmes espèces végétales que celles absorbées dans la nature. Quand ces animaux "brouaient" les feuilles, ils ingéraient un poids relativement constant de nourriture, pendant l'unité de temps. Ces conditions très particulières nous ont permis d'effectuer sur le terrain une mesure des quantités ingérées basée uniquement sur l'enregistrement des durées de prise de nourriture.

Une méthode indirecte doit généralement être employée pour obtenir les mesures de nourriture ingérée par les espèces nocturnes. Il faut donc, soit piéger les animaux, soit abattre au fusil. Pour les espèces qui ne font pas l'objet d'une protection intégrale, tels les Lémuriens d'Afrique continentale, l'analyse des contenus stomacaux a donné des résultats très précieux. CHARLES-DOMINIQUE (1966; 1971; 1974-a, 1977) a travaillé dans la forêt dense du Gabon aux environs de la Station C.N.R.S. de Makokou où les Lémuriens ne sont pas chassés par la population locale (en raison de leur petite taille par rapport aux autres gibiers disponibles). Les 174 spécimens prélevés en trois ans dans un rayon de 40 km autour de Makokou ne représentent qu'une petite fraction de la population de Lémuriens (moins de 1/1000). Cette méthode peut donc être pratiquée sans danger pour la conservation des espèces de Lémuriens, à condition toutefois d'en user avec modération, et sur de vastes étendues de forêt.

L'analyse des différentes fractions des contenus stomacaux est généralement limitée à une description d'ensemble des principales classes d'aliments (feuilles, fruits, insectes, etc...). S'il est possible d'obtenir une identification plus précise des espèces d'invertébrés ingérés grâce aux restes de chitine, par contre, la pulpe de beaucoup d'espèces de fruits quand le noyau n'a pas été avalé, ne possède aucun caractère spécifique évident permettant une identification. Les parties juteuses, qui représentent probablement une proportion très importante du régime alimentaire de certaines espèces, ne sont absolument pas prises en compte dans ce type de description qui est néanmoins la seule source d'information quantitative sur le régime alimentaire, lorsque l'observation directe est impossible.

Non seulement le contenu stomacal, mais la totalité du tractus digestif des spécimens abattus nécessite un examen minutieux. On peut en effet y trouver des graines ou autres parties solides fournissant des informations supplémentaires sur la nourriture ingérée. Un exemple remarquable de la nécessité de cette approche systématique a été donné par CHARLES-DOMINIQUE (1971; 1974-a) : dans les contenus stomacaux de *Galago elegantulus* et de *Perodicticus potto*, il n'y a généralement aucune trace des gommes ingérées qui passent très rapidement dans le caecum (surtout chez *G. elegantulus*). Il semble que les gommes ne séjournent que quelques minutes dans l'estomac, alors que les autres aliments (fruits et insectes) y restent beaucoup plus longtemps et sont donc retrouvés dans les contenus stomacaux. Ainsi dans ces cas particuliers, le régime alimentaire a été calculé à partir du poids du contenu caecal, ajouté au poids du contenu stomacal.

Chez les Lémuriens nocturnes de Madagascar, espèces entièrement protégées, nous comparons actuellement les informations quantitatives sur le régime alimentaire en analysant les fèces (HLADIK, CHARLES-DOMINIQUE et PETTER, en préparation). Au cours de l'étude de terrain menée sur la côte Ouest (PETTER, 1977), tous les Lémuriens nocturnes ont été piégés, marqués et préparés pour être suivis par radio-tracking. Avant de relâcher

les animaux, nous avons prélevé les premières fèces (les suivantes auraient contenu les fruits utilisés comme appât). Les restes identifiés dans ces fèces représentent une partie de ce qui a été ingéré, évidemment plus petite que la fraction identifiable dans le contenu stomacal. Par exemple, le régime alimentaire de *Microcebus coquereli* inclut de grandes quantités du liquide sucré que secrètent les Homoptères (voir section II-4) que nous n'aurions jamais pu détecter si le comportement de ces Prosimiens n'avait pas été suivi par observation directe.

Les données sur le régime alimentaire, obtenues à partir d'observations directes manquent souvent de précision et doivent être vérifiées par différentes méthodes. Le régime alimentaire est fonction de la nourriture disponible dans l'environnement et les variations locales peuvent être assez importantes en ce qui concerne la répartition des végétaux. La composition de la nourriture ingérée est en fait un meilleur critère sur lequel on peut établir une comparaison interspécifique.

I.4 - Techniques pour la collecte et la préparation des échantillons alimentaires.

La composition des aliments dont se nourrissent les Primates est généralement inconnue. Le primatologue désireux d'étudier le régime alimentaire doit effectuer des prélèvements d'échantillons d'aliments, et les conserver dans des conditions permettant leur analyse ultérieure. Selon les méthodes de fixation et de préservation, différentes fractions seront conservées et analysables par la suite (HLADIK, 1977-c). Les méthodes et leur usage pratique ont donc été résumés afin de normaliser les techniques sur le plan international (voir Annexe II).

Le problème le plus difficile en ce qui concerne la collecte d'échantillons alimentaires provenant d'arbres est bien souvent de les atteindre. Nous avons utilisé un échenilloir (fig. 2) monté sur une perche de bambou qui constitue l'un des matériaux les moins fragiles pour cet usage. Composée de tronçons attachés ensemble à l'aide d'un tenon, une perche de 15 m nous a permis



Figure 2 - Collecte d'échantillons alimentaires dans la forêt du Gabon à l'aide d'un échenilloir monté sur une série de bambous emboîtés.

de collecter directement sur la plupart des arbres de la forêt décidue du Sri Lanka (voir Volume II p. 238, HLADIK, 1977-b). En ce qui concerne la collecte d'échantillons sur les grands arbres de la forêt dense humide sempervirente, il est indispensable de compléter cet équipement par une "plate-forme d'escalade". Pour notre étude de terrain au Gabon (Volume II, p. 358), nous avons utilisé un modèle très sûr de plate-forme (vendue par "Forestry Suppliers, Inc.", Jackson, Miss. USA) qui nous a permis de monter à 30 m de hauteur le long des troncs lisses, sans aucun entrainement particulier et de collecter les échantillons depuis cette position élevée. Les échantillons de fruits et feuilles doivent être prélevés en assez grande quantité (au moins 200 g en poids frais) et transportés en sac plastique afin d'éviter une perte en eau avant la pesée et la fixation.

Sur le terrain, la dessiccation est le moyen le plus pratique pour conserver les échantillons alimentaires. Cette opération doit être pratiquée le plus rapidement possible, sans surchauffer les échantillons (pas plus de 60° à 80°C), ce qui risquerait de les endommager. Nous présentons sur la Figure 3 deux types de dessiccateurs: une boîte percée de tuyaux qui permettent à l'air de circuler, chauffée par une lampe à pétrole (A), avec un cylindre de toile qui force le passage de l'air chaud autour de la boîte. Les échantillons botaniques nécessaires à l'identification des échantillons alimentaires peuvent être ainsi séchés en même temps. Les échantillons d'aliments sont placés dans des sacs en papier non glacé, avec indication du poids et autres références. Après la dessiccation (obtention d'un poids constant des échantillons) les sacs en papiers sont conservés dans des sacs en plastique soudés.

La plupart des opérations standards d'analyse (dosage des minéraux, protides, lipides, glucides totaux et cellulose) peuvent être effectués sur les échantillons alimentaires secs. Pour des recherches analytiques plus poussées, il faut utiliser un autre type de préparation comme la fixation par l'alcool éthylique chaud: l'échantillon est alors découpé en petits morceaux (2 mm d'épaisseur) et maintenu pendant environ 10 mn dans de l'alcool éthylique (96°) bouillant dans

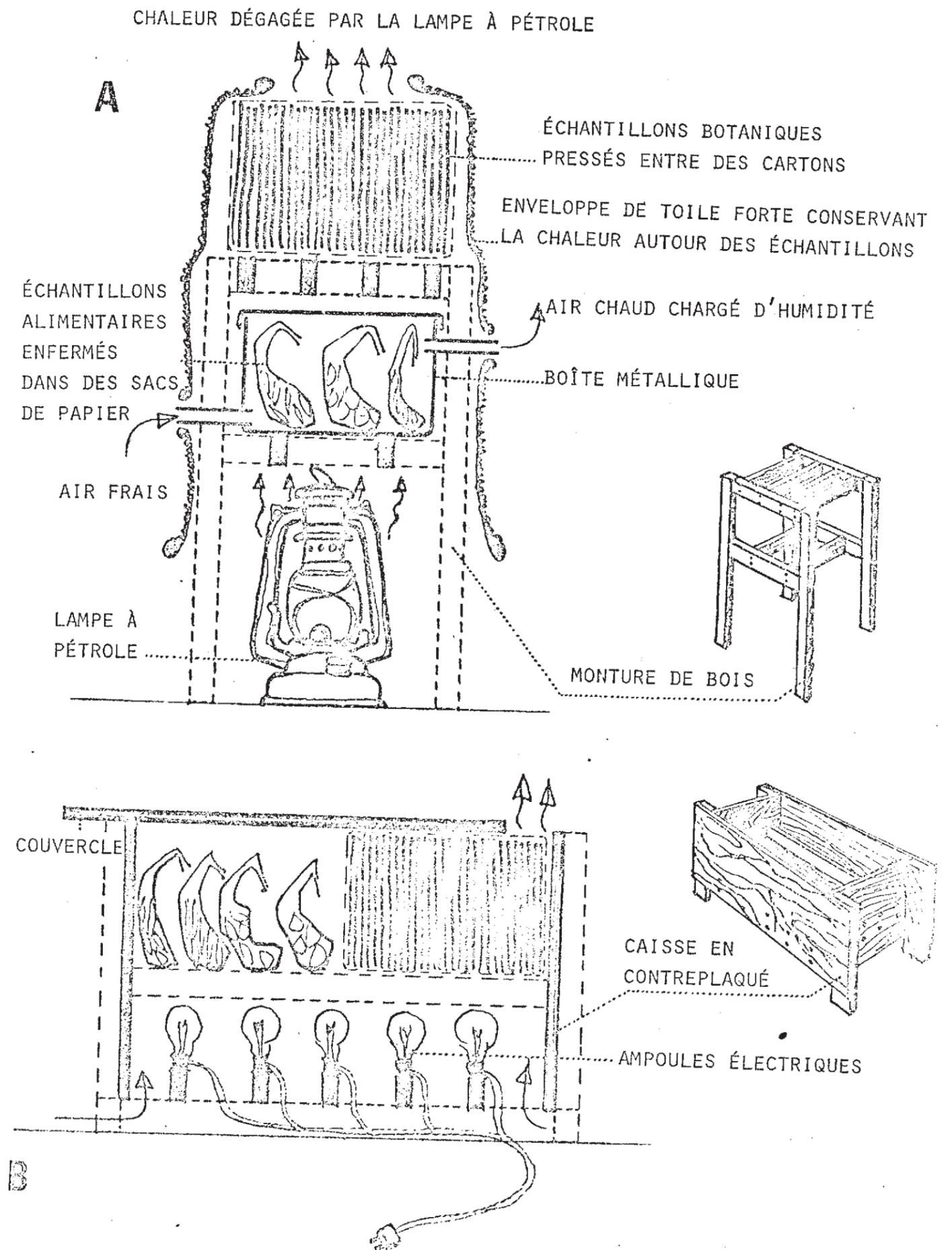


Figure 3.- Modèles de dessiccateurs pour échantillons alimentaires. A - Modèle de terrain

un récipient muni d'un réfrigérant à reflux. On peut conserver ces échantillons dans leur solution alcoolique en flacons plastiques. Cette préparation est la meilleure pour arrêter toutes les réactions enzymatiques, ce qui permet de doser par la suite les sucres solubles, amino-acides et les lipides. La conservation à basse température (en dessous de -30°C) pourrait également permettre tous ces types d'analyse, mais la méthode n'est guère pratique sur le terrain.

II - LA SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE DES PROSIMIENS EN FONCTION DES CONDITIONS DU MILIEU FORESTIER.

II.1 - Les possibilités de spécialisation alimentaire compatibles avec les données morphologiques de base

L'émergence de plusieurs caractères morphologiques apparaît comme le résultat de la pression sélective exercée par le nombre limité et la quantité des ressources alimentaires disponibles dans les différents milieux. Réciproquement, les possibilités d'adaptation des Prosimiens à différents régimes alimentaires sont limitées lorsqu'ils ont acquis certains caractères particulier, par exemple, une grande taille corporelle.

Relations entre la taille corporelle et le régime alimentaire.

La composition des substances les plus communes consommées par les Primates dans la nature est très variable (voir Annexe I), mais cette variabilité a ses limites propres dans chacune des grandes catégories d'aliments (Insectes, fruits, gommes, feuillages). Les plus petites formes de Lémuriens (0,06 à 0,2 kg) consomment des insectes ou autres petits invertébrés comme nourriture principale. Un tel régime alimentaire, incluant un maximum de protéines et de matières grasses, leur procure un maximum d'énergie (nécessaire aux petites formes de Mammifères). Si l'on considère les espèces de poids supérieur (0,2 à 0,5 kg) la quantité maximale d'insectes qu'ils peuvent consommer est approxima-

tivement constante dans un milieu donné, puisque les possibilités de trouver des proies pendant une journée (ou une nuit pour les formes nocturnes) sont presque identiques pour les différentes espèces, ainsi que l'ont montré HLADIK et HLADIK, 1969 (voir Volume II, page 174) et CHARLES-DOMINIQUE, 1971. Ces espèces doivent utiliser d'autres ressources alimentaires comme les gommes et les fruits, pour trouver un complément d'énergie dans les glucides, et la proportion de fruits doit être d'autant plus grande que la taille de l'espèce augmente.

La plupart des espèces de Prosimiens de forte taille (0,5 à 2 kg) utilisent les fruits comme alimentation de base où ils trouvent suffisamment d'énergie grâce aux glucides. La quantité d'insectes qu'ils consomment est relativement faible par rapport à leur poids, mais cette nourriture animale est nécessaire à l'équilibre de la ration protéique. A vrai dire, les fruits ne procurent guère plus de 5 % de protéines (en poids sec) ce qui n'est pas suffisant pour compenser la perte en azote des plus gros animaux (3 à 10 kg). Le régime alimentaire de ces espèces de grande taille doit inclure des bourgeons et des repousses de feuillages, ressources abondantes et riches en protéines. Les mêmes causes écologiques déterminent les mêmes relations entre les régimes alimentaires et la taille corporelle des Primates Simiens (voir en deuxième et troisième parties du présent volume).

Certains grands Lémuriens comme *Indri indri* utilisent les feuilles comme alimentation de base (POLLOCK, 1977); les fruits n'entrent que comme complément glucidique dans leur régime alimentaire. Pour ces espèces folivores, les Insectes ne seraient absolument pas nécessaires comme complément en protéines et leur recherche, pour un gain relativement faible nécessiterait une trop grosse dépense d'énergie.

La main des Prosimiens et ses possibilités de préhension.

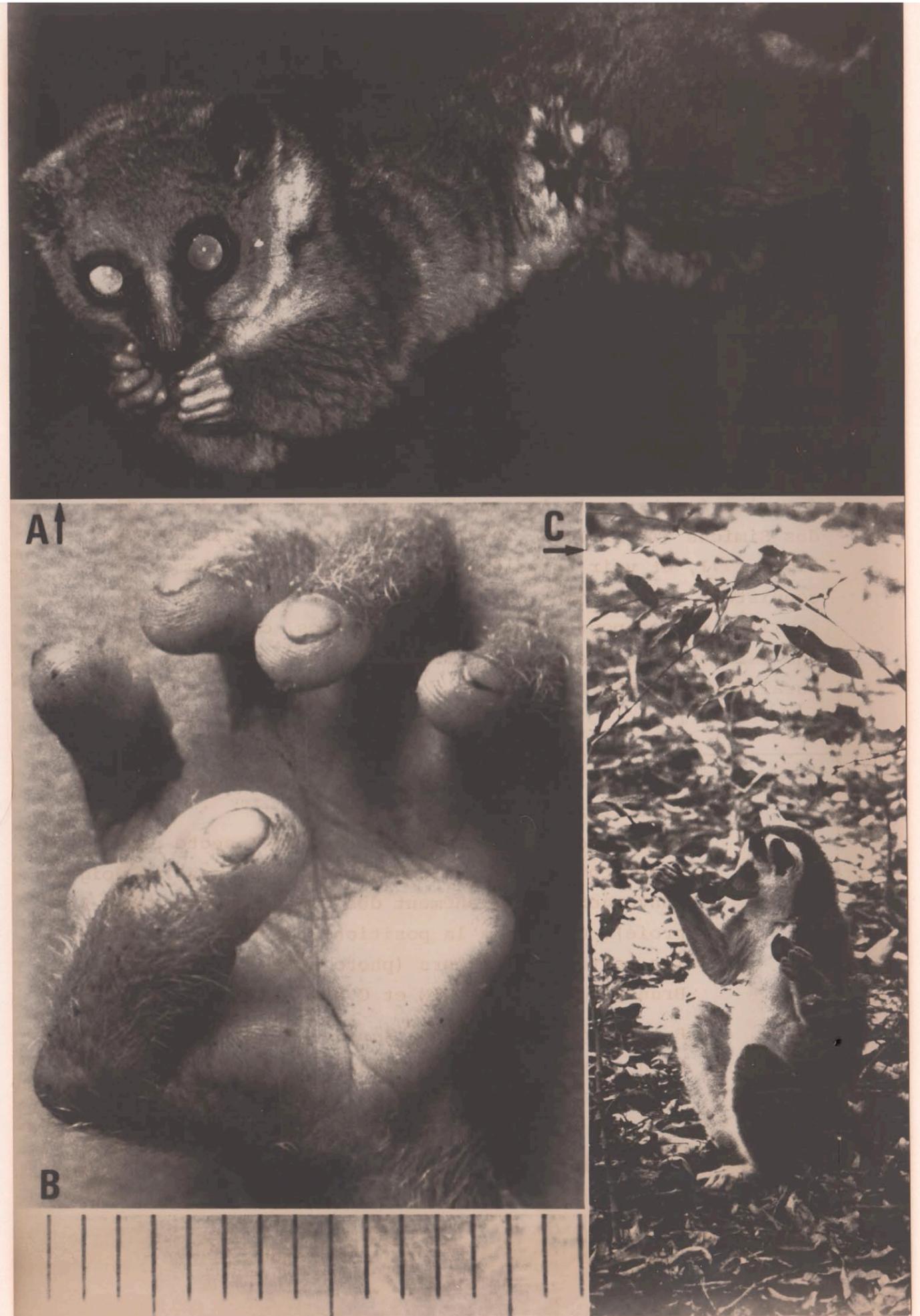
La conclusion du paragraphe précédent ne s'applique pas précisément aux Prosimiens diurnes dont le poids varie de 2 à 4 kg. Ces espèces se nourrissent principalement de fruits et feuillages (voir section II.5), alors qu'elles pourraient consommer des Insectes, au moins en petite quantité et de façon "rentable", tout comme les Simiens pesant entre 2 et 4 kg (voir deuxième partie). Un régime alimentaire incluant aussi bien des insectes que des feuilles permet en effet de compléter la faible quantité de protéines contenues dans les fruits; mais les techniques de recherche des proies des Simiens (THORINGTON, 1967; HLADIK, 1967, 1972; GAUTIER-HION, 1971, et voir troisième partie du présent volume) consistent généralement en manipulations d'écorces et de feuilles mortes pour découvrir les insectes, ce qui nécessite une main très perfectionnée, ainsi qu'une vision qui a évolué parallèlement (PARIENTE, 1976).

Figure 4 - Mouvements de main des Prosimiens pendant la prise de nourriture:

A. *Microcebus murinus* capturant un Insecte par un mouvement stéréotypé des deux mains (tous les doigts convergent simultanément dès que la paume touche la proie). On notera la position du corps suspendu par les pattes postérieures (photo prise à l'animalerie de Brunoy par R.D. MARTIN et C.M. HLADIK).

B. Main gauche de *Loris tardigradus* montrant la position convergente de tous les doigts (photo prise au Sri Lanka par C.M. HLADIK et J.J. PETTER).

C. *Lemur catta* manipulant les gousses de Tamarinier, *Tamarindus indica*, par un geste "en crochet" de la main afin de presser l'objet contre le coussinet palmaire proximal (photo prise à Madagascar par A. SCHILLING).



La main du Prosimien, qui manque de mobilité (tous les doigts pressent simultanément un objet contre l'un des coussinets palmaires, BISHOP, 1964) ne permet pas des manipulations aussi complexes. Par conséquent, les Prosimiens n'ont pu développer les techniques de recherche et de capture d'Invertébrés des Primates supérieurs, et la stratégie alimentaire incluant les feuilles comme source de protéines pour compléter le régime frugivore a été adoptée par les espèces de taille relativement petite. Ainsi que l'a suggéré CHARLES-DOMINIQUE (1975, 1977-a), l'évolution de la main des Prosimiens a divergé précocément de celle des Simiens: sa forme et sa structure permet aux Prosimiens la capture d'insectes en fuite par un mouvement stéréotypé très efficace; mais cette "stratégie", valable pour les espèces nocturnes, n'aurait pu être utilisée de jour à cause de la compétition avec les Oiseaux diurnes chassant efficacement les petites proies mobiles. Cette technique de capture est donc utilisée par les petites formes d'animalivores primitifs (Figure 4, A et B); mais pour les espèces de Lémurs de plus grande taille (Figure 4, C), la manipulation des aliments se limite à un geste d'accrochage. En dépit d'une petite différence dans la position des doigts quand ils manipulent un objet, les Lémuridés, si on les entraîne artificiellement à se nourrir d'Insectes, exécutent un mouvement stéréotypé ressemblant à celui des petites espèces d'animalivores (Galaginae et Cheirogalinae). Ce type de mouvement a été observé chez *Lemur fulvus* et *Lemur mongoz* (CHARLES-DOMINIQUE, 1975).

La denture et le tractus digestif des Prosimiens

Une récente étude d'ensemble sur la forme des dents des Primates comparée à celle des autres Mammifères (KAY et HYLANDER, 1977) a mis en évidence la différence de fonction existant entre les dents antérieures et les dents jugales. Les incisives, canines et prémolaires sont utilisées pour saisir, manipuler et séparer les aliments au moment de la prise, alors que la fonction essentielle des prémolaires est la mastication.

Les espèces qui se nourrissent d'aliments nécessitant d'être déchiquetés (comme les feuillages) doivent posséder des molaires à cuspides acérées. Dans les différents groupes taxonomiques, plusieurs types de cuspides se sont développés, mais dans tous les cas, la partie postérieure de la mâchoire est très développée. A l'inverse, l'extension de la partie antérieure de la mâchoire constitue une adaptation aux régimes alimentaires frugivores-insectivores.

Une structure dentaire très particulière existe aussi bien chez les Lorisiformes Afro-asiatiques que chez les Lémuriens malgaches: les deux canines et quatre incisives de la mâchoire inférieure sont "styliforme" et presque horizontales, forment ensemble un "outil" fréquemment appelé "peigne dentaire" à cause de l'utilisation qu'en font les Lémuriens pour se "peigner" la fourrure (BUETTNER-JANUSCH et ANDREW, 1962). Le terme "tooth scraper" (MARTIN, 1972,b) illustre beaucoup plus précisément son adaptation fonctionnelle pour les espèces actuelles et particulièrement pour celles qui se nourrissent de grosses quantités de gomme et (ou) de sève, comme *Galago elegantulus* et *Phaner furcifer* (voir sections II.3 et II.4); MARTIN après WALKER (1969) suggère que ce "tooth scraper" s'est différencié à l'époque pré-Miocène en Afrique. Lorisiformes et Lémuriformes pourraient donc avoir un ancêtre commun pour qui les gommes auraient été la base vitale de l'alimentation. Cet outil dentaire est très employé par les genres *Cheirogaleus*, *Microcebus* et *Galago* car il leur permet de racler l'intérieur de petites fissures d'écorces où des gommes sont secrétées et d'en recueillir ainsi la plus grande quantité possible. Le solide "peigne dentaire" de *Propithecus*, formé seulement de quatre dents très larges, lui permet de manger l'écorce et le cambium des espèces ligneuses (RICHARD, 1974).

La denture antérieure chez *Hapalemur* et chez *Lepilemur* est encore plus spécialisée, et leurs incisives supérieures sont très réduites (entièrement absentes chez le Lépilemur adulte) ceci étant lié à leur habitude de brouter des feuillages.

L'évolution de la formule dentaire des Prosimiens depuis le type ancestral Lémur/Loris ($\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$) présent chez les Lorisidae et les Cheirogaleidae, jusqu'aux Indriidés ($\frac{2.1.2.3.}{2.0.2.3.}$) et Daubentoniidae ($\frac{1.0.1.3.}{1.0.0.3.}$) a été discuté par MARTIN (1972-b) ainsi que par PETTER et PETTER-ROUSSEAU (1977).

On ne pourrait s'attendre à ce que ces caractères dentaires puissent changer rapidement avec le régime alimentaire des espèces de Prosimiens actuelles. Par contre, les proportions des différents segments du tractus digestif peuvent s'adapter rapidement à un régime artificiel (HLADIK, 1967) et autorisent (ou suivent) dans certains cas une assez grande "flexibilité" (voir section IV.1).

Les espèces se nourrissant de gommages ont un grand caecum, alors que les espèces folivores possèdent soit un très grand caecum soit un côlon développé, ou bien les deux. Inversement, les espèces animalivores possèdent le plus petit intestin.

Chez les différents groupes taxonomiques de Prosimiens il faut donc considérer ces adaptations structurales au régime alimentaire soit comme des limites aux variations possibles du régime alimentaire chez les espèces les plus spécialisées, soit comme un outil d'adaptation pour gagner la compétition avec les autres espèces dans une niche écologique donnée.

II.2.- La niche écologique des Prosimiens

Le concept de niche écologique se rapporte aux adaptations structurales, ainsi qu'aux réponses physiologiques et comportementales d'une espèce à l'intérieur de sa communauté et de son écosystème. Biologiquement parlant, la niche écologique pourrait être présentée comme la "profession" d'une espèce donnée (ODUM et ODUM, 1959) et être presque entièrement déterminée en fonction de la spécialisation alimentaire (consommateur primaire ou secondaire dans un écosystème donné). "L'adresse" de cette même espèce qui pourrait simplement correspondre à son habitat particulier, est cependant indispensable pour déterminer la niche.

Rythmes d'activité nocturne et diurne

Le principe de GAUSE, discuté par ODUM et ODUM (1959) implique que tout au long de l'histoire de l'évolution la compétition entre deux espèces, lorsqu'elle a eu lieu, a débouché sur la disparition totale d'une des espèces, ou sur son adaptation à un nouveau type de nourriture. Toutefois, les ressources alimentaires sont généralement accessibles nuit et jour et, pour un type particulier de régime, il est courant de rencontrer deux espèces différentes, l'une se nourrissant la nuit et l'autre le jour (CHARLES-DOMINIQUE, 1975; 1977-a). Le rythme d'activité peut alors agir comme un mécanisme assurant une séparation écologique: les deux espèces ont des chances égales de se procurer de la nourriture dans ce cas particulier, et aucun facteur sélectif ne peut favoriser l'une par rapport à l'autre.

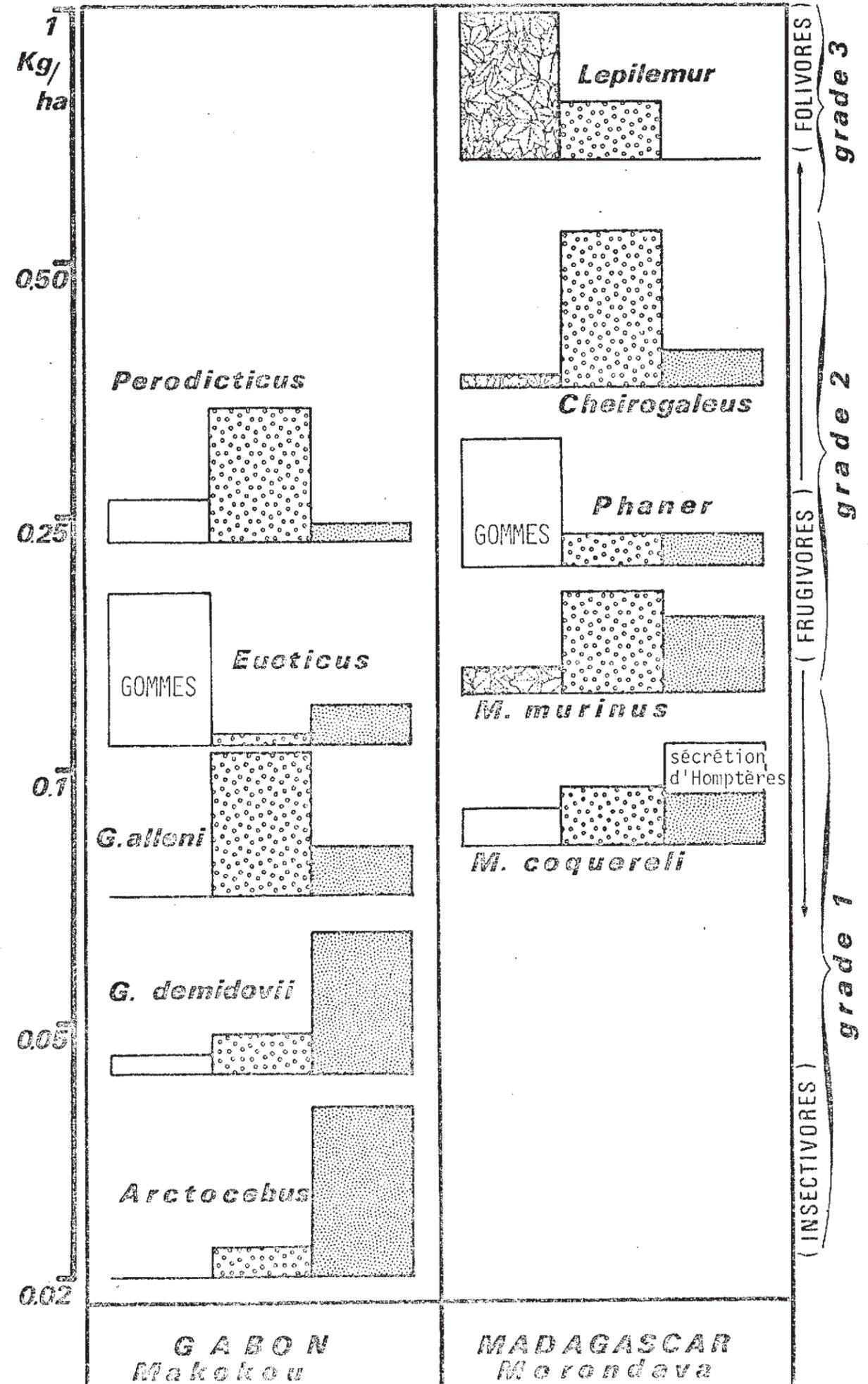
Il est certain que si les premiers Prosimiens avaient eu le même rythme d'activité que les nombreuses espèces d'Oiseaux diurnes consommateurs d'Insectes et de fruits, il y aurait eu compétition entre eux. Cet argument a été présenté par CHARLES-DOMINIQUE (1975) pour démontrer que les premiers Lémuriens étaient nocturnes, de petite taille, et qu'ils se nourrissaient d'insectes, de fruits et de gommages. Plus tard, les Simiens purent pénétrer dans le "monde diurne", en Afrique et en Asie, sans entrer en compétition avec les oiseaux frugivores/Insectivores, grâce à leur technique particulière de collecte d'Invertébrés décrite ci-dessus, leur donnant accès aux proies cachées sous les écorces et les feuilles mortes. A Madagascar, les Lemuridae et les Indriidae sont passés également dans le "monde diurne" surtout grâce à leur régime alimentaire composé de graines et de gousses dures, non utilisables par les Oiseaux.

Utilisation des différents écotopes dans un milieu donné et rythmes saisonniers

Pour les différentes espèces de Prosimiens vivant dans un milieu non homogène "l'adresse" peut être aussi importante que la "profession" dans la différenciation des niches écologiques. Les deux exemples suivants illustrent la plupart des cas possibles dans lesquels plusieurs espèces de Lémuriens sympatriques se partagent les ressources du milieu forestier:

Le premier exemple se rapporte à la forêt dense du Gabon, près de Makokou, où CHARLES-DOMINIQUE (1966, 1971, 1974-a, 1977-a) a mené ses études de terrain. Nous avons représenté sur la figure 5 les régimes alimentaires des différentes espèces de Prosimiens, établies d'après les analyses des contenus stomacaux. Il apparaît nettement que toutes les espèces se nourrissent d'Insectes, et complètent leur alimentation par l'absorption de petites quantités de fruits (*Arctocebus*), ou bien par une plus grande quantité de fruits (*Perodicticus*, *Galago demidovii* et *G. alleni*) ou de gomme (*Galago elegantulus*). Ces cinq espèces utilisent les mêmes ressources alimentaires dans une assez large

Figure 5 - Comparaison des régimes alimentaires des cinq espèces de Prosimiens nocturnes de la forêt dense humide du Gabon et des cinq Prosimiens nocturnes de la forêt décidue sèche de Madagascar (Côte Ouest). Pour chaque espèce, le diététoqramme simplifié (voir le principe Volume II, pages 173, 296 et 403) montre la proportion relative de feuillages et de gommes (rectangle de gauche), de nectar, de fruits et de graines (rectangle central), d'Insectes ou d'autres proies (rectangle de droite). Les trois grades se réfèrent à la classification écologique des régimes alimentaires présentée ci-dessous. Les différentes espèces sont localisées sur une échelle logarithmique verticale d'après leur biomasse respective. Les données concernant Makokou sont celles de CHARLES-DOMINIQUE (1971-a; 1976). Les données concernant Madagascar proviennent d'un travail collectif (PETTER, CHARLES-DOMINIQUE, PAGES, PARIENTE, HLADIK) et représentent une première mise au point.



mesure, et si elles n'étaient pas séparées par d'autres différences profondes, elles entreraient probablement en compétition. L'une de ces différences a été remarquée par CHARLES-DOMINIQUE en notant les types de supports sur lesquels les animaux étaient le plus souvent observés:

Arctocebus calabarensis a été observé le plus souvent sur des petites lianes et arbrisseaux dans le sous-bois de la forêt.

Galago demidovii sur des petites lianes et dans le feuillage à grande hauteur dans la canopée.

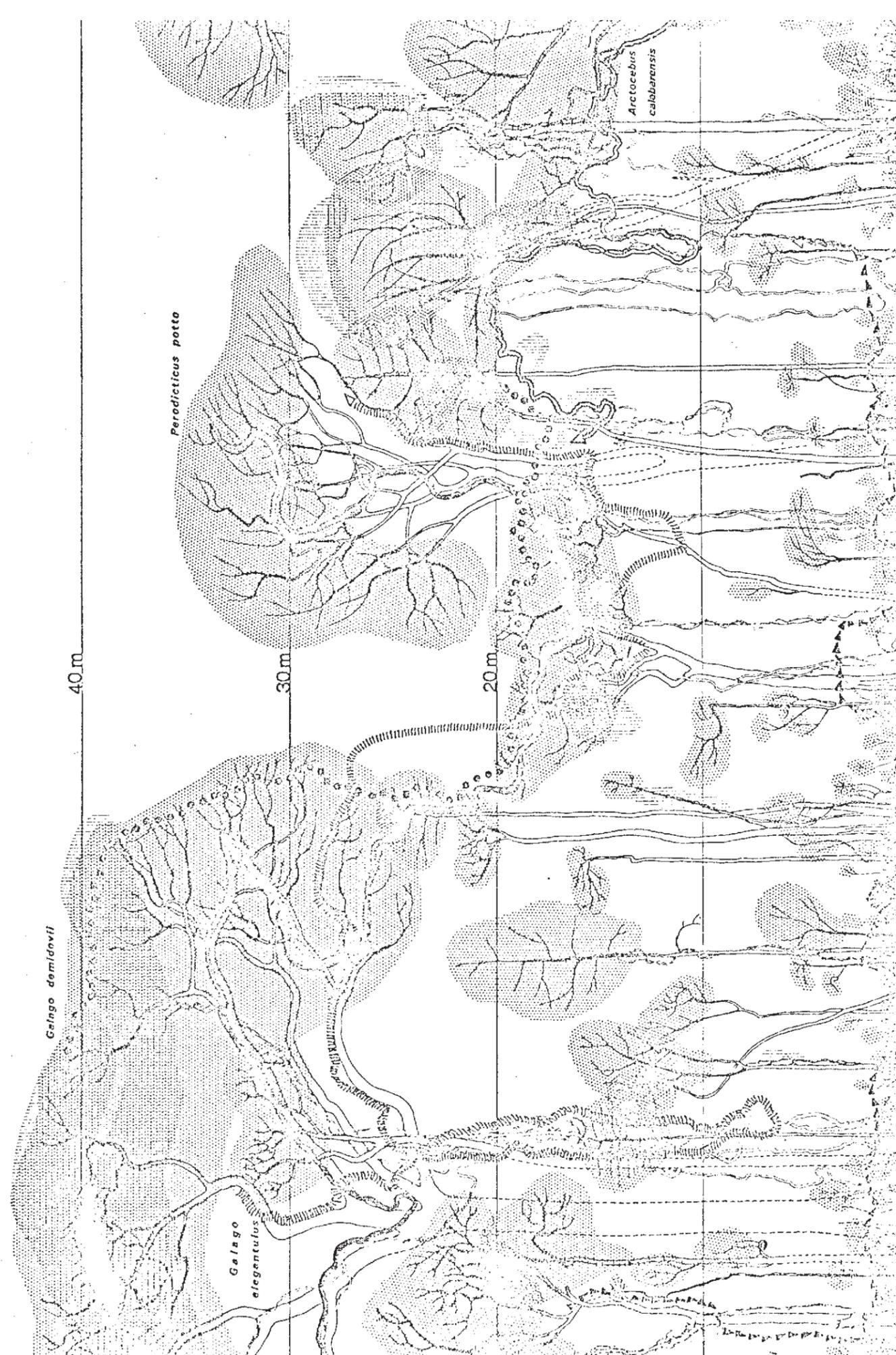
Galago alleni sur des supports verticaux (petits troncs d'arbres et départs de lianes) près du sol.

Galago elegantulus sur des grosses branches, troncs d'arbres et lianes situés aussi bien près du sol que dans la partie supérieure de la canopée

Perodicticus potto était observé sur des supports de taille variée, dans la canopée.

Figure 6 - Reconstitution des différents types d'itinéraires suivis par les Prosimiens nocturnes dans la forêt dense humide du Gabon, d'après les observations de CHARLES-DOMINIQUE (1966; 1971-a, 1977-a). L'échantillon de forêt correspond à un transect sur 5 mètres d'épaisseur (données de A. HLADIK, 1977). *Galago demidovii* passe sur les branches fines et les lianes de la canopée; *G. elegantulus* cherche les gommés le long des troncs lisses et des lianes; *G. alleni* se déplace en sautant entre les supports verticaux du sous-bois pour capturer des insectes au sol; *Perodicticus potto* utilise les grosses branches et les lianes de la canopée; *Arctocebus calabarensis* reste dans la végétation dense près des zones de chute d'arbres où les nouvelles lianes et arbustes n'excèdent guère 10 mètres.

Les itinéraires de ces cinq espèces reconstitués sur la figure 6, présentent des différences parfois très évidentes.



D'après ces observations, on constate que certaines espèces n'utilisent qu'une petite partie du milieu: *Galago alleni* par exemple, vit exclusivement près du sol de la forêt. De plus, la forêt primaire n'est absolument pas homogène, mais formée d'une "mosaïque" de secteurs à différents stades de régénération, dont 5 % seulement sont réellement "mature" (voir OLDEMAN, 1977; A. HLADIK, 1977). *Arctocebus calabarensis* vit dans des parties jeunes de la forêt (chablis) où il trouve une végétation très dense et enchevêtrée caractérisant sa niche écologique. Les trois autres espèces se partagent la canopée de la forêt; mais parmi elles, seul *Galago demidovii* utilise les petites branches et lianes dans la partie feuillue du sommet des arbres.

Etant donné qu'il existe des différences plus marquées dans les techniques de capture d'Insectes de chaque espèce (voir ci-dessous), l'absence de compétition peut découler du fait que chaque espèce de Prosimien prélève des populations d'Insectes différant soit par leur localisation, soit par leur composition faunistique.

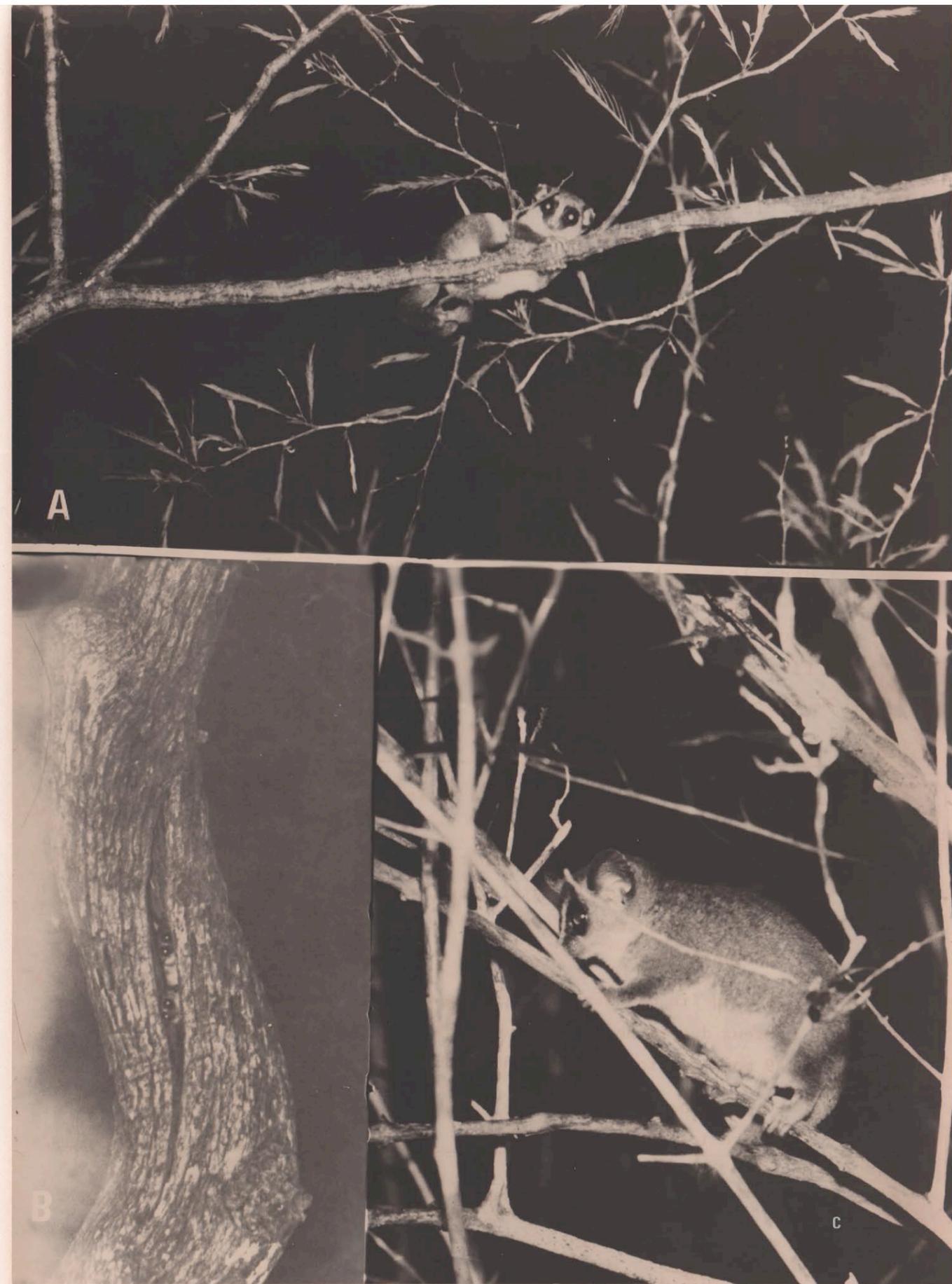
Figure 7 - Cheirogaleinae sympatriques de la forêt décidue de Madagascar (région de Morondava):

A - *Cheirogaleus medius* recherchant les Insectes dans les fleurs d'une Mimosaceae. Après piégeage, cet animal a été marqué par épilation de certaines parties de sa queue afin de pouvoir l'identifier.

B - En fin de saison sèche, les Cheirogales sont encore dans le creux des troncs où ils sont restés en hibernation pendant 7 à 9 mois (photo HLADIK et CHARLES-DOMINIQUE).

C - *Microcebus murinus* recherchant les Insectes dans le sous-bois entre les rameaux fins.

Le deuxième exemple concerne également des espèces sympatriques de Prosimiens nocturnes qui possèdent un large éventail de ressources alimentaires similaires, mais qui habitent un milieu moins hétérogène: la forêt sèche décidue de la Côte Ouest de Madagascar, près de Morondava (PETTER, 1977). Les



régimes alimentaires de ces Prosimiens ont été également figurés sur la Figure 5. Une grosse quantité d'Insectes est consommée par quatre des espèces sympatriques qui doivent probablement entrer en compétition pour cette ressource alimentaire limitée.

La caractéristique principale de la forêt de Morondava est la variation saisonnière importante de production alimentaire: pendant la longue saison sèche, qui dure environ 9 mois, tous les arbres perdent leurs feuilles; il y a donc une diminution des ressources alimentaires pour les principaux consommateurs, particulièrement pour les Insectes. A l'inverse, pendant la luxuriante saison des pluies, les feuilles repoussent rapidement et les Insectes sont abondants.

Le Cheirogale, *Cheirogaleus medius*, base son alimentation sur cet excédent de ressources alimentaires de la saison des pluies. Le reste de l'année, il hiberne à l'intérieur d'un tronc creux (figure 7, A et B). La compétition alimentaire est donc évitée grâce à une répartition dans le temps plutôt qu'une répartition dans l'espace entre les espèces. La nourriture ingérée par *Cheirogaleus medius* (lui permettant d'accumuler de la graisse dans sa queue et sous sa peau) serait de toutes façons en excès à cette période de l'année, et inutile pour les autres espèces.

Le Microcèbe, *Microcebus murinus* (figure 7, C) accumule également, mais à un moindre degré de la graisse dans sa queue au moment où beaucoup d'Insectes et de fruits sont disponibles (saison des pluies). Il est moins actif pendant la saison sèche, mais il n'hiberne pas réellement.

Figure 8 - Les trois autres Prosimiens nocturnes de la forêt de Morondava (Madagascar):

D - *Phaner furcifer* descendant le long d'un tronc de *Terminalia* sp. pour manger les gommés.

E - *Microcebus coquereli* se déplaçant le long des lianes pour lécher les sécrétions sucrées d'Homoptères.

F - *Lepilemur ruficaudatus* se préparant à bondir entre les troncs lisses.



Lepilemur ruficaudatus (figure 8 - F) n'entre pas en compétition avec les autres Lémuriens, car il consomme du feuillage coriace et quelques fruits lorsqu'ils sont disponibles.

Les deux autres espèces ont choisi une stratégie particulière qui leur permet de subsister pendant toute l'année: *Phaner furcifer* consomme les gommages de quelques arbres communs (Figure 8 - D) et *Microcebus coquereli* (Figure 8 - E) les sécrétions d'Insectes, notamment le miellat des larves d'Homoptères. Cependant, les gommages et sécrétions d'Insectes ne sont disponibles qu'en petite quantité et ne peuvent nourrir qu'une population limitée de Prosimiens non hibernants.

Ressources alimentaires et grades écologiques

D'après la signification écologique du régime alimentaire discutée dans les chapitres qui précèdent, les Prosimiens, de même que les Simiens (Deuxième partie du présent volume) peuvent être classés en trois "grades" écologiques dans lesquels on trouve tous les intermédiaires entre les types extrêmes.

Grade 1 : allant des formes typiquement animalivores comme *Loris* et *Arctocebus*, vers les espèces consommatrices de fruits et (ou) de gommages comme source d'énergie complémentaire, combiné avec le maximum d'insectes disponibles (*Microcebus*, quelques *Galago*, etc...)

Grade 2 : espèces se nourrissant d'une petite quantité de proies animales et de repousses de feuillage, champignons ou autres substances végétales, comme compléments protéiques aux grosses quantités de fruits ou de gommages qui sont la source énergétique principale (cette catégorie intermédiaire comprend principalement les Simiens du genre *Macaca*, *Cercopithecus*, *Cebus*, mais aussi *Perodicticus* et *Cheirogaleus*).

Grade 3 : espèces utilisant exclusivement la production primaire: depuis les formes se nourrissant de fruits avec un complément

de feuilles, en quantité suffisante pour un équilibre en protéines (*Lemur*) et les espèces mangeant davantage de parties feuillues et (ou) des fleurs (*Propithecus*, *Hapalemur*) jusqu'aux formes folivores les plus spécialisées (*Indri*, *Lepilemur*).

Comme on peut le voir sur la Figure 5, il n'y a pas de limites bien tranchées entre chaque grade. Cette classification écologique permet toutefois de donner une définition plus précise que "frugivore" ou "omnivore" (termes utilisés aussi bien pour les grades 1 ou 2 que pour les régimes comprenant la viande d'une grosse proie).

Chaque grade comporte un type d'aliment principal:

Grade 1 : Insectes (et/ou petites proies invertébrés ou vertébrés).

Grade 2 : Fruits (et/ou graines ou gommages)

Grade 3 : Feuilles (et/ou pousses).

Ces principaux types d'aliments ne sont disponibles qu'en quantité limitée en fonction de la production du milieu (voir troisième partie).

Les Prosimiens du grade 1 qui prennent leur apport énergétique sur des proies souvent partagées avec des Mammifères et des Oiseaux insectivores, ont en général une faible biomasse, entre 0,01 et 0,1 kg/ha.

Les espèces du grade 2 ont des ressources alimentaires (fruits) disponibles en plus grande quantité: leur biomasse peut donc être plus élevée: entre 0,1 et environ 1 kg/ha.

Les espèces folivores du grade 3 ont probablement la biomasse la plus élevée: 5 kg/ha pour *Lepilemur* (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971, voir Volume II, page 65).

Les exemples présentés sur la figure 5 montrent que la biomasse des espèces du grade 1 augmente proportionnellement à la quantité de fruits incluse dans le régime alimentaire (et diminue quand la proportion d'Insectes augmente). Pour

chacun des autres grades, les biomasses des différentes espèces de Prosimiens suivent les proportions des principales catégories alimentaires dans leur régime, en fonction des disponibilités alimentaires généralement prévisibles dans le milieu forestier.

Nous décrirons plus en détail les caractéristiques écologiques des Prosimiens les mieux étudiés en fonction de ces critères de ressources alimentaires disponibles auxquelles chaque espèce s'adapte par des réponses comportementales appropriées.

II.3 - Les Prosimiens d'Asie et d'Afrique Continentale

Lorsque des Prosimiens partagent le même milieu que les Singes et les Anthroïdes, ils occupent des niches écologiques complètement différentes (BOURLIERE, 1974). En Asie et en Afrique Continentale, un nombre limité de Prosimiens nocturnes vivent dans la forêt dense, humide, sempervirente, ainsi que dans les milieux plus secs comme la forêt décidue et les savanes arborées des régions tropicales et équatoriales. Leur rythme d'activité nocturne constitue une différence suffisante entre leurs niches écologiques et celles des Simiens. Bien plus subtiles sont les différences qui permettent de séparer les niches écologiques dans un milieu occupé par plusieurs espèces de Lémuriens.

En Asie, il n'existe que deux Lorisinae et trois espèces de Tarsiers :

① Le Loris grêle, *Loris tardigradus* (Figure 1) vit au Sri Lanka et en Inde. Différentes sous-espèces sont adaptées à divers milieux (HILL, 1953). Par exemple, au Sri Lanka, *Loris tardigradus nycticeboides*, qui possède une fourrure très épaisse habite la forêt de haute montagne de la région centrale de l'île où des températures assez basses et une forte humidité permanente sont les caractéristiques climatiques prédominantes. Trois autres sous-espèces sont réparties dans des zones climatiques variées, parmi lesquelles *L. t. nordicus* qui a été étudié sur le terrain (PETTER et HLADIK, 1970) en particulier dans la forêt semi-décidue de Polonnaruwa.

Compte tenu de son régime alimentaire composé de très peu de fruits et d'une quantité importante d'Insectes et proies invertébrés, occasionnellement des Geckos et petits Oiseaux (voir Volume II, page 17), le poids de cet animal semble relativement élevé. Ceci s'explique par la consommation de proies répulsives (voir section I.2) qui sont d'autant plus abondantes qu'elles sont généralement délaissées par les autres Mammifères et Oiseaux insectivores. Le domaine vital individuel de *Loris tardigradus nordicus* s'étend sur environ un hectare de forêt et sa biomasse atteint 0,2 kg/ha, chiffre très élevé pour un animalivore.

Au vu de la répartition des mâles et femelles (Volume II, page 14), on peut s'attendre à ce que la structure sociale de *Loris tardigradus* soit proche de celles de *Galago* ou de *Perodicticus* (CHARLES-DOMINIQUE, 1976-d), chaque animal restant généralement solitaire dans son domaine vital dans lequel il effectue des circuits irréguliers. Cette stratégie employée par la plupart des Primates insectivores (HLADIK, 1975) évite la destruction locale des invertébrés-proies et permet donc un approvisionnement régulier. Une étude de terrain plus poussée reste encore à faire pour préciser quelques unes de ces observations socio-écologiques sur le Loris.

La répartition du Loris est limitée aux parties denses de la forêt, où l'animal circule lentement le long des lianes et des fines branches. Ce mode de locomotion particulier qui évite tout repérage par les gros prédateurs, lui permet également de s'approcher tout près des gros insectes et de les saisir brusquement, d'un mouvement stéréotypé des mains (section II-1). Comme les autres Lorisinae, *Loris tardigradus* est plus olfactif que les autres Primates (SCHILLING, 1977) et la détection des proies, lorsque l'animal avance lentement, le museau au ras de la branche, dépend plus de l'odorat que de la vision. Alors que la mauvaise odeur de nombreux invertébrés est considérée généralement comme un moyen de répulsion contre les prédateurs, le Loris a détourné ce système de sa finalité première en élargissant ses ressources alimentaires avec des proies abondantes et faciles à découvrir.

● Le Loris lent, *Nycticebus coucang* est l'espèce la plus grosse (environ 1,2 kg). Il habite dans le Nord de l'Inde et dans la péninsule malaise où différentes sous-espèces sont adaptées à des milieux variés. *Nycticebus coucang* et *Loris tardigradus* ont peut-être cohabité dans la forêt du Sud de l'Inde, où cette dernière espèce se trouve maintenant seule.

D'après les observations de ELLIOT et ELLIOT (1967) la stratégie alimentaire de *Nycticebus coucang* est en partie identique à celle de *Loris tardigradus* : mouvements lents le long des lianes et branches dans un vaste domaine vital, afin de capturer et consommer des proies invertébrées dont certaines ont une odeur et un goût répulsifs. Cependant en raison de sa taille plus importante, *N. coucang* doit évidemment consommer une grande quantité de fruits. Ce régime différent (la nature exacte de ses besoins alimentaires demanderait des recherches approfondies) probablement lié à une différence écologique plus nette comme c'est le cas entre *Arctocebus* et *Perodicticus* (II.2) devrait éviter toute compétition en cas de sympatrie.

○ Les Tarsiers *Tarsius* spp. Les trois espèces de Tarsiers, *Tarsius bakanus*, *spectrum* et *syrichta*, sont exclusivement répartis sur les îles de l'archipel de la Sonde (HILL, 1955). Une étude de terrain de *T. bakanus* a été menée à Bornéo (FOGDEN, 1974). Cette espèce vit aussi bien dans la forêt secondaire qu'en forêt primaire humide, mais toujours dans les parties basses de la végétation. Accrochages et sauts verticaux (NAPIER et NAPIER, 1967) entre de petits troncs et lianes lui permettent des déplacements rapides dans ce milieu particulier.

Le régime de *Tarsius bakanus* comprend principalement des invertébrés (notamment Orthoptères et Araignées) et quelques vertébrés (Geckos et autres petits lézards). Il n'est pas certain que des fruits soient inclus dans le régime naturel car lorsque l'animal est observé sur des arbres à fruits, c'est toujours pour y capturer les Insectes attirés par les fruits.

Correspondant à ce régime animalivore très spécialisé, on observe une biomasse du Tarsier ne dépassant pas 0,05 kg/ha: l'animal pèse entre 0,10 et 0,12 kg et possède un domaine vital dépassant parfois 3 hectares. L'absence de concurrents insectivores nocturnes dans le milieu où vit le Tarsier, explique probablement la survivance de cette espèce qui possède un système optique relativement peu efficace, sans *tapetum ludidum* (PARIENTE, 1976), ce qui nécessite une augmentation considérable du poids de l'oeil et du système musculaire dont la vision dépend (y compris les muscles du cou) pour permettre une vision nocturne efficace.

Dans la forêt dense d'Afrique continentale, les spécialisations écologiques ont permis à plusieurs espèces de Lémuriens de cohabiter dans les mêmes zones (CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a). Les caractéristiques de l'alimentation des cinq espèces sympatriques du Gabon sont décrites brièvement pour compléter les données Socio-écologiques de la section II.2, page 27 du présent volume .

● L'Arctocèbe, *Arctocebus calabarensis* est l'homologue africain de *Loris tardigradus*, mais on le trouve exclusivement en forêt dense humide. Comme dans le cas du Loris, son mode de locomotion très lent est un système de défense contre les prédateurs. De plus, cette façon particulière d'avancer sur les lianes et les petites branches sans ébranler la végétation permet d'approcher de très près les proies à capturer.

Dans la forêt dense humide de Makokou (Gabon), le régime d'*Arctocebus calabarensis* comprend en moyenne 85 % (poids frais) de nourriture animale contre 14 % seulement de fruits (voir figure 5, page 28). CHARLES-DOMINIQUE (1966) a montré, en analysant les contenus stomacaux, la nature particulière des proies: de très grosses quantités de chenilles, dont certaines sont protégées par des poils urticants, sont consommées par l'Arctocèbe. Avant d'ingérer ces proies, il les saisit dans la

gueule, les étire et les masse à l'aide de ses mains jusqu'à ce que la plupart des poils urticants soient brisés. Les autres types de proies consommées, parmi les Coléoptères, Orthoptères et Hyménoptères sont souvent, eux aussi, des Insectes de type "répulsif" à odeur très forte. De même que pour le Loris, ces choix alimentaires ne sont pas liés aux préférences alimentaires (voir section I.2, pages 7-8); ils sont basés sur la détection de la nourriture par l'odorat et la tolérance des proies répulsives (CHARLES-DOMINIQUE, 1971; 1974-a; 1977-a)

Ces caractéristiques écologiques font qu'*Arctocebus calabarensis* peut maintenir un poids relativement élevé (0,2kg) pour un animal se nourrissant essentiellement d'Insecte. Néanmoins, sa biomasse est très faible: 0,005 kg/ha (valeur moyenne) avec un maximum de 0,015 kg/ha dans certaines zones. Ces chiffres sont déduits des calculs de CHARLES-DOMINIQUE basés sur ses observations le long de layons, en forêt humide et ils correspondent donc à une moyenne des densités. De par sa répartition particulière dans les chablis et les petites zones où la végétation croît rapidement (qui pourraient être définies comme une subdivision du milieu; section II-2, page 32), *Arctocebus calabarensis* doit avoir une biomasse beaucoup plus élevée localement. Mais il n'y a aucune méthode théorique ni pratique qui permette d'étudier indépendamment chaque fraction de la structure en mosaïque de la forêt primaire. Pour établir une comparaison avec les autres écosystèmes, il faut considérer la biomasse totale des espèces de Prosimiens par rapport aux ressources alimentaires totales, en particulier la production secondaire des Insectes et autres petites proies consommées par les Prosimiens.

⊙ Le Potto, *Perodicticus potto*, utilise les mêmes ressources alimentaires que l'Arctocèbe mais il consomme une fraction plus importante de fruits (65 %), quelques gommes (21 %) et seulement 10 % des proies animales (CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a). Ce régime est lié à un poids corporel plus élevé (0,8 à 1,2 kg) et à la nécessité de compléter avec des fruits et des gommes la proportion relativement faible d'Invertébrés qu'il peut trouver pendant sa période d'activité. Les Fourmis (spécialement *Crematogaster sp.*) constituent l'essentiel de ses proies, complétées

par des Coléoptères, des limaces, chenilles, araignées et même des iules, jamais utilisées par les autres primates.

Perodicticus potto est l'homologue écologique africain de *Nycticebus coucang*. Il possède une taille et une silhouette identiques, le même mode de locomotion lent et un régime frugivore complété par des Insectes répulsifs et autres petites proies.

Le Potto vit dans la canopée de la forêt primaire et circule sur des grosses branches, dans un "sous-milieu" plus ouvert que celui de l'Arctocèbe. Près de Makokou, sa biomasse moyenne (toujours calculée d'après les observations de CHARLES-DOMINIQUE) est d'environ 0,1 kg/ha. Dans certaines zones, en particulier les parties les plus humides, la biomasse peut atteindre 0,3 kg/ha. Ces chiffres, plus élevés que dans le cas précédent, découlent évidemment du régime alimentaire, qui comprend des fruits relativement abondants comme principal apport énergétique (grade 2 défini dans la section II.2, page 36).

⊙ Le Galago de Démidoff, *Galago demidovii*, comme les autres Galagins de la forêt primaire de Makokou, peut être opposé aux deux Lorisinés sympatriques précédents, animaux lents et d'assez grande taille. *Galago demidovii* est le Prosimien le plus petit d'Afrique continentale (poids (0,06 kg) et aussi le plus actif, capable de sauter et de courir très vivement.

Le régime de *Galago demidovii* est composé de 70 % d'Insectes, 19 % de fruits et 10 % de gommes (poids frais moyen d'après CHARLES-DOMINIQUE, 1974-a; 1977-b) et d'une petite proportion de feuillages et de bourgeons.

L'énergie nécessaire à ce petit animal très actif provient de la production secondaire: Insectes et autres petites proies (régime du grade 1 défini dans la section II.2, page 36)

Le "sous-milieu" où vit *Galago demidovii* est limité à la partie dense de la canopée de la forêt primaire, généralement située à grande hauteur. On rencontre ce Galago sur des petites lianes et de fines branches où le Potto, trop lourd, ne pourrait circuler. Il prélève donc sa nourriture en d'autres

points que les Lorisidés sympatriques. Néanmoins, la différence principale en ce qui concerne les choix alimentaires est liée à la stratégie utilisée par *Galago demidovii*: mouvements vifs et course rapide lui permettent de capturer de gros Insectes comme les papillons et les sauterelles, avant leur envol (CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a). Ses mouvements de capture stéréotypés (section II.1, page 24) sont particulièrement vifs et efficaces, l'animal se maintenant au support uniquement à l'aide des pattes arrière. De plus, les larges oreilles de *Galago demidovii* s'orientent pour localiser le bruit des Insectes en vol lui permettant ainsi une détection rapide des proies: ouïe et localisation visuelle des mouvements sont plus importantes que l'odorat dans la stratégie de prédation active.

Galago demidovii peut évidemment échapper à ses propres prédateurs en sautant et courant sur les petites branches: ici encore, nous pouvons opposer cette stratégie rapide à celle des Lorisinac qui évitent leurs prédateurs en se dissimulant ou en se déplaçant lentement.

○ Le Galago d'Allen, *Galago alleni* possède une stratégie alimentaire tout à fait comparable à celle de *Galago demidovii*, mais comme il s'agit d'un animal s'accrochant et sautant à partir d'une position verticale, il vit dans le sous-bois de la forêt primaire humide et se déplace à faible hauteur ou sur le sol (CHARLES-DOMINIQUE, 1974-a). *Galago alleni* consomme les mêmes types de proies que *Galago demidovii* (Coléoptères ou papillons) mais il les capture dans un "sous-milieu" différent: cette séparation particulière des niches écologiques évite toute compétition alimentaire entre les deux espèces.

La quantité de nourriture animale trouvée par CHARLES-DOMINIQUE dans les contenus stomacaux des deux espèces de Galago était en moyenne à peu près semblable (environ 2 g). La relation entre le régime alimentaire et la taille de l'animal (section II-1, page 20) suit donc la règle générale: *Galago alleni* qui est le plus gros (0,3 kg) consomme davantage de fruits (73 %) et des proies (25 %) comme complément énergétique et protéique. A signaler une autre différence entre les deux

espèces: seul *Galago alleni* consomme des escargots et des grenouilles et ramasse les fruits mûrs tombés au sol.

La biomasse du Galago d'Allen (0,04 kg/ha) dans la forêt primaire de Makokou, est très probablement limitée par les ressources alimentaires en Insectes. Dans une étude récente, CHARLES-DOMINIQUE, 1977-b) a montré, grâce à la méthode de radio-tracking, que chaque individu possède un domaine vital très vaste: environ 10 ha pour les femelles et plus de 50 ha pour les mâles.

○ Le Galago mignon, *Galago elegantulus* a un régime alimentaire très spécialisé qui comprend en moyenne 75 % de gommes, 5 % de fruits et 20 % d'Insectes (CHARLES-DOMINIQUE, 1974-a). La consommation des gommes correspond probablement à un comportement primitif des Prosimiens (voir section II-1, page 25) et dans la forêt dense de Makokou, le Potto et le Galago de Démidoff utilisent aussi les exudations de gommes de certaines lianes et de quelques arbres, mais dans des proportions bien moindres que *Galago elegantulus*. Cette espèce présente une morphologie et des adaptations comportementales particulières, qui ont été décrites par CHARLES-DOMINIQUE (1977-a), notamment les griffes qui prolongent les ongles, permettant à l'animal d'accéder aux gommes en grim pant le long des troncs lisses et en circulant sur les grosses branches, un peigne dentaire particulièrement développé et surtout un comportement "réglé": exécution de circuits réguliers pour les visites aux lianes et arbres producteurs de gommes à l'intérieur de son domaine vital. Au cours de ces visites, *Galago elegantulus* circule dans la canopée de la forêt primaire et peut descendre pour visiter certaines lianes comme les *Entada gigas*. Il peut capturer quelques gros insectes, des sauterelles surtout ainsi que quelques Coéoptères, papillons et chenilles. En moyenne, il consomme autant d'Insectes que *Galago alleni*. Les deux espèces ont d'ailleurs approximativement le même poids (0,3 kg) et leurs biomasses (0,05 kg/ha pour *Galago elegantulus*) sont également presque identiques.

Dans les relations entre les biomasses et les disponibilités alimentaires, il faut tenir compte de la biomasse totale des espèces consommatrices d'Insectes. Elle s'élève à 0,12 kg/ha pour les trois Galaginsés et sensiblement à la même valeur pour les Lorisinés dans la forêt primaire de Makokou. Ces biomasses sont donc du même ordre de grandeur que celle de *Loris tardigradus* au Sri Lanka (0,2 kg/ha). La production alimentaire très mal connue en ce qui concerne les Invertébrés de forêt, serait donc aussi du même ordre de grandeur dans les différents types de forêts; mais dans la forêt dense humide, les ressources sont réparties entre un plus grand nombre d'espèces spécialisées.



Dans les milieux secs de l'Afrique du Sud et de l'Ouest, deux espèces de Galago sont représentées parfois en sympatrie, par plusieurs sous-espèces vivant dans diverses zones climatiques (BEARDER et DOYLE, 1974).

● *Galago senegalensis moholi* a la même taille que le Galago le plus gros vivant dans la région de Makokou (0,3 kg) mais sa biomasse est beaucoup plus élevée: environ 0,2 kg/ha (calculée d'après le domaine vital moyen, BEARDER et DOYLE, 1974; si on la calcule d'après les densités de populations observées localement la biomasse peut atteindre 1 kg/ha). Ces chiffres se rapprochent de la biomasse totale des lémuriens se nourrissant d'Insectes dans la forêt dense de Makokou.

Le régime alimentaire de *Galago senegalensis* est effectivement composé de grandes quantités d'Insectes variés, principalement de Lépidoptères et de Coléoptères (SAUER et SAUER, 1963, DOYLE, 1974; BEARDER et DOYLE, 1974) mais il consomme principalement tout au long de l'année la gomme des Acacias qui doit donc représenter la source énergétique principale (régime de grade II défini page 36).

● *Galago crassicaudatus umbrosus* a fait l'objet d'une étude de terrain menée par BEARDER (CHARLES-DOMINIQUE et BEARDER, 1977), en particulier dans le bush ripicole du Nord-Est du Transvaal où il vit en sympatrie avec *Galago senegalensis*. Animal de grande taille (1,2 kg) *G. crassicaudatus* a aussi une biomasse très

élevée: environ 0,3 kg/ha d'après les données de BEARDER sur le domaine vital moyen d'un groupe familial et jusqu'à 1,5 kg/ha pour la densité de population la plus élevée localement.

Le régime de *Galago crassicaudatus* comprend surtout des fruits et des gommés (ou de la sève) et exceptionnellement quelques grosses proies (Reptiles et Oiseaux), l'usage de ces proies étant d'ailleurs limité à certaines populations. Ce Galago consomme aussi du nectar, des graines ainsi que quelques Insectes. Un tel régime, caractéristique du grade 2 (voir page 36) semble tendre, dans certains cas, vers le grade 3 (utilisation exclusive de la production primaire comme apport énergétique et protéique), ce qui expliquerait que l'espèce puisse atteindre des biomasses particulièrement élevées.

Dans les milieux où les deux espèces de Galago vivent en sympatrie, le mécanisme de séparation des niches écologiques est basé sur l'utilisation d'un "sous-milieu" qui rappelle le mode de partage complexe des ressources alimentaires dans la forêt dense de Makokou. *Galago senegalensis* est localisé dans le bush arboré et *Galago crassicaudatus* surtout dans le bush ripicole (BEARDER et DOYLE, 1974). Cette dernière espèce a également développé des stratégies particulières (mouvements lents, comme *Perodicticus potto*) qui pourraient avoir comme conséquence certains de ses "choix" alimentaires. Néanmoins, les deux espèces sympatriques de Galago utilisent les gommés comme principale source énergétique, particulièrement en hiver quand les fruits sont rares et l'on peut se demander si, dans ce cas particulier, il n'existe pas une différence subtile dans les stratégies de récolte des gommés pour éviter la compétition interspécifique.

II.4 - Les Prosimiens nocturnes de Madagascar

Les exemples présentés ci-dessous seront limités aux cinq espèces de Prosimiens nocturnes qui vivent en sympatrie dans la forêt décidue de la Côte Ouest de Madagascar, déjà citées dans la section II.2, page 32 ainsi qu'au cas particulier de *Daubentonia madagascariensis*. De récentes études de terrain

réalisées sur ces espèces nocturnes ont apporté des données nouvelles sur les relations entre le comportement et les adaptations physiologiques. Les différents mécanismes d'adaptation observés au cours de ces études se retrouvent certainement à divers degrés chez beaucoup d'autres espèces et sous-espèces de Prosimiens (PETTER *et al.* 1977).

● Le Cheirogale, *Cheirogaleus medius* qui vit dans la forêt décidue de la côte Ouest de Madagascar, près de Morondava, y présente une biomasse très élevée (0,5 kg/ha) pour une espèce du grade 2 (défini page 36) dont le régime alimentaire comprend une importante part d'Invertébrés. L'utilisation saisonnière des ressources alimentaires qui seraient en excès pour les espèces sympatriques (voir section II.2, page 34 et PETTER, 1977) permet de maintenir une densité de population exceptionnellement forte.

La stratégie alimentaire saisonnière de *Cheirogaleus medius* (HLADIK, CHARLES-DOMINIQUE et PETTER, en préparation) est liée à des caractéristiques physiologiques probablement identiques à celles des rongeurs hibernants des zones tempérées (JAMESON et MEAD, 1964). L'augmentation très rapide du poids de l'animal (de 0,12 à 0,25 kg environ) pendant la saison des pluies correspond à une accumulation de graisse dans la queue (augmentation du volume de 20 à 45 cm³) et sous la peau. Pendant toute la saison sèche, le Cheirogale hiberne, après s'être installé dans un tronc d'arbre creux. Plusieurs animaux peuvent s'entasser à l'intérieur de petites cavités emplies de terre et de bois pourri, système permettant de maintenir un taux d'humidité et une température à peu près constants. Les animaux restent ainsi en léthargie pendant 7 à 9 mois, et perdent environ 100 g soit près de la moitié de leur poids corporel.

Le régime de *Cheirogaleus medius* (figure 5) comprend des fruits et des fleurs (surtout le nectar des fleurs d'arbres assez communs), des Insectes (Coléoptères principalement) quelques bourgeons de feuilles et de gommages. Fleurs et nectar sont consommés (Figure 7) au début de la saison des pluies (Décembre à Janvier) alors que les fruits constituent la base de l'alimentation en Février et Mars.

● Le Microcèbe nain, *Microcebus murinus* emploie la même stratégie alimentaire saisonnière, mais en relation avec un cycle annuel d'activité présentant une moindre variation que celui du Cheirogale. L'activité du Microcèbe décroît pendant la saison sèche, avec des périodes de léthargie, sans qu'il y ait toutefois une véritable hibernation. Le poids varie de 0,05 à 0,08 kg et le volume de la queue de 5 cm³ à 20 cm³, à la suite de l'accumulation qui a lieu pendant la saison des pluies.

En ce qui concerne les adaptations aux ressources alimentaires disponibles, *Microcebus murinus* est très proche de *Galago demidovii*. Ces deux petites espèces représentent un type archaïque probablement très proche de l'ancêtre commun des Prosimiens malgaches, africains et asiatiques (CHARLES-DOMINIQUE et MARTIN, 1970). Le régime alimentaire du Microcèbe comprend une quantité importante d'Insectes et d'autres petites proies (Coléoptères et Araignées surtout), mais aussi occasionnellement des grenouilles arboricoles et des caméléons. Il consomme également beaucoup de fruits, de fleurs (et de nectar), de bourgeons, de gommages et de sécrétions d'Insectes. Dans un milieu différent MARTIN (1972-a) a observé *Microcebus murinus* se nourrissant des feuilles de *Vapaca sp.* On peut donc penser que l'ancêtre de toutes les formes de Prosimiens les plus spécialisées, pourrait être un animal tirant la majeure partie de son énergie de la production secondaire (grade 1) mais pouvant utiliser la plupart des types d'aliments disponibles.

En général, on trouve le Microcèbe dans les parties denses de la forêt, courant avec rapidité sur les petites branches et les lianes (figure 7-C, page 33). Il capture ses proies d'un mouvement stéréotypé, à l'aide de ses mains, en ne se retenant au support que par les pattes postérieures (figure 4-A, page 23).

Grâce à son extrême vivacité, *Microcebus murinus* peut consommer des types de proies (par exemple les insectes volants) qui ne sont pas accessibles à *Cheirogaleus medius*, plus lent: le partage des ressources en Invertébrés s'opère donc par ce biais.

Dans la forêt de Morondava, la densité de population de *Microcebus murinus* est de quatre animaux/ha, sa biomasse est donc environ 0,2 kg/ha. Nous avons obtenu des mesures tout à fait analogues dans un autre milieu sec localisé au Sud de Madagascar: 3,6 animaux/ha (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971). La biomasse du Microcèbe, comparée à celle des autres espèces du grade 1 (qui dépassent rarement 0,1 kg/ha) semble donc très élevée. L'utilisation saisonnière des ressources alimentaires "en excès", ainsi qu'un niveau d'activité modifié pendant la saison de pénurie, est un mécanisme physiologique qui a permis une grande extension des populations de *Microcebus murinus* à Madagascar.

● Le Microcèbe de Coquerel, *Microcebus coquereli*, qui vit en sympatrie avec les deux espèces précédentes dans la forêt de Morondava, présente la biomasse la plus basse (inférieure à 0,1 kg/ha), même si l'on considère exclusivement les parties de la forêt qu'il utilise (par exemple, PAGES, 1977 a trouvé deux mâles, deux femelles et trois juvéniles occupant un domaine de 17 hectares). Le Microcèbe de Coquerel vit en général près des rivières ou des mares temporaires dans une forêt assez dense et sensiblement plus haute (plus de 20 mètres) que dans les zones les plus sèches (PETTER, SCHILLING et PARIENTE, 1971).

Cet animal qui pèse environ 0,3 kg, se nourrit d'Insectes, de quelques fruits et de gommes, mais la majeure partie de son énergie provient des sécrétions de certains Insectes (figure 5). L'activité de *Microcebus coquereli* est constante tout au long de l'année et son poids varie peu. Pendant la saison sèche, il consomme surtout les sécrétions sucrées des larves d'Homoptères Flatidés et passe plus de 60 % de son temps d'activité alimentaire à lécher les branches autour de ces larves, en cherchant à l'occasion les sécrétions desséchées laissées par les colonies d'Homoptères qui ont précédé. Ces sécrétions sèches ont l'aspect de conglomérats de sucre collés aux écorces et sont également consommées par l'Homme.

La disponibilité de cet aliment particulier que nous pouvons considérer comme faisant partie de la production secondaire, est probablement le facteur limitant des populations

de *Microcebus coquereli*. Pendant la saison des pluies, quand d'autres types d'aliments sont abondants, ce Microcèbe utilise les mêmes ressources que les Cheirogalinés: fruits, fleurs, nectar et Insectes; mais il consomme vraisemblablement des proies plus grosses (d'après les résultats de tests alimentaires effectués en captivité) et doit même à l'occasion capturer et dévorer l'espèce sympatrique du même genre, *Microcebus murinus*.

Microcebus coquereli passe la journée dans un nid sphérique composé de petites tiges et de feuillages entrelacés, qui constitue pour les jeunes une protection contre les prédateurs.

● Le Phaner, *Phaner furcifer*, est spécialisé dans la consommation des gommes. Comme pour l'espèce précédente, ces ressources alimentaires particulières, disponibles tout au long de l'année, permettent à l'animal de survivre dans la forêt décidue sans subir de grosses variations du poids corporel ni de modifications particulières du cycle d'activité (CHARLES-DOMINIQUE et PETTER, en préparation).

Phaner furcifer possède de nombreux caractères que l'on retrouve chez un autre Prosimien mangeur de gommes, *Galago elegantulus* (voir ci-dessus, page 45): un poids corporel sensiblement égal (0,3 kg), une même forme des ongles carénés qui permettent de descendre le long des troncs lisses pour atteindre les points d'exudation de gommes (figure 8-D) et un puissant peigne dentaire proclive indispensable à un ramassage efficace des gommes dans les fissures des écorces. Certains comportements peuvent également être des caractères convergents liés à l'utilisation de gomme comme aliment de base: par exemple, le fait d'emprunter des circuits réguliers pour visiter, avec un maximum d'efficacité, en début de nuit, tous les arbres producteurs de gommes situés dans le domaine vital. Dans la forêt de Morondava, un arbre très commun, *Terminalia sp.*, est le principal producteur de gommes. Pendant la journée, un Oiseau, *Coua cristata*, consomme les gommes de ces arbres, mais dans des proportions moindres que le Phaner (CHARLES-DOMINIQUE, 1976).

Le régime alimentaire du Phaner est également composé de petites quantités de sécrétions d'Insectes (larves d'Homoptères et de Cochenilles), de quelques fruits et d'environ 10 % d'Insectes indispensables pour compenser le peu de protéines contenues dans les gommés. La sève du Baobab, *Adansonia sp.* est aussi consommée pendant la saison sèche.

Dans la forêt de Morondava, la biomasse de *Phaner furcifer* atteint 0,4 kg/ha.

La biomasse totale de l'ensemble des Prosimiens nocturnes à régime partiellement animalivores (grades 1 et 2) est plus élevée dans la forêt de Morondava que dans la forêt dense de Makokou : la comparaison des deux colonnes de la figure 5 fait en effet ressortir une nette différence. Les biomasses plus élevées de Morondava ne proviennent certainement pas de productions primaire et secondaire plus élevées. En fait la présence des Singes diurnes dans la forêt dense de Makokou (voir Deuxième partie du présent volume) qui n'entrent pas en compétition avec les Prosimiens (voir section II.2, page 27), mais qui consomment une quantité importante d'Invertébrés, peut expliquer les plus basses biomasses de Prosimiens. Par contre, à Morondava, les espèces de Lémuriens diurnes (*Propithecus verreauxi* et *Lemur fulvus*) ne consomment pas d'Invertébrés (grade 3), de même que *Lepilemur ruficaudatus*. Un nombre réduit d'espèces se partagent donc les ressources alimentaires, ce qui permet d'atteindre des biomasses plus élevées.

● Le Lépilémur, *Lepilemur ruficaudatus* utilise comme alimentation de base le feuillage coriace de plusieurs espèces d'arbres. Cette ressource alimentaire, bien que très abondante, est presque totalement absente pendant la saison sèche, dans la forêt de Morondava et nous ignorons encore quelles espèces végétales déterminent la capacité de ce milieu pendant la période de sécheresse. La biomasse de *Lepilemur ruficaudatus* dépasse 2kg/ha (densité de population estimée à 3 animaux/ha; poids: 0,8 kg).

Dans le bush du Sud de Madagascar, la biomasse de *Lepilemur leucopus* est de 2,1 kg/ha (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK 1971, voir volume II, page 65); elle est déterminée par la disponibilité des fleurs de deux espèces d'*Alluaudia* qui constituent la nourriture principale du Lépilémur pendant la période de sécheresse. Dans la forêt-galerie, où les feuilles sont disponibles tout au long de l'année, *Lepilemur leucopus* a une biomasse supérieure à 5 kg/ha.

Une adaptation physiologique particulière permet aux différentes espèces de Lépilémur de digérer une fraction suffisante de ces aliments particulièrement pauvres en éléments nutritifs (voir ci-après, section IV-2).

L'activité locomotrice du Lépilémur est réduite à un minimum de mouvements: ce sont des sauteurs "verticaux" qui dépensent moins de 10 % de leur énergie pour atteindre les points de nourriture (HLADIK et CHARLES-DOMINIQUE, 1974) à l'intérieur d'un territoire très petit (voir section III-1). Ils passent la plus grande partie du temps, la nuit à surveiller, immobiles, les limites de leur territoire afin de se réserver un minimum de ressources alimentaires.

● Le Aye-Aye, *Daubentonia madagascariensis*, possède une stratégie alimentaire tout à fait remarquable lui permettant l'utilisation des larves minant le bois. L'absence de représentants de la famille des Pics à Madagascar a rendu possible cette spécialisation alimentaire extrême (BOURLIERE, 1974), cette ressource alimentaire étant disponible en grande quantité.

Daubentonia madagascariensis a été observé dans la forêt dense humide sempervirente de la côte Est de Madagascar (PETTER, 1962; PETTER et PETTER, 1967; PETTER et PEYRIERAS, 1970-a). Son régime se compose d'une fraction importante de fruits, complétées par les larves d'insectes. Le Aye-Aye détecte ces larves en flairant et en écoutant le bruit des Insectes dans le bois pourri (ses grandes oreilles s'orientent alors vers la source sonore). Il mord ensuite le bois et en arrache la couche superficielle à l'aide de ses grosses incisives tranchantes. Quand il a atteint les galeries, il écrase la larve à

à l'intérieur, à l'aide de son troisième doigt long et fin et l'extrait, sous forme de jus, d'un mouvement alternatif rapide de ce doigt qu'il lèche à mesure (Figure 9-A). Pour boire le jus et manger la pulpe des noix de coco immatures, il utilise la même technique, après avoir percé un petit trou à l'aide de ses incisives. Pour consommer les autres fruits, il emploie des techniques plus "classiques".

Le Aye-Aye, qui pèse environ 2 kg et utilise une forte proportion de larves d'Insectes dans son alimentation, doit avoir un domaine vital assez vaste pour trouver ces ressources alimentaires en quantité suffisante. PETTER et PEYRIERAS (1970) ont effectivement observé qu'un mâle et une femelle avec un juvénile occupaient un domaine d'environ 5 km de long. La biomasse de *Daubentonia madagascariensis* serait alors inférieure à 0,02 kg/ha, ce qui correspond à l'ordre de grandeur trouvé chez les autres consommateurs d'Insectes en forêt dense humide.

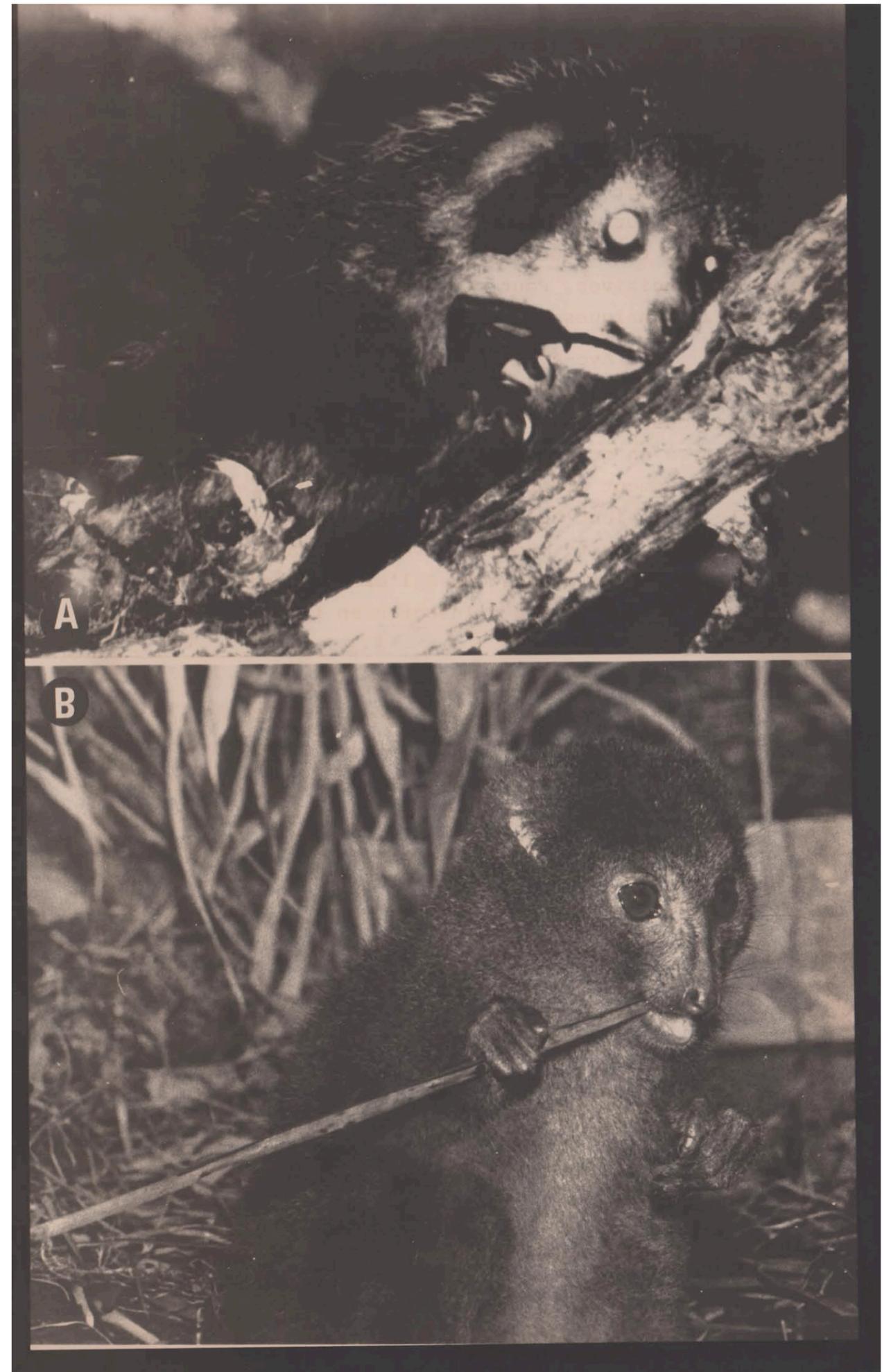
Figure 9 - Techniques d'alimentation spécialisées:

A - Le Aye-Aye, *Daubentonia madagascariensis*, se nourrissant d'une larve d'Insecte xylophage. La partie superficielle de la branche a été retirée par l'animal à l'aide de ses incisives tranchantes et la larve est écrasée à l'intérieur de son trou. Le troisième doigt, très fin et allongé, qui plonge dans le trou, est retiré et léché au cours de rapides mouvements alternatifs (photo prise à Madagascar par J.J. PETTER).

B - *Haplolemur griseus* s'est spécialisé dans une alimentation à base de repousses et de feuilles de bambous. En captivité, il peut s'adapter à consommer une graminée commune, *Dactylis glomerata* qu'il manipule avec les mouvements stéréotypés des mains, caractéristiques des Prosimiens (photo prise à l'animalerie de Brunoy par C.M. HLADIK).

II.5 - Les Prosimiens diurnes de Madagascar

Les niches écologiques occupées par les Simiens en d'autres régions du Monde (Deuxième partie du présent volume) sont restées disponibles à Madagascar pour Les Prosimiens .



Si plusieurs formes de Prosimiens diurnes présentent des convergences évidentes avec des Simiens, écologiquement homologues, ils ne leur sont jamais tout à fait semblables. De nombreuses différences morphologiques et physiologiques, dont certaines ont été discutées ci-dessus (section II-1), n'ont pas permis l'apparition des stratégies alimentaires caractérisant certains Simiens.

● Le *Lemur catta*, animal de grande taille, est un frugivore qui complète son alimentation par une quantité importante de feuillages (figure 4-C). Dans la nature, JOLLY (1966) l'a rarement vu manger des Insectes. Les jeunes feuilles et repousses constituent donc un complément nécessaire en protéines (pourcentage du temps de consommation: 70 % sur les fruits, 25 % sur les feuillages et 5 % sur les fleurs).

Cette alimentation, basée exclusivement sur la production primaire (grade 3, défini page 36) permet la très forte densité de population observée dans la forêt-galerie du Sud de Madagascar: une troupe d'environ 20 individus occupe un domaine vital de 5,7 hectares. La biomasse peut donc atteindre 7kg/ha. Cette population nombreuse et les limites des domaines vitaux de plusieurs groupes ont subi peu de modification pendant plusieurs années (JOLLY, communication personnelle).

● Le *Lemur fulvus* a été étudié par SUSSMAN (1972; 1974) dans la forêt décidue du Sud de Madagascar, où il vit en sympatrie avec *Lemur catta*. Ces deux espèces ont une stratégie alimentaire suffisamment différente pour se partager les ressources alimentaires de ce milieu:

Lemur fulvus vit en petits groupes (environ 10 individus) occupant des petits territoires (environ 1 hectare) et se nourrissant dans la canopée, des espèces végétales les plus communes (80 % des observations sur l'alimentation ne concernent que trois espèces). Les feuillages constituent la nourriture principale (89 % des observations ponctuelles). Quelques fruits (7 %) et fleurs (4 %) sont également consommés.

Lemur catta forme des groupes plus importants (moyenne 18 individus) qui occupent des territoires plus vastes (9 ha) en exploitant des espèces végétales réparties assez irrégulièrement.

Cette espèce passe une grande partie de son temps à la recherche des aliments sur le sol ou près du sol de la forêt. Elle consomme une grosse quantité de feuillages (44 % des observations) mais aussi des fruits (34 %), quelques fleurs (8 %) et de l'herbe (15 %).

La biomasse des Primates folivores dans ce milieu particulier paraît surprenante: elle atteint 25 kg/ha (20 kg pour l'espèce la plus folivore et 5 kg pour l'espèce la plus frugivore). Ce système écologique de partage des ressources alimentaires entre deux espèces de morphologie semblable et de poids presque égal (les deux espèces pèsent environ 2,5 kg) est fort comparable à celui que nous avons trouvé au Sri Lanka, pour les deux espèces sympatriques de Singes folivores (HLADIK et HLADIK, 1972; HLADIK, 1976-b, voir Deuxième partie du présent volume). Dans chacun des deux cas, l'une des espèces se nourrit des plantes les plus communes, sur des territoires petits et en petits groupes, alors que l'autre espèce exploite des ressources alimentaires réparties irrégulièrement, sur des territoires grands et en grandes bandes. La combinaison de ces stratégies de folivores permet d'atteindre les biomasses maximum observées chez les Primates.

● Le Propithèque, *Propithecus verreauxi*, est une autre espèce de grande taille, folivore et frugivore, qui partage les ressources alimentaires avec *Lemur catta* dans la forêt du Sud de Madagascar. Cette espèce joue alors le rôle écologique de *Lemur fulvus* dans les autres habitats: les groupes de Propithèques sont petits (moyenne de 5 individus) et occupent des territoires d'environ 2 hectares en exploitant les arbres les plus communs (RICHARD, 1973). Les pourcentages d'observations sur l'alimentation de *Propithecus verreauxi* sont respectivement de 65 % sur les fruits, 25 % sur les feuillages et 10 % sur les fleurs (JOLLY, 1966).

● *Hapalemur griseus* est adapté au milieu marécageux où poussent les bambous. Il vit en petits groupes et se nourrit principalement des repousses des feuillages des bambous (PETTER et PEYRIERAS, 1970-b et 9175) et peut-être aussi, mais dans une plus faible mesure, de fruits. Il a conservé les mouvements stéréotypés caractérisant les Prosimiens pour saisir et consommer cette nourriture (Figure 9-B).

● L'Indri, *Indri indri*, a fait l'objet d'une étude plus poussée sur le terrain, menée par POLLOCK (1975) dans la forêt dense humide de la côte Est de Madagascar. L'Indri est le plus grand des Prosimiens actuels (il pèse plus de 10 kg). Il a un régime folivore, mais sa biomasse reste relativement peu élevée (environ 1 kg/ha, d'après les notes de PETTER et PEYRIERAS, 1974). Cette faible biomasse peut s'expliquer par le fait que ce régime folivore n'inclut en fait que très peu de feuilles développées les plus abondantes. Les observations de POLLOCK (1975; 1976) font apparaître les pourcentages suivants, traduisant comme dans les derniers exemples cités, les temps de prise alimentaire: 50 à 75 % de jeunes feuilles et de bourgeons, 25 % de fruits (y compris 10 à 15 % de graines immatures). Occasionnellement, l'Indri peut consommer un peu de terre (voir discussion en section VI). Les feuilles développées sont consommées dans moins de 1 % des cas observés. Ces feuillages constituent évidemment la ressource la plus régulièrement distribuée dans une forêt, tandis que les repousses de jeunes feuilles représentent de plus faibles quantités, en partie dispersées sur des arbres caduques et disponibles localement pendant de courtes périodes (A. HLADIK, 1977). Néanmoins, la biomasse totale des folivores arboricoles de cette forêt dense humide (incluant notamment *Propithecus diadema*, *Lemur fulvus* ainsi que les nocturnes dans les genres *Lepilemur* et *Avahi*) s'élève à près de 6 kg/ha, un chiffre fort comparable à ceux qui furent trouvés dans les écosystèmes des autres Continents (voir les comparaisons en troisième partie de ce volume).

III - LA VIE SOCIALE DES PROSIMIENS EN RAPPORT AVEC L'ÉCOLOGIE ET LE RÉGIME ALIMENTAIRE.

III.1-Le Domaine vital, territoire et surface moyenne exploitée.

Les notions de domaine vital et de territoire s'appliquent généralement sans problème aux résultats des études de terrain sur les Prosimiens solitaires ou grégaires. Chaque groupe (ou chaque animal solitaire) dispose des ressources alimentaires accessibles dans le domaine vital. Il apparaît cependant nécessaire de définir plus précisément ce qui est réellement

disponible pour chacun d'eux dans les zones où les domaines vitaux se chevauchent.

Les observations de terrain sur les Simiens (voir Deuxième partie, section I-4) ont montré que les groupes occupant la même zone consommaient approximativement la même quantité de ressources disponibles (HLADIK et HLADIK, 1972; HLADIK, 1977-b, Volume II, page 235). Il est tout à fait vraisemblable que les mêmes mécanismes de répartition des ressources s'appliquent aux Prosimiens. On devra donc définir une "surface moyenne exploitée" par chaque groupe ou par chaque individu, comme nous l'avons fait pour les Simiens. La limite de cette surface est purement fictive, mais nécessaire et commode pour calculer la quantité de nourriture disponible pour chaque groupe dans un milieu homogène.

Les dimensions de la "surface moyenne exploitée" sont déterminées par le régime alimentaire, afin de permettre une répartition régulière des ressources alimentaires parmi la population, même pendant les périodes de disponibilité maximum. Nous avons montré par exemple (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971; HLADIK et CHARLES-DOMINIQUE, 1974; Volume II, page 68) que dans une population de *Lepilemur leucopus*, dont les territoires sont représentés sur la figure 10, la "surface moyenne exploitée" par chaque individu ne contient que 1,6 fois la quantité de nourriture réellement consommée pendant la période critique. Le système social qui limite la densité de population par la dimension des territoires individuels, évite donc une mortalité importante pendant la période de pénurie alimentaire.

Les biomasses des différentes espèces de Prosimiens, adaptées à différents types de régimes alimentaires dont nous avons présenté de nombreux exemples (section II) sont donc en fait déterminées par des mécanismes sociaux. La sélection a pu retenir les comportements sociaux correspondant à l'optimum de "surface moyenne exploitée". Les biomasses maximales que l'on observe dans les milieux où les populations sont stabilisées, sont en effet fonction de la production des aliments principaux (section II-2), mais le type de répartition des sources alimentaires influence aussi nécessairement les structures sociales pour aboutir à cet optimum, selon le processus exposé ci-dessous.

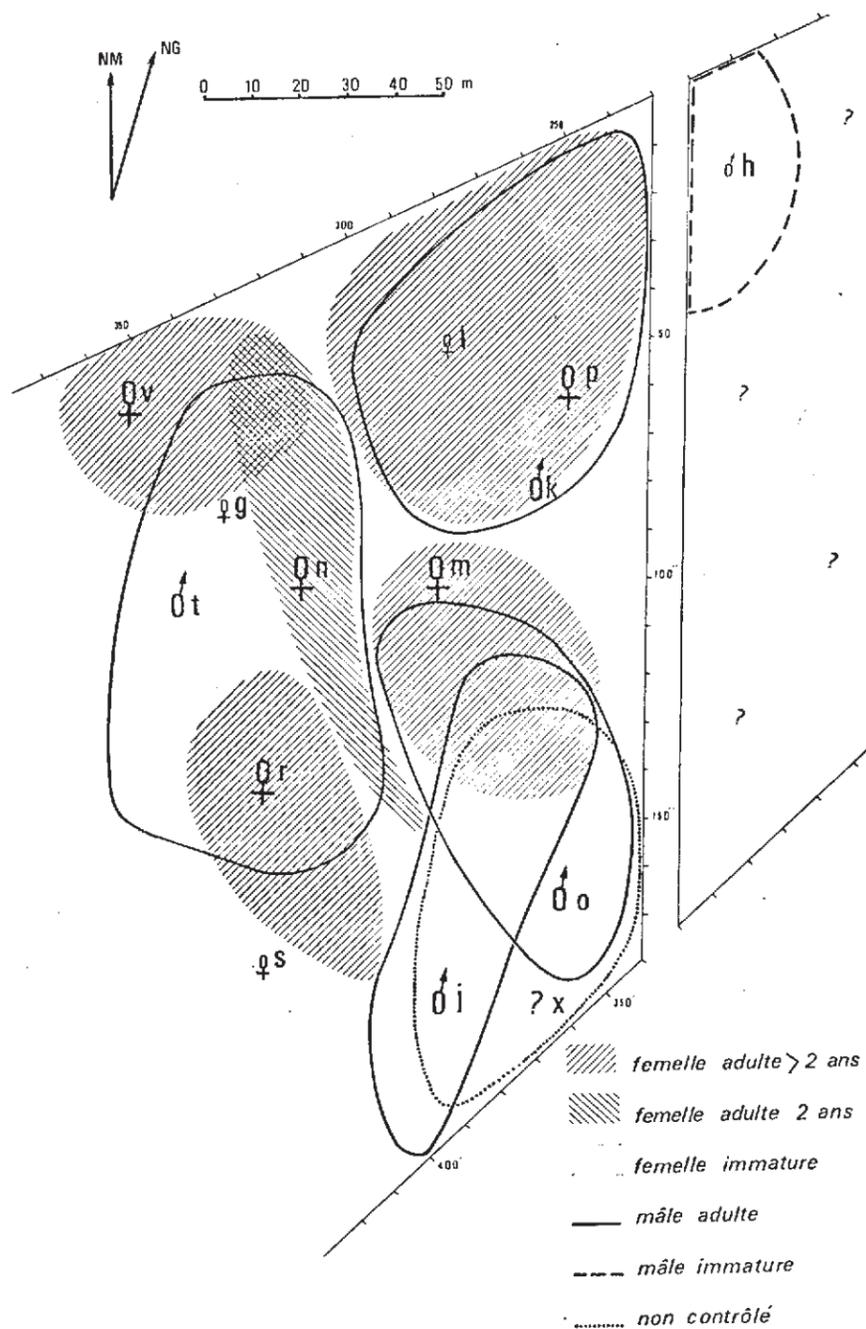


Figure 10 - Carte des territoires individuels de la population de Lépilémurs étudiée à Berenty (septembre-octobre 1970). On peut remarquer la superposition des territoires des mâles adultes (en trait plein) avec ceux des femelles (hachurés ou grisés). Les jeunes femelles (environ 10 mois) sont encore à proximité de leurs mères alors gestantes. Les femelles adultes ont des territoires séparés. Les nombres indiqués sur la carte correspondent à des points de repère disposés le long des pistes. Partant des points numérotés, des fils tendus dans le sous-bois ont permis de faire un relevé précis.

III.2 - Structures sociales déterminées par l'utilisation de l'habitat.

Nous pouvons considérer que les ressources alimentaires (les arbres producteurs de fruits consommables, par exemple) sont réparties de façon homogène à condition de nous situer à une échelle convenable. Par exemple, on pourra trouver pratiquement le même nombre d'arbres d'une espèce très commune dans deux domaines vitaux ayant un hectare de superficie alors qu'une espèce rare distribuée au hasard sera dans l'un et pas dans l'autre. Si l'on considère alors deux domaines vitaux adjacents de 100 hectares ou plus, nous aurons des chances de trouver certaines espèces rares distribuées de façon plus homogène entre ces deux domaines vitaux.

Considérant un certain type d'alimentation qui détermine une biomasse optimum dans un milieu donné, un Prosimien qui vit en grandes bandes aura une surface moyenne exploitée par le groupe qui contiendra plusieurs arbres peu communs en nombre suffisant pour être utilisés comme ressource alimentaire; par contre, une autre espèce de Prosimien de même type écologique, mais qui vit en petits groupes avec par conséquent une plus petite surface exploitée, ne pourra utiliser que les espèces d'arbres les plus communes comme ressources alimentaires. L'exemple des deux espèces sympatriques du genre *Lemur* étudiées par SUSSMAN (section II.5) illustre ce principe de stratégie alimentaire qui dépend directement de la structure sociale. Cette interdépendance a pu provoquer une forte pression sélective en faveur des structures sociales les mieux adaptées.

Des combinaisons plus complexes peuvent se réaliser par exemple lorsque le domaine vital est grand, avec une surface moyenne exploitée relativement petite; ce système à large superposition des domaines et tolérance entre groupes peut permettre à une espèce formant des groupes peu nombreux d'utiliser des ressources relativement dispersées. Même chez les Prosimiens nocturnes et solitaires, il existe certaines relations entre l'alimentation et les structures sociales à cause des différents systèmes de chevauchement des territoires (CHARLES-DOMINIQUE, 1974-b;1977-a).

III.3 - Apprentissage alimentaire et traditions sociales

Le jeune Prosimien, accroché à la fourrure de sa mère, commence son éducation alimentaire en prélevant des fragments de fruits ou d'Insectes dans la main ou dans la bouche de sa mère. Ces fragments ont en général une faible valeur nutritive: par exemple, un jeune *Perodicticus potto* ne saisira qu'une patte d'Insecte pour la mâcher ou la sucer (CHARLES-DOMINIQUE, 1971; 1977-a), mais la perception de ce goût particulier sera certainement d'une grande importance pour son comportement alimentaire futur. La stratégie alimentaire spécifique du Potto adulte, basée sur la consommation de proies répulsives, est conditionnée dès le départ par le comportement alimentaire du jeune.

Figure 11 - Jeunes Prosimiens au cours de leurs premiers essais d'aliments

A - *Microcebus coquereli* juvénile prélevant quelques fragments d'une Sauterelle que sa mère est en train de consommer (photo prise à l'animalerie de Brunoy par E. PAGES).

B - Le jeune *Lemur catta* accroché à la fourrure de sa mère peut aussi saisir quelques fragments de nourriture et occasionnellement les goûter (photo prise à Berenty, dans le Sud de Madagascar, par C.M. HLADIK, 576 bis P).

Le *Microcebus coquereli* juvénile qui s'approche de sa mère, la tête tournée de côté peut prélever ainsi quelques fragments des proies (Figure 11-A). De cette façon, il apprend à connaître le goût de beaucoup d'Insectes avant de pouvoir lui-même les capturer (E. PAGES, communication personnelle). CHARLES-DOMINIQUE a observé dans la nature le jeune *Galago elegantulus* suivant sa mère le long des tiges de *Entada gigas* pour manger les exudations de gomme de cette liane. Dès que la mère baisse la tête pour consommer la gomme, le jeune se précipite près d'elle pour en prélever une partie. Le jeune Lémur, encore allaité par sa mère, joue autour d'elle et à l'occasion, il collecte quelques feuilles (Figure 11-B).



A



B

Pendant une grande partie de sa première année de vie, le jeune Prosimien peut observer quelques congénères, et apprendre quelles sont les ressources alimentaires disponibles dans son milieu, selon les cycles saisonniers. *Galago demidovii*, par exemple, est ainsi "dépendant" pendant 6 à 8 mois (CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a et communication personnelle): il suit à courte distance sa mère ou une autre femelle associée à sa mère, ou encore le mâle dominant.

Pendant cette période d'apprentissage, la réponse est variable. Le stimulus peut être négatif et suivi par une modification de comportement alimentaire: par exemple, un jeune *Galago alleni* qui avait été sérieusement intoxiqué après avoir essayé de manger la femelle du papillon *Anaphe sp.* refusa de consommer tous les papillons qu'on lui présenta pendant plusieurs semaines. Ce processus d'apprentissage par le conditionnement aversif est toujours très rapide (un seul essai le plus souvent).

Par contre, ce processus d'apprentissage des choix alimentaires positifs peut être très long et il existe d'importantes différences entre les espèces selon leurs aptitudes à apprendre (RUMBAUGH, 1977). Les facteurs écologiques, et la nécessité pour chaque espèce de s'adapter aux caractéristiques du milieu ont pu sélectionner certaines de ces différences interspécifiques (COOPER, 1977). L'aptitude à "oublier" un conditionnement acquis semble être le début de la flexibilité comportementale développée à des degrés différents chez quelques formes nocturnes et chez la plupart des Prosimiens diurnes (COOPER, en préparation).

Les espèces grégaires ont la possibilité d'apprendre sur de plus longues périodes que les "solitaires". Dans les groupes, en effet, les jeunes apprennent au contact de leurs congénères juvéniles et adultes aussi bien les choix alimentaires que les itinéraires à pratiquer et toutes les autres stratégies importantes: il y a une mémoire du groupe qui supplée en partie la mémoire individuelle et joue un rôle

important dans le développement et le maintien des traditions sociales. L'exploitation du milieu peut alors s'appuyer sur des stratégies complexes permettant l'utilisation saisonnière d'un grand nombre d'espèces avec des cycles de production très variés.

IV - ASPECTS PARTICULIERS DE LA SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE CHEZ LES PROSIMIENS.

IV.1 - La flexibilité des différents types de régimes alimentaires.

Les études de terrain entreprises sur l'écologie des Prosimiens ont souvent montré qu'une espèce pouvait exploiter plusieurs types de milieux. Certains Prosimiens possèdent de grandes possibilités d'adaptation; mais dans de nombreux cas ces possibilités varient selon les populations locales parmi lesquelles existent plusieurs sous-espèces bien différenciées: il en va ainsi pour *Loris tardigradus*, *Galago senegalensis* et *Galago crassicaudatus* (voir section II-3).

D'autres espèces comme *Microcebus murinus*, qui vit dans le Sud de Madagascar et dans les forêts décidues le long de la Côte Ouest, ainsi que *Galago demidovii* qui occupe de vastes espaces dans la forêt dense humide d'Afrique Centrale et de l'Ouest, ne présentent pas de différenciations locales évidentes. Pourtant il y a de nombreuses différences entre les divers milieux exploités, en particulier en ce qui concerne les ressources alimentaires provenant d'espèces végétales différentes de composition en général très variable. Ainsi ces Prosimiens peuvent être considérés comme plus "plastiques" que ceux localisés dans une zone géographique limitée.

En ce qui concerne les cinq Prosimiens sympatriques nocturnes étudiés par CHARLES-DOMINIQUE dans la forêt dense de Makokou (voir section II.2 et II.3), tous les exemples présentés ci-dessus sont pris exclusivement dans la forêt primaire. Ces cinq espèces vivent également en forêt secondaire, et dans plusieurs des articles cités en références, CHARLES-DOMINIQUE a présenté les

résultats d'observations dans ce milieu secondaire. Malgré la proximité et les conditions climatiques identiques dans ces deux milieux, les espèces végétales en présence sont très différentes et la faune entomologique diffère au moins en partie. Chaque espèce de Prosimien aura donc une alimentation très différente selon son habitat primaire ou secondaire.

Les disponibilités alimentaires sont également liées aux variations saisonnières parfois très importantes. Pour une espèce donnée, le régime alimentaire peut différer davantage au cours des cycles saisonniers qu'il ne diffère, à un moment donné, de celui des espèces sympatriques: cela apparaît d'après les durées des temps d'ingestion des divers aliments de *Lemur catta* et de *Propithecus verreauxi* observés par JOLLY (1966) et RICHARD (1973). Chez les Cheirogalinés (sauf chez *Microcebus coquereli*), ces variations saisonnières dans l'alimentation sont suivies par des cycles physiologiques (PETTER-ROUSSEAU, 1974; PERRET, 1972 et 1974) qui subsistent en captivité et se traduisent par une variation de la quantité de nourriture consommée, même si l'on offre régulièrement à l'animal la même ration alimentaire (ANDRIANTSIFERANA et RAHANDRAHA, 1973; PETTER-ROUSSEAU et HLADIK, en préparation).

D'importants changements d'alimentation se produisent nécessairement chez les Prosimiens captifs. Chez certaines espèces, ces changements peuvent être importants sans pour autant provoquer de troubles apparents: ce sont les espèces les plus "plastiques" observées dans la nature (dans les genres *Lemur* et *Galago*, par exemple). Pour des genres comme *Indri*, *Propithecus*, *Lepilemur*, *Phaner* et *Cheirogaleus*, dont le régime dans la nature est beaucoup plus spécialisé, l'adaptation aux conditions de captivité est fort délicate et rarement suivie de la reproduction de l'espèce. Toutefois, *Lepilemur ruficaudatus* et *Cheirogaleus medius* se sont récemment reproduits en captivité au Laboratoire de Brunoy.

Les Prosimiens qui utilisent les ressources alimentaires les plus communes (feuillages) ou les ressources disponibles tout au long de l'année (gommes) n'ont pas besoin d'une grande adaptabilité, à la seule condition que la composition du

régime se maintienne très constante et entretienne leur flore bactérienne intestinale. Ces espèces ne peuvent s'adapter à des changements brutaux, ce qui ne signifie pas qu'elles soient plus fragiles que les espèces "plastiques". Au contraire, dans leur milieu naturel, elles sont plus efficaces que leurs concurrents et peuvent maintenir une biomasse très élevée.

L'adaptabilité des Prosimiens dépend des caractères particuliers de leur tractus digestif. Les mouvements de mastication peuvent être acquis très tôt en fonction de la forme des dents (KAY et HIIEMAE, 1974) et ne sont guère modifiables par la suite. A l'inverse, le tractus intestinal peut subir des transformations drastiques dans ses proportions (HLADIK, 1967), ce qui peut être considéré comme une adaptation à un changement d'alimentation. Ces changements ne s'appliquent en fait qu'à un tractus digestif peu différencié (ne possédant pas de grandes cavités destinées à la fermentation bactérienne). Les proportions générales du tractus digestif sont liées à l'alimentation (HLADIK, 1967, AMARESINGHE *et al.*, 1971; CHIVERS et HLADIK, en préparation et voir Troisième partie du présent volume): les espèces animalivores et frugivores possèdent un long intestin grêle, alors que l'extension du caecum et de l'intestin postérieur caractérise les espèces folivores ou consommatrices de gommes; mais des adaptations physiologiques et comportementales comme la caecotrophie ont autant d'importance que les caractères morphologiques.

IV.2 La caecotrophie du Lépilemur

Le mécanisme physiologique et comportemental particulier concernant la digestion de *Lepilemur leucopus* a été décrit par CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971 (voir Volume II, page 58) et analysé par HLADIK *et al.* 1971 (Volume II, page 91). Les observations récentes effectuées à Brunoy sur *Lepilemur ruficaudatus* (PETTER, communication personnelle) qui présente un comportement similaire, permettent de penser qu'il s'agit là d'un trait commun à toutes les espèces du genre *Lepilemur*.

Lepilemur leucopus, qui se nourrit surtout de feuilles crassuléscentes, de fleurs et de quelques fruits, réingère une

partie de ses matières fécales, comme le fait le Lapin (TAYLOR, 1940); mais ces matières ne présentent pas l'aspect particulier des "caecotrophes" très différentes des fèces habituelles du Lapin.

La nourriture de *Lepilemur leucopus* pendant notre période d'observation, consistait principalement en un mélange des feuilles et des fleurs des deux espèces d'*Alluaudia* (voir Volume II, page 42) dont la composition moyenne est la suivante: 15,1 % de protéines, 2,7 % de lipides, 5,8 % de sucres solubles, 16,7 % de cellulose, 9,1 % de matière minérales; le reste de la matière sèche consiste en "fibres", surtout hémicellulose et lignine. Une très faible quantité d'hémicellulose est hydrolysée, les hémicelluloses étant lentement hydrolysées par la suite. Une partie de ces aliments partiellement décomposés dans le caecum, passe très rapidement le côlon et l'animal les réingère en se léchant l'anus à certains moments de la journée. Cette nourriture particulière est plus concentrée en protéines (45,8 %) que l'aliment initial. Les composants solubles, résultant de la fermentation bactérienne, sont absorbés au cours de ce deuxième passage à travers le tractus digestif.

Grâce à cette stratégie physiologique particulière, *Lepilemur leucopus* peut utiliser un régime alimentaire à faible apport énergétique (en fait, l'alimentation la plus pauvre jamais observée chez un Primate).

Le tractus digestif de *Galago elegantulus* ressemble à celui de *Lepilemur leucopus* et possède la même fonction de fermentation bactérienne des carbohydrates hautement polymérisés (les gommes sont des composés de pentoses). On pouvait supposer, en raison de cette similitude, que les deux espèces auraient le même comportement (caecotrophie). Nous avons observé un *Galago elegantulus* pendant 36 heures d'affilée (l'animal était maintenu en captivité au Gabon, et nourri de gommes prélevées dans la nature) sans observer le moindre signe de caecotrophie. Ce comportement semble donc se limiter à un seul genre chez les Primates: *Lepilemur*.

IV.3 L'alimentation artificielle des Prosimiens: le Gâteau "G 3" des Prosimiens de Brunoy.

Un problème général qui se pose pour le maintien des Primates en captivité est de leur fournir la base alimentaire indispensable (WACKERNAGEL, 1966; 1968). C'est ce qui a été réalisé avec succès dans plusieurs zoos, en particulier à Bâle où certaines espèces de Singes folivores, réputés "inadaptables" ont été maintenues en excellente condition. Ce succès est dû en partie à l'introduction d'un mélange de grains crus appelé improprement "gâteau à singes" auquel sont incorporées les matières minérales et les vitamines en quantité convenable pour éviter toute carence alimentaire.

TABLEAU II - Recette du gâteau "G 3" des Prosimiens de Brunoy - Pour faire 12 kg (poids frais) à conserver au congélateur.

Dans un faitout de 12 litres, verser successivement:

- 5 litres d'eau (mettre sur le feu)
- 2 kg de semoule (remuer le mélange en chauffant)
- 1 kg de fromage blanc, 40% de matières grasses
- 1 kg de fromage blanc maigre
- 250 g de beurre (continuer de mélanger mais arrêter le chauffage)
- 36 oeufs (environ 1800 g au total)
- une boîte de lait concentré sucré (397 g)
- 10 g de sel
- 100 g de fructose pur
- 300 g de saccharose (continuer de tourner le mélange jusqu'à ce qu'il refroidisse)

Ce mélange peut être alors disposé dans 25 boîtes plastiques contenant chacune environ 500 g - Ajouter alors :

- 5 gouttes de "Vitapaulia" (Proligo - 78800 Houilles) dans chacune des boîtes lorsque le mélange est refroidi mais pas encore durci.

Dans notre animalerie de Brunoy, nous avons testé plusieurs types de compléments alimentaires: le "Gâteau à Singe" n'est pas accepté par les petites espèces de Prosimiens qui n'ingèrent volontiers que les mélanges à fine structure. Nous avons préparé un "gâteau" à base de semoule cuite dont la composition fut établie d'après celle de l'alimentation naturelle des petites espèces de Callithricidae (HLADIK *et al.* 1971, Volume II, page 217) car à l'époque aucune donnée sur le régime naturel des Prosimiens n'était disponible.

TABLEAU III - Composition du gâteau "G 3" des Prosimiens de Brunoy

Eau : 64,9 % du poids frais			
Pourcentage du poids sec:		Minéraux	1,53
Glucides	54,1	dont	
Protides	22,2	Calcium	0,38
Lipides	22,1	Phosphore	0,404

Le gâteau "G 3" (Troisième formule mise au point par Mme GRANGE) des Prosimiens de Brunoy est riche en protéines et en lipides (Tableaux II et III). Toutes les espèces de Prosimiens l'acceptent (parfois au bout de quelques jours). Il n'est donné qu'en petite quantité en tant que supplément alimentaire et non comme aliment de remplacement, selon la formule pratiquée au Zoo de Bâle (WACKERNAGEL, communication personnelle) ce gâteau s'est révélé très efficace, ajouté à une nourriture équilibrée pour maintenir certaines espèces délicates comme *Lepilemur ruficaudatus* et *Microcebus coquereli* en excellentes conditions de reproduction.

V - COMPOSITION DES ALIMENTS ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES PROSIMIENS.

V-1. La régulation du comportement alimentaire

Le rôle des noyaux hypothalamiques dans la régulation de la faim et de la satiété a été démontré chez plusieurs espèces de Mammifères y compris des Primates. Parallèlement à ce système de régulation lié à la variation de la composition du milieu interne, l'effet immédiat dû à la stimulation gustative peut jouer un rôle très important (LE MAGNEN, 1966; ASCHKENAZY-

La digestion et l'assimilation des aliments entraînent une variation dans la composition du milieu interne qui est l'origine d'un conditionnement opérant dans sa forme la plus simple: la "récompense" est l'effet bienfaisant que l'animal perçoit à long terme. Ce seul processus détermine la sélection du "bon" aliment, car, inversement, l'ingestion d'une substance toxique ou l'utilisation courante de plusieurs aliments, qui, associés, forment un régime mal équilibré, provoquent un conditionnement aversif, en raison de l'effet physiologique désagréable qui en résulte.

Néanmoins, un conditionnement "positif" par la stimulation directe des papilles gustatives et l'effet "agréable" qui peut en résulter se combine aux réactions précédentes. Les différentes possibilités de combinaison de ces deux réactions peuvent expliquer les différences dans le comportement alimentaire des divers Prosimiens.

V.2 - Le conditionnement alimentaire en conditions naturelles

Chez les Lorisinés, l'effet à long terme de l'ingestion des aliments paraît être nettement prédominant lorsqu'ils consomment des proies répulsives; cependant, leurs préférences pour des proies plus comestibles, quand elles sont disponibles (voir section I-2, page 6) montrent bien que la réponse immédiate (l'effet agréable de la stimulation gustative) joue aussi, sans doute dans une moindre mesure, un rôle dans le déterminisme des choix alimentaires.

Dans la nature, le conditionnement par cet effet immédiat de la stimulation gustative est probablement très important. Il permet, par une motivation additionnelle, d'augmenter "l'efficacité" des espèces du grade 2 (voir page 36) aussi bien que celles du grade 1 qui consomment des fruits en quantités variables mais souvent indispensable pour compléter l'énergie apportée par les proies. En général, ces espèces exploitent un vaste domaine dans lequel des ressources alimentaires très dispersées doivent être détectées et collectées. Comme l'a

montré PARIENTE (1976), la vision joue un rôle prédominant pour la détection des proies mobiles. L'ouïe peut également intervenir dans certains cas (voir page 44). La vision des couleurs, même imparfaite, est très importante chez les espèces diurnes, pour accentuer le contraste de certains fruits sur le fond vert du feuillage. Dans tous ces cas, la stimulation gustative due aux substances solubles comme les sucres et les acides organiques, peut renforcer considérablement la motivation, car cette stimulation constitue en elle même une "récompense" provoquant le conditionnement "positif".

Les Prosimiens du grade 3 (qui utilisent exclusivement la production primaire) seraient beaucoup plus conditionnés à ingérer leurs aliments spécifiques par le processus à long terme dont la "récompense" est constituée d'un ensemble de sensations diffuses allant jusqu'à l'état de satiété. Ceci est net, en particulier, lorsqu'on effectue des tests de conditionnement opérant sur *Hapalemur griseus*: la récompense, un morceau de concombre par exemple, représente un faible apport énergétique comparé aux fruits sucrés et aux Insectes; de ce fait, le conditionnement nécessite une longue période pour devenir effectif (COOPER, communication personnelle). Chez les espèces folivores et frugivores néanmoins, l'importance relative de la stimulation gustative peut expliquer les différences qui existent dans la stratégie alimentaire, en particulier, entre les espèces sympatriques de *Lemur*, *Lemur fulvus* et *Lemur catta* (voir page 56). Cet exemple, de même que les autres observations sur les cas de sympatrie entre espèces des genres *Lemur* et (ou) *Propithecus*, montre qu'il serait nécessaire d'étudier plus en détail la composition des espèces végétales pour expliquer les différences de stratégies alimentaires. L'exemple des populations de Simiens du Sri Lanka présenté dans la Deuxième partie de ce mémoire semble montrer, en effet, que les différences interspécifiques dans les choix alimentaires ne sont pas dues uniquement à l'effet à long terme. On peut prévoir qu'une étude neurophysiologique montrera des différences interspécifiques dans le domaine de la stimulation (ou la perception) gustative. La sélection de ces caractères sensoriels auraient permis de "fixer" au cours de l'évolution les différentes

stratégies alimentaires. Ainsi, quelques espèces spécialisées sur des ressources riches et dispersées, auraient les réponses gustatives les plus fortes, tandis que celles qui utilisent les ressources plus communes et les moins riches, seraient essentiellement motivées par l'effet à long terme.

VI - DISCUSSION ET CONCLUSION

Les conditionnements qui déterminent l'efficacité des Prosimiens dans l'utilisation des ressources du milieu forestier, sont donc dû à la fois aux éléments nutritifs de la nourriture ingérée et à divers éléments sapides qui n'ont pas forcément de valeur sur le plan nutritionnel.

Dans les plantes, il y a de nombreuses substances qui ne sont pas assimilables mais jouent un rôle (nocif en général) dans la réaction physiologique et sensorielle de l'animal qui les consomme. Ces substances ont été appelées "composés secondaires" ou "allelochemicals" (WHITTAKER et FEENEY, 1971). Ils peuvent agir sur les Insectes comme agents répulsifs ou attractifs. On trouve également le même type de substances chez les Invertébrés: les sécrétions de glandes répugnatoires de plusieurs Insectes peuvent être l'un de ces composants secondaires (souvent pris chez la plante que l'Insecte a consommée et concentrée ou modifiée chimiquement). Chez les Prosimiens qui se nourrissent d'Insectes répulsifs, l'effet répulsif est inversé en effet attractif (voir pages 8 et 42).

Les "substances secondaires" de nombreuses plantes, (alcaloïdes, tannin, saponines glucosides, etc...) peuvent aussi jouer le même rôle ambigu dans l'orientation du comportement alimentaire de plusieurs espèces de Prosimiens. En fait nous ne connaissons encore que très peu de choses sur la composition des plantes alimentaires des Prosimiens et la plupart des considérations publiées à ce jour sur l'effet des "substances secondaires" sont purement spéculatives. Les données sur l'alimentation des Primates Simiens présentées dans la seconde partie de ce mémoire ont révélé qu'il n'y avait que très peu de cas où les choix alimentaires étaient déterminés par les concentrations des

substances toxiques dans les fruits et (ou) les feuilles. Dans la plupart des cas, ces concentrations sont très faibles et les substances secondaires ne jouent pas de rôle répulsif. Beaucoup d'aliments consommés par les Simiens le sont également par les Prosimiens et produisent un effet identique. L'effet attractif peut aussi être considéré comme une "fonction" des substances solubles (notamment des sucres) auxquelles il est nécessaire d'ajouter des substances odorantes (huiles essentielles, alcools, esters, etc...). Le conditionnement alimentaire provoqué par l'effet à long terme des éléments assimilables peut être associé à l'odeur et au goût de ces "composés secondaires" et le goût être lui-même ou devenir par la suite l'élément de "récompense". L'effet de substances sapides ou odorantes des plantes peut donc être attractif d'emblée ou le devenir à la suite d'une inversion de leur rôle d'origine comme dans le cas des Insectes répulsifs. La présence de telles substances est indispensable pour maintenir des stratégies alimentaires des Prosimiens appartenant aux grade 2 et 3 qui utilisent les ressources alimentaires les plus dispersées.

La géophagie (ingestion de terre) observée par POLLOCK sur *Indri indri* (voir page 58) représente une stratégie alimentaire très différente: il a été montré que chez de nombreux Primates folivores qui consomment un peu de terre, la concentration des matières minérales nécessaires en tant qu'éléments nutritifs, est plus faible dans la terre ingérée que dans les feuillages utilisés comme nourriture (HLADIK et GUEGUEN 1974; volume II page 337 et section III.3 de la seconde partie de ce volume). Une des fonctions possibles de cette ingestion de terre pourrait être l'adsorption des tannins ou autres substances secondaires, ce qui permettrait donc d'étendre les choix alimentaires à des espèces peu comestibles sans cet additif.

Nous espérons pouvoir vérifier l'ensemble de ces dernières hypothèses lorsque nous connaîtrons mieux la composition des aliments consommés par les Prosimiens.

Ces recherches sur le comportement alimentaire devront nécessairement être complétées en laboratoire par des tests de détermination des capacités psychosensorielles,

notamment en ce qui concerne les seuils de stimulation gustative par les éléments nutritifs et par les composés secondaires, chez les différentes espèces de Prosimiens. Les résultats de ces tests permettraient d'expliquer les adaptations comportementales aux différentes ressources alimentaires du milieu forestier.

REFERENCES

(PREMIÈRE PARTIE)

- AMERASINGHE, F.P., VAN CUYLENBERG, B.W.B. et HLADIK, C.M.
 1971 Comparative histology of the alimentary tract of Ceylon Primates in correlation with the diet. *Ceylon Journal of Science; Biological sciences*, 9, 75-87.
- ANDRIANTSIFERANA, R. et RAHANDRAHA, T.
 1973 Variations saisonnières du choix alimentaire spontané chez *Microcebus murinus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 277: 2025-2028.
- ASCHENASY-LELU, P.
 1966 Le rôle des caractéristiques sensorielles et des propriétés nutritives des aliments dans la régulation du comportement alimentaire. In "*Méthodes subjectives et objectives d'appréciation des caractères organoleptiques des denrées alimentaires*". (Journées scientifiques du Centre National de Coordination des Etudes sur l'Alimentation). XIV. 55-101, C.N.R.S., Paris.
- BEARDER, S.K. et DOYLE, G.A.
 1974 Ecology of bushbabies, *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behavior in the field. In "*Prosimian Biology*" R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER, eds, 109-130. Duckworth, London.

- BISHOP, A.
1964 Use of the Hand in lower Primates. In "*Evolutionary and Genetic Biology of Primates*", J. BUETTNER-JANUSCH, ed. vol 2, 133-225. Academic Press, New York.
- BOURLIERE, F.
1974 How to remain a Prosimian in a Simian world. In "*Prosimian Biology*", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER eds, 17-22, Duckworth, London.
- BUDNITZ, N. et DAINIS, K.
1975 *Lemur catta* : Ecology and Behavior In "*Lemur Biology*", I. TATTERSALL and R.W. SUSSMAN eds, 219-235, Plenum Press, New York and London.
- CHARLES-DOMINIQUE, P.
1966 Analyses de contenus stomacaux d'*Arctocebus calabarensis*, *Perodicticus potto*, *Galago alleni*, *Eutoticus elegantulus*, *Galago demidovii*. *Biologia Gabonica*, 2 : 347-353.
1971-a Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biologia gabonica*, 7 : 121-228.
1971-b Sociologie chez les Lémuriens. *La Recherche*, 15 : 780-781
1972 Ecologie et Vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). In "*Behaviour and Ecology of Nocturnal Prosimians*", *Advances in Ethology, Zeitschrift für Tierpsychologie*, Suppl. 9, 7-41, Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
1974-a Ecology and feeding behaviour of five sympatric lorises in Gabon. In "*Prosimian Biology*", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER, eds; 131-150. Duckworth, London.
1974-b Vie sociale de *Perodicticus potto* (Primates, Lorises): Etude de terrain en forêt équatoriale de l'Ouest africain au Gabon. *Mammalia*. 38 : 355-379.
1974-c Aggression and territoriality in nocturnal Prosimians. In "*Primate aggression, Territoriality and Xenophobia. A comparative Perspective*." R.L. HOLLOWAY, ed, 31-48, Academic Press, New York and London.

- 1975 Nocturnality and Diurnality : an ecological interpretation of these two modes of life by an analysis of the higher vertebrate fauna in tropical forest ecosystem. In "*Phylogeny of the Primates, an interdisciplinary approach*", W.P. LUCKETT and F.S. SZALAY, eds, 69-88, Plenum Publishing Co., New York.
- 1976 Les gomme dans le régime alimentaire de *Coua cristata* à Madagascar. *L'Oiseau et la Revue française d'Ornithologie*, 46 : 174-178.
- 1977-a *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Duckworth, London.
- 1977-b Urine marking and territoriality in *Galago alleni* (Waterhouse, 1837; Lorisoidae, Primates) - A field study by radio-telemetry. *Zeitschrift für Tierpsychologie*.
- 1977-c Social structures of nocturnal Lemurs: from solitary to gregarious . In "*Behavioural factors in Prosimian Evolution*" G.A. DOYLE, ed. In "*Recent advances in Primate Evolution*" D.J. CHIVERS, ed. (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society. Academic Press, London (sous presse).
- CHARLES-DOMINIQUE, P. et BEARDER, S.K.
1977 Field studies of Lorisid Behavior : methodological aspects. In : *The Study of Prosimian Behavior*. G.A. DOYLE et R.D. MARTIN Academic Press.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. et HLADIK, C.M.
1971 Le *Lepilemur* du Sud de Madagascar: Ecologie, Alimentation et Vie sociale. *La Terre et la Vie*, 25 : 3-66
- CHARLES-DOMINIQUE, P. et MARTIN, R.D.
1970 Evolution of Lorises and Lemurs. *Nature*, 227 : 257-260.
- COOPER, H.
1976 Learning abilities of Prosimians. In "*Cognition and learning*", A.M. SCHRIER and R.E. PASSINGHAM, eds (Proceedings of the sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London, (sous presse).

DOYLE, G.A.

1974-a Behavior of Prosimians. In "Behavior of Nonhuman Primates", vol 5
A.M. SCHRIER and F. STOLLNITZ, Academic Press, New York.

1974-b The behaviour of the lesser bushbaby *Galago senegalensis moholi*.
In: "Prosimian Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER eds,
213-231. Duckworth, London.

DOYLE, G.A. et MARTIN, R.D.

1974 The study of prosimian behaviour. In "Prosimian Biology",
R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER, eds; 3-14. Duckworth,
London.

ELLIOT, O. et ELLIOT, M.

1967 Field notes on the slow Loris in Malaya. *J. of Mammalogy*, 48,
497-498.

FOGDEN, M.P.L.

1974 A preliminary field study of the western Tarsier *Tarsius baccanus*,
Horsefield. In "Prosimian Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and
A.C. WALKER, eds. 151-165. Duckworth, London.

GAUTIER-HION, A.M.

1971 L'écologie du Talapoin du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25 : 427-490

HILL, W.C.O.

1953 *Primates Comparative Anatomy and Taxonomy. I. Strepsirhini*.
University Press, Edinburgh.

1955 *Primates Comparative Anatomy and Taxonomy. II. Haplorhini:*
Tarsioidae. University Press, Edinburgh.

HINDE, R.A.

1966 *Animal behaviour. A synthesis of Ethology and Comparative*
Psychology. Mc Graw-Hill, New York.

HLADIK, A.

1977 Phenology of leaf production in rain forest of Gabon :
Distribution and composition of food for Folivores. In "The
Ecology of arboreal Folivores", G.G. MONTGOMERY, ed. Smithsonian
Institution, Washington. (sous presse).

HLADIK, A. et HLADIK, C.M.

1969 Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt
de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23 : 25-117.

HLADIK, C.M.

1967 Surface relative du tractus digestif de quelques Primates,
morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le
régime alimentaire. *Mammalia*, 31 : 120-147.

1973 Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits
en forêt gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27 : 343-413.

1975 Ecology, diet and social patterning in old and new world Primates.
In : "Socioecology and Psychology of Primates", R.H. TUTTLE, ed,
3-35, Mouton, The Hague.

1977-a Adaptatives strategies of Primates in relation to leaf eating.
In : "The ecology of arboreal Folivores", G.G. MONTGOMERY ed,
Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

1977-b A comparative study of the feeding strategies of two sympatric
species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*
In: "Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in
Lemurs, Monkeys and Apes". T.H. CLUTTON-BROCK, ed, Academic Press,
London (sous presse).

1977-c Field methods for processing food samples. In : "Primates ecology :
Studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and
Apes". T.H. CLUTTON-BROCK, ed, Academic Press, London (sous presse)

HLADIK, C.M. et CHARLES-DOMINIQUE, P.

1974 The behaviour and ecology of the sportive Lemur (*Lepilemur muste-*
linus) in relation to its dietary peculiarities. In : "Prosimian
Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER, eds, 23-37.
Duckworth, London.

HLADIK, C.M. et GUEGUEN, L.

1974 Géophagie et Nutrition minérale chez les Primates sauvages.
C.R. Acad. Sc. Paris, 279, 1393-1396.

- HLADIK, C.M. et HLADIK, A.
 1967 Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia Gabonica*, 3, 43-58.
 1972 Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26: 149-215.
- HLADIK, C.M.; HLADIK, A.; BOUSSET, J.; VALDEBOUZE, P.; VIROBEN, G et DELORT-LAVAL, J.
 1971 Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia Primatologica* 16 : 85-122.
- HLADIK, C.M.; CHARLES-DOMINIQUE, P.; VALDEBOUZE, P.; DELORT-LAVAL, J. et FLANZY, J.
 1971 La caecotrophie chez un Primate du genre *Lepilemur*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272 : 3191-3194.
- IWAMOTO, T.
 1974-a A bioeconomic study on a provisioned troop of Japanese Monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) at Koshima Islet, Miyazaki. *Primates*, 15 : 241-262.
 1974-b Food Resource and the feeding activity studies of the Gelada society (III). In "Contemporary Primatology", S. KONDO, M. KAWAI et A. EHARA eds, 475-480, Basel: S. Karger.
- JAMESON, E.W. et MEAD, R.A.
 1964 Seasonal changes in body fat, and basic weight in *Citellus lateralis*, *Entomias speciosus* and *Entomias amoum*. *J. of Mammalogy*. 45, 359-365.
- JOLLY, A.
 1966 *Lemur Behavior*, University of Chicago Press, Chicago.
- KAY, R.F. et HILMEL, K.M.
 1974 Mastication in *Galago crassicaudatus* : a cinefluorographic and occlusal study. In *Prosimian Biology*, R.D. MARTIN, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds; 501-530. Duckworth, London.
- KAY, R.F. et HILLANDER, W.
 1977 The dental structure of Mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangeroidea (Marsupialia). In : "The ecology of Arboreal Folivores". G.G. MONTGOMERY ed. Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

- KING, G.
 1974 The feeding and nutrition of Lemurs (*Lemur sp.*) at the Jersey Zoological Park. *The Jersey Wildlife Preservation Trust; Annual Report of 1974*. 81-96.
- LE MAGNEN, J.
 1966 Les bases sensorielles de l'analyse des qualités organoleptiques. In : "Méthodes subjectives et objectives d'appréciation des caractères organoleptiques des denrées alimentaires (Journées scientifiques du Centre National de Coordination des Etudes sur l'Alimentation). XIV. 1-54, C.N.R.S., Paris.
- LEVINA, R.E.
 1957 *Dispersal of fruits and seeds* (en Russe); Université de Moscou.
- MARTIN, R.D.
 1972-a A preliminary field study of the lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). In: "Behaviour and ecology of Nocturnal Prosimians", *Advances in Ethology, Zeitschrift für Tierpsychologie*, Suppl. 9 43-89, Verlag Paul Parey, Berlin et Hambourg.
 1972-b Adaptative radiation and behaviour of the Malagasy Lemurs. *Philosophical transaction of the Royal Society of London*. 264 : 295-352.
 1973 A review of the Behaviour and Ecology of the Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). In : "Comparative Ecology and Behaviour of Primates". R.P. MICHAEL et J.H. CROOK, eds). 1-68, Academic Press, London.
- NAPIER, J.R. et WALKER, A.C.
 1967 Vertical clinging and leaping, a newly recognised category of locomotor behaviour among Primates. *Folia Primatologica*, 6 : 204-219.
- ODUM, E.P. et ODUM, H.T.
 1959 *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia and London.

- PAGES, E.
1977 Home range, behavior and tactile communication in a nocturnal malagasy Lemur *Microcebus coquereli*. "Behavioural factors in Prosimian Evolution", G.A. DOYLE, ed). Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society. Academic Press, London.
- PARIENTE, G.
1975 Lumière et rythme d'activité de *Phaner furcifer* (Prosimien Nocturne de Madagascar) dans son milieu naturel. *J. Physiol. Paris*. 70: 637-647.
1976 *Etude éco-physiologique de la vision chez les Prosimiens malgaches*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. C.N.R.S. N° A.O. 12352.
- PERRET, M.
1972 Recherches sur les variations des glandes endocrines, et en particulier de l'hypophyse, au cours du cycle annuel chez un Lémurien malgache : *Microcebus murinus* Miller 1777 pl XVII-XIX *Mammalia*, 36 : 482-516.
1974 Variation of endocrine glands in the lesser Mouse Lemur *Microcebus murinus*. In "Prosimian Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds, 375-387. Duckworth, London.
- PETTER, J.J.
1962 Recherche sur l'Ecologie et l'Ethologie des Lémuriens malgaches. *Memoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, A. 27: 1-146.
1977 Ecological and physiological adaptations of five sympatric nocturnal lemurs to seasonal variations in food production. In : "Feeding behaviour in relation to food availability and composition" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London.
- PETTER, J.J. et HLADIK, C.M.
1970 Observations sur le domaine vital et la densité de population de *Loris tardigradus* dans les forêts de Ceylan. *Mammalia*, 34: 394-409.
- PETTER, J.J. et PETTER-ROUSSEAU, A.
1967 The Aye-Aye of Madagascar. In : "Social communication among Primates". S.A. ALTMANN, ed. 195-205. University of Chicago Press, Chicago.

- PETTER, J.J. et PEYRIERAS, A.
1970-a Nouvelle contribution à l'étude d'un Lémurien malgache, le Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis* E. GEOFFROY) *Mammalia*, 34 : 167-193.
1970-b Observations éco-éthologiques sur les Lémuriens malgaches du genre *Hapalemur*. *La Terre et la Vie*, 24 : 356-382.
1974 A study of population density and home ranges of *Indri indri* in Madagascar. In : "Prosimian Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds, 39-48, Duckworth, London.
1975 Preliminary notes on the behavior and ecology of *Hapalemur griseus*. In: "Lemur Biology", I. TATTERSALL et R.W. SUSSMAN, eds. 281-286.
- PETTER, J.J., ALBIGNAC, R. et RUMPLER, Y.
1977 *Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens) - Faune de Madagascar*, 44, ORSTOM-CNRS, Paris.
- PETTER, J.J., SCHILLING, A. et PARIENTE, G.
1971 Observations étho-écologiques de deux Lémuriens nocturnes malgaches peu connus : *Phaner furcifer* et *Microcebus coquereli*. *La Terre et la Vie*, 25 : 287-327.
- PETTER-ROUSSEAU, A.
1974 Photoperiod, sexual activity and body weight variations of *Microcebus murinus* (Miller 1777). In : "Prosimian Biology", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE, et A.C. WALKER, eds. 365-373, Duckworth, London.
- PETTER-ROUSSEAU, A. et HLADIK, C.M.
Etude des variations de prise alimentaire chez cinq espèces de Lémuriens nocturnes en conditions climatiques simulées: corrélations avec les cycles physiologiques observés sur le terrain, à Madagascar. (en Préparation).
- PHILIPS, W.W.A.
1931 The food of the Ceylon Loris *Loris tardigradus* in captivity. *Ceylon Journal of Sciences* (B) 16 : 205-208.
- POLLOCK, J.
1975 *Behaviour and Ecology of Indri*. PhD Thesis, University of London.

POLLOCK, J.

- 1977 The ecology and sociology of feeding in *Indri indri*. In : *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. CLUTTON-BROCK, ed. Academic Press, (sous presse).

RICHARD, A.F.

- 1973 *Social organization and Ecology of Propithecus verreauxi Grandidier 1867*. PhD Thesis, University of London.
- 1974 Intra-specific variation in the social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. *Folia Primatologica*, 22 : 178-207.

SAUER, E.G.F. et SAUER, E.M.

- 1963 The South West African busbaby of the *Galago senegalensis* group. *Journal of the South West African Scientific Society*, 16 : 5-36.

STILL, J.

- 1905 Notes on the Loris in captivity. *Spolia Zeylanica, Colombo*, 3, 155.

SUSSMAN, R.W.

- 1972 *An ecological study of two Madagascan Primates: Lemur fulvus rufus (Andebert) and Lemur catta (Linnaeus)*. PhD Thesis, Duke University.
- 1974 Ecological distinctions in sympatric species of *Lemur*. In : "*Prosimian Biology*". R.D. MARTIN, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds. 75-108. Duckworth, London.

SUSSMAN, R.W. et RICHARD, A.F.

- 1974 The role of aggression among diurnal Prosimians. In : *Primate aggression, Territoriality and Xenophobia*". R.L. HOLLOWAY, ed. 49-75. Academic Press, New York.

TAYLOR, E.L.

- 1940 The demonstration of a peculiar kind of coprophagy normally practised by the rabbit. *The Veterinary Records*. 52, 259-262.

THORINGTON, R.W.

- 1967 Feeding and activity of *Cebus* and *Saimiri* in a Colombian forest. In : "*Progress en Primatology*", D. STARCK, R. SCHNEIDER et H.J. KUHN, eds, 180-184. Gustav Fischer, Stuttgart.

WACKERNAGEL, H.

- 1966 Feeding wild animals in zoological gardens. *International Zoo Yearbook*. 6 : 23-37.
- 1968 Substitution and prefabricated Diets for Zoo animals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 21, 1-12.

WALKER, A.C.

- 1969 New evidence from Uganda regarding the dentition of Miocene Lorisidae. *Uganda J.* 32, 90-91.

WHITTAKER, R.H. et FEENY, P.P.

- 1971 Allochemicals: chemical interaction between species. *Science*, 171, 757-770.



Semnopithecus entellus
consommant les jeunes
feuilles de *Cassia fistula*
dans la station de terrain
de Polonnaruwa
(Sri Lanka)
juin 1969



Lemur catta dans le bush du sud de Madagascar (au cours d'une étude ultérieure)

DEUXIÈME PARTIE

ETUDE COMPARATIVE DES STRATEGIES ALIMENTAIRES DES PRIMATES SIMIENS : VARIATIONS SAISONNIERES EN FONCTION DE LA COMPOSITION DES SUBSTANCES NATURELLES

I - PROSIMIENS ET SIMIENS : ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE ET SOCIOÉCOLOGIQUE.

I.1 - Introduction: les convergences et leurs limites

Dans une première étude de synthèse présentée en 1973 au Congrès International des Sciences Anthropologique et Ethnologique, à Chicago (HLADIK, 1975), nous avons comparé deux forêts, l'une située à Madagascar, l'autre au Sri Lanka (Ceylan), dans lesquelles les convergences entre les différentes espèces de Primates sont tout à fait remarquables. Pourtant l'une de ces forêts (Madagascar) est habitée par des Prosimiens diurnes tandis que les formes diurnes de Primates de la forêt du Sri Lanka sont des Simiens.

Sur les berges du Mandrare, dans le Sud de Madagascar, cette forêt-galerie très dense (figure 12-A) est cernée par le "bush à Didiéracées" plus aride, dans lequel nous avons effectué, en collaboration avec P. CHARLES-DOMINIQUE, les études sur le Lépilémur présentées dans la première partie (pages 53 et 59). Les Prosimiens diurnes de cette forêt, *Lemur catta* et *Propithecus verreauxi* ont été longuement observés et suivis par Alison JOLLY (1966). Les deux espèces consomment des fruits, des fleurs et des feuillages dans des proportions légèrement différentes d'après les fréquences d'observations (70 % et 65 % sur les fruits pour *L. catta* et *P. verreauxi* respectivement) et l'une d'entre elles (toujours d'après les fréquences d'observations de A. JOLLY) consomme les espèces les plus communes (80 % et 95 %

respectivement sur les végétaux consommés en commun). Les groupes sociaux constitués par ces deux espèces présentent un contraste marqué: grandes troupes de *Lemur catta* (20 à 30 individus) utilisant un territoire assez vaste (environ 5 ha) et petits groupes de Propithèques (5 animaux en moyenne) sur de plus petits territoires (environ 1,5 ha).

Figure 12- Comparaison de deux forêts semi-décidues où vivent en sympatrie des Prosimiens (A) et des Simiens (B).
A - Forêt galerie au bord du Mandrare, à Berenty (Sud de Madagascar). Photo C.M.H. 251-E.
B - Forêt alluviale au bord d'un lac de barrage datant du XIII^e siècle, à Polonnaruwa (Sri Lanka). C.M.H. 207-E.

Au Sri Lanka, la forêt alluviale semi-décidue de Polonnaruwa est également occupée par plusieurs espèces sympatriques de Primates. L'utilisation des ressources alimentaires que nous avons analysée dans le détail (voir section III) dépend d'un ensemble synécologique très semblable à celui de la forêt galerie de Madagascar. Les deux Primates Simiens qui forment la plus grande partie de la faune mammalienne de Polonnaruwa (*Presbytis entellus* et *P. senex*) sont aussi des consommateurs de fruits, de fleurs et de feuillages avec des proportions sensiblement différentes dans le régime de chacune des espèces (45 % et 28 % de fruits ingérés respectivement par *P. entellus* et *P. senex*, ce qui fait certainement un contraste plus marqué entre espèces que dans le cas précédent). Les groupes sociaux présentent un même contraste: grandes troupes de *P. entellus* (25 individus environ) vivant sur de grands territoires (10 à 15 ha) que l'on peut opposer aux petits groupes de *P. senex* (4 à 7 individus) utilisant de petits territoires (2 à 4 ha). Comme dans le cas précédent, l'espèce consommant le moins de fruits (c'est à dire la plus folivore) utilise les végétaux les plus communs qu'elle trouve dans un petit territoire.



Ces convergences des régimes alimentaires et des stratégies sociales d'utilisation du milieu forestier se retrouvent chez de nombreuses espèces de Prosimiens (voir l'exemple de *Lemur fulvus*, page 56) et de Simiens (ci-après dans les sections II, III, IV). Certaines limites des convergences possibles entre les formes utilisant le même type de ressources alimentaires sont dues aux particularités morphologiques dont la signification a été discutée dans la première partie (pages 20 à 26): la morphologie de la main, des dents et du tractus digestif dans les différents groupes de Prosimiens et de Simiens détermine certaines possibilités d'adaptation. Ainsi chez les Prosimiens diurnes de Madagascar mentionnés ci-dessus, qui disposent de ressources alimentaires fort comparables à celles des Singes de poids analogue, aucune utilisation n'est faite des ressources en Invertébrés (page 22).

La spécialisation dans l'utilisation de la production primaire, chez les Simiens comme chez les Prosimiens, est d'autant plus poussée que la capacité à digérer les feuillages augmente. Cette spécialisation vers le régime folivore apparaît dans deux lignées évolutives groupant différents genres et familles avec :

- Soit le développement du caecum et (ou) du côlon en tant que volume fermentaire aussi bien chez des Prosimiens (*Lepilemur*, *Propithecus*, *Avahi*, *Indri*) que chez les Singes Platyrrhiniens (*Alouatta*), et, dans une moindre mesure, chez des Catarrhiniens comme *Gorilla*, *Symphalangus* et quelques Cercopithecinae. Ce système digestif permet une hydrolyse partielle de la cellulose et des hémicelluloses se produisant après l'absorption de la plus grande partie des sucres solubles, des graisses et des acides aminés.

- Soit la spécialisation de l'estomac vers un type ruminant (MOIR, 1967), comme dans les genres *Presbytis*, *Colobus* et *Nasalis*. Avec ce système, la fermentation bactérienne précède la digestion et l'absorption des produits de dégradation s'opère tout au long du tractus digestif.

Les adaptations du comportement individuel et social sont sans doute tout aussi importantes que les spécialisations morphologiques en tant qu'éléments de la stratégie alimentaire, chez les Simiens comme chez les Prosimiens (voir page 61). Ces stratégies socioécologiques sont très nettes chez les formes spécialisées de Primates folivores qui ont les plus petits territoires individuels (chez les Prosimiens nocturnes) ou de groupe (chez tous les Simiens). Dans tous ces cas, des émissions sonores servent à "signaler" chaque groupe ou individu; les cris des Siamangs, des Hurlleurs et des Indris sont les plus célèbres à cet égard et nous avons revu la signification de ceux du Lépilemur (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971, Volume II, page 73). Bien qu'il semble surprenant que l'usage de ces cris puissants de Primates folivores servent à signaler leur présence à des voisins qui sont proches, puisque les territoires sont petits, leur fonction se justifie (HLADIK et CHARLES-DOMINIQUE, 1971; 1974) au vu des faibles déplacements des animaux folivores: ils trouvent aisément leur nourriture et n'ont par conséquent que très peu de chances de rencontrer le groupe (ou l'individu) voisin le long d'une limite territoriale afin de l'intimider par une démonstration agressive et s'assurer ainsi l'exclusivité des ressources alimentaires du territoire. Au contraire, les cris, échangés à des courtes distances, ont un maximum d'efficacité. Ces convergences des adaptations comportementales se retrouvent à divers degrés chez beaucoup de formes de Primates Simiens qui n'utilisent pas les feuillages comme nourriture principale mais qui doivent nécessairement les inclure dans leur alimentation comme complément protéique.

I.2 - La composition des substances naturelles et leur utilisation par les Primates Simiens.

Les différents types d'aliments utilisés par les Primates Simiens sont de composition assez variable aussi bien dans les forêts du Sri Lanka (Annexe I page A 1 - A 12) qu'à Panama (Volume II, pages 202 à 210) ou au Gabon (Volume II, pages 440 - 441). Les quelques exemples regroupés dans le Tableau I donnent une idée de l'amplitude des variations et de la composition la plus courante des feuillages, des fruits et des Insectes.

TABLEAU IV - Exemples de composition des substances naturelles utilisées comme aliments par les Primates dans différents types de forêt.

FEUILLAGES		Pourcentage du poids sec		
		Protides	Glucides solubles après hydrolyse	Lipides
GABON: forêt dense humide sempervirente	<i>Baphia leptobotrys</i> repousses	55.0		
	jeunes feuilles	36.3	20.1	2.2
	feuilles développées	26.1		1.3
	<i>Ongokea gore</i> feuilles	19.3	24.9	1.2
	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> filles	10.2	13.5	0.7
PANAMA: forêt dense humide semi-décidue	<i>Cecropia</i> sp. feuilles	12.5	24.6	2.1
	<i>Ceiba pentandra</i> repousses	25.3	19.5	1.2
SRI LANKA forêt dense sèche semi-décidue	<i>Glycosmis pentaphylla</i> jeunes feuilles	31.5	5.6	3.1
	<i>Walsura piscidia</i> jeunes feuilles	19.5	8.3	1.5
	<i>Adina cordifolia</i> feuilles développées	11.8	7.8	7.3
	<i>Alangium salvifolium</i> repousses	26.2	10.3	2.6
FRUITS				
GABON: forêt dense humide sempervirente	<i>Nauclea diderrichii</i>	4.5	47.2	5.3
	<i>Aframomum giganteum</i>	8.2	48.8	11.1
	<i>Musanga cecropioides</i>	8.8	31.5	6.3
	<i>Pseudospondias longifolia</i>	7.5	17.4	0.6
PANAMA: forêt dense humide semi-décidue	<i>Dipteryx panamensis</i>	4.4	41.5	1.4
	<i>Cecropia peltata</i>	5.0	36.4	2.3
	<i>Ficus insipida</i>	4.5	30.1	3.5
	<i>Spondias mombin</i>	2.8	57.4	0.7
SRI LANKA forêt dense sèche semi-décidue	<i>Drypetes sepiaria</i>	2.8	52.5	7.1
	<i>Ficus benghalensis</i>	8.4	6.8	18.1
	<i>Syzygium cumini</i>	6.6	4.1	2.2
	<i>Garcinia spicata</i>	6.2	30.6	20.3
INSECTES				
GABON: forêt dense humide sempervirente	Mélange des insectes de la litière	70.2	0.5	3.5
	Sphingidae adulte	65.6	1.8	16.3
	Chenilles (An 15)	62.3	6.4	21.2
	Fourmis avec leur nid	29.0	20.0	4.2
	<i>Macromisoides aculeatus</i>			

L'utilisation de ces aliments par les Primates Simiens ne peut se faire que selon un nombre limité de combinaisons possibles sous la dépendance du poids corporel des animaux et selon

des principes tout à fait analogues à ceux observés chez les Prosimiens (Première partie, section II.1 pages 20-21).

Les plus petites espèces doivent utiliser la combinaison alimentaire leur procurant le maximum d'énergie sous forme de lipides, protides et glucides afin de compenser leur faible rendement métabolique; mais les Invertébrés qui pourraient leur fournir cet aliment de choix, ne peuvent être capturés qu'en quantité limitée. Lorsque plusieurs espèces sympatriques de Primates utilisent et recherchent activement cet aliment avec les mêmes techniques, un individu d'une quelconque espèce obtiendra, en moyenne, toujours la même quantité dans l'unité de temps de recherche active (HLADIK et HLADIK, 1969; CHARLES-DOMINIQUE, 1971). Tous les Simiens (dont le poids approche ou dépasse 500 g à l'état adulte) auront à utiliser des fruits en combinaisons avec les Invertébrés qu'ils capturent et la proportion relative de fruits devra être d'autant plus élevée que l'animal est lourd, afin de ramener la quantité ingérée à un niveau normal.

Les espèces de Singes pesant jusqu'à 2 ou 3 kg à l'état adulte sont frugivores et animalivores, mais avec une quantité d'Invertébrés ingérée souvent très faible en valeur relative (puisque en valeur absolue, elle reste pratiquement la même que pour les petites espèces). Cet apport de matériel animal est indispensable pour maintenir une ration protéique normale (environ 12 % du poids sec du total ingéré) car le taux de matière azotée assimilable en provenance des pulpes de fruits ne dépasse guère 5 % (voir Tableau I; les taux plus élevés indiqués pour les genres *Aframomum*, *Musanga* et *Ficus* sont dus à la présence de petites graines, broyées lors de la préparation de l'échantillon pour l'analyse, mais qui traversent, intactes, le tractus digestif des Primates). Les repousses de feuillage et bourgeons sont presque toujours utilisées par les Singes de cette taille et procurent également un complément protéique important.

Pour les Singes de plus grande taille (2 à 10 kg et plus) la capture d'Invertébrés représenterait une trop grande dépense d'énergie par rapport au gain protéique qui ne peut plus atteindre en valeur relative le taux minimal indispensable pour compenser la faible valeur des fruits. Ces Primates auront donc

nécessairement un régime frugivore et (ou) folivore, tout comme les Prosimiens de taille équivalente (Première partie, page 21) afin de trouver les protéines en quantité suffisantes dans les feuillages.

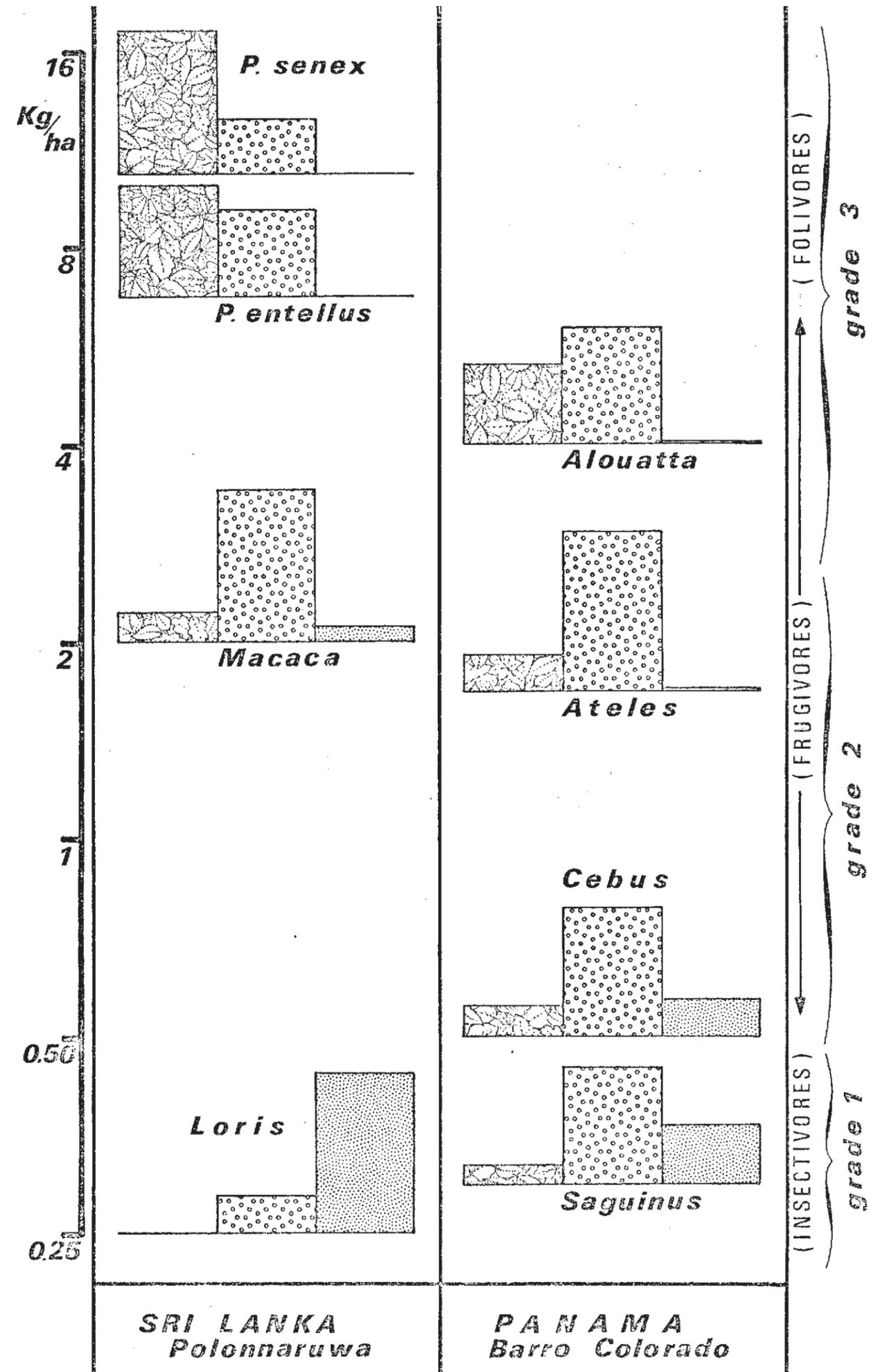
Parmi les espèces décrites ci-dessous (section II, III, IV), *Cebus capucinus* et *Macaca sinica* (pesant 3 kg) partiellement animalivores, n'ingèrent que 15 % de matériel végétal vert (volume II, pages 173 et 287), par contre les espèces de plus grande taille comme *Ateles geoffroyi* et *Alouatta palliata* (6 et 8 kg respectivement) doivent utiliser une plus grande quantité de feuillages (20 et 40 % du total ingéré, respectivement). Dans certains cas, notamment celui du Chimpanzé (section IV - 2) les Invertébrés peuvent être nécessaires pour rééquilibrer qualitativement le régime.

1.3 Les ressources alimentaires disponibles et la biomasse des Primates Simiens.

Les régimes alimentaires des différentes espèces de Primates Simiens, comme ceux des Prosimiens (page 10-21) sont donc déterminés dans des limites assez étroites par le poids

Figure 13 - Comparaison des régimes alimentaires et des biomasses de quatre espèces de Primates sympatriques de la forêt semi-décidue sèche de Polonnaruwa (Sri Lanka) et des quatre espèces sympatriques de la forêt humide semi-décidue de Barro Colorado (Panama). Chaque espèce est figurée par son diététogramme simplifié (voir Volume II, pages 173, 296 et 403) qui montre la proportion relative, dans le régime alimentaire, des feuillages (rectangle de gauche), des fruits (rectangle central) et des Insectes et autres petites proies (rectangle de droite). Les différentes espèces sont localisées sur une échelle logarithmique verticale d'après leurs biomasses respectives (à comparer avec la figure 5, page 29).

corporel; mais, comme chez les Prosimiens (page 37), la production des ressources alimentaire détermine les biomasses maximales en fonction des catégories d'aliments consommés. La biomasse sera d'autant plus petite que l'alimentation comporte une plus grande proportion de la production secondaire (Insectes et autres



invertébrés ou petits vertébrés toujours disponibles en quantité limitée). C'est ce que l'on constate sur la figure 13 en comparant les espèces des genres *Saguinus*, *Cebus* et *Ateles* sympatriques dans la forêt de Barro Colorado (décrites en section II). Au contraire, la biomasse la plus élevée se trouve chez les espèces dont le régime alimentaire comprend une plus large fraction en provenance de la production primaire, par exemple *Alouatta*. Les espèces qui consomment les plus fortes quantités de feuillages seront aussi celles qui présentent les biomasses les plus élevées, par exemple les espèces du genre *Presbytis* de la forêt semi-décidue de Polonnaruwa (voir section III).

Cela nous a amené à définir les adaptations alimentaires selon la classification écologique en trois "grades" (HLADIK, 1975) s'appliquant également aux Prosimiens (page 36) et dont il serait certainement utile d'examiner la signification pour l'ensemble des Mammifères:

- le grade 1 a été défini comme incluant des formes animalivores qui utilisent donc la production secondaire comme principale source d'énergie en la complétant éventuellement par des fruits. Cette catégorie comprend surtout des Prosimiens de petite taille.

- le grade 2 concerne davantage les espèces simiennes frugivores dans leur majorité mais utilisant les proies animales comme complément protéique en combinaison variable avec des repousses de feuillages ou autres éléments végétaux. Les genres *Cebus*, *Cercopithecus*, *Macaca*, *Papio*, *Pan* en sont des exemples bien connus. Selon la quantité de feuillages et en raison inverse de la quantité de proies animales utilisées, leur biomasse peut varier de 0,1 kg par hectare à 1 kg par hectare environ. La forte biomasse de *Macaca sinica* au Sri Lanka (Figure 13) correspond à des populations vivant à la limite de la capacité de l'environnement (DITTUS 1975).

- le grade 3 concerne les espèces qui utilisent exclusivement la production primaire, depuis les formes frugivores/folivores pour qui les feuillages représentent la principale source de protéines (dans les genres *Ateles*, *Alouatta*, *Gorilla*) jusqu'aux

espèces les plus spécialisées dans le régime folivore (*Presbytis*, *Colobus*) pouvant atteindre les plus fortes biomasses (10 à 15 kg par hectare).

I.4. La dispersion des ressources alimentaires et la "surface moyenne exploitée".

Les stratégies d'utilisation des ressources alimentaires par les groupes de différentes espèces de Primates Simiens sont donc en grande partie déterminées par le poids corporel et la biomasse: les densités de population en découlent. Cependant, à densité de population égale, la taille des groupes sociaux entraîne des différences souvent très marquées dans l'utilisation des diverses ressources, selon leur mode de dispersion.

Le premier exemple que nous avons présenté (I.1, pages 57-88) soulignait ces différences ainsi que les convergences qui ont été observées lorsque plusieurs espèces de Primates sympatriques se partagent les ressources du milieu forestier.

Afin d'estimer les quantités des ressources alimentaires disponibles pour chaque groupe, nous avons été amenés à considérer "une surface moyenne exploitée" (traduit en anglais par "supplying area"). Le principe en est fort simple, illustré par le cas théorique de la figure 14: le domaine vital du groupe A se superpose partiellement aux domaines vitaux des groupes voisins B, C, etc... La partie centrale (1) est exclusivement utilisée par les animaux du groupe A (si cette surface est effectivement défendue, comme c'est le cas chez beaucoup d'espèces de Primates, il s'agit d'un territoire). Dans les zones où les domaines vitaux de deux groupes se chevauchent (2), les ressources sont utilisées autant par un groupe que par l'autre, même si l'un des deux est dominant et chasse l'autre lorsqu'ils sont en contact (HLADIK et HLADIK, 1969 ; volume II, pages 265-266); la moitié de cette zone a donc été ajoutée à la "surface moyenne exploitée" par le groupe A. Dans les parties où 3 groupes différents utilisent les ressources (3) un tiers seulement a été ajouté au profit du groupe A. Les limites de cette "surface moyenne exploitée" sont évidemment purement fictives; mais le calcul de cette surface est indispensable pour déterminer, dans un milieu homogène, la quantité des différentes ressources effectivement disponibles par le groupe A.

L'organisation en groupes nombreux permet aux Primates d'utiliser un vaste domaine vital et d'exploiter des espèces végétales irrégulièrement dispersées (les exemples des sections III-1 et III-2 sont les plus démonstratifs à cet égard). La superposition des domaines vitaux de différents groupes (qui indique une tolérance importante, comme chez *Ateles geoffroyi*) permet aussi d'exploiter ce type de ressources variées et dispersées sans nécessiter la formation de grandes troupes et l'organisation sociale complexe qu'elle entraîne.

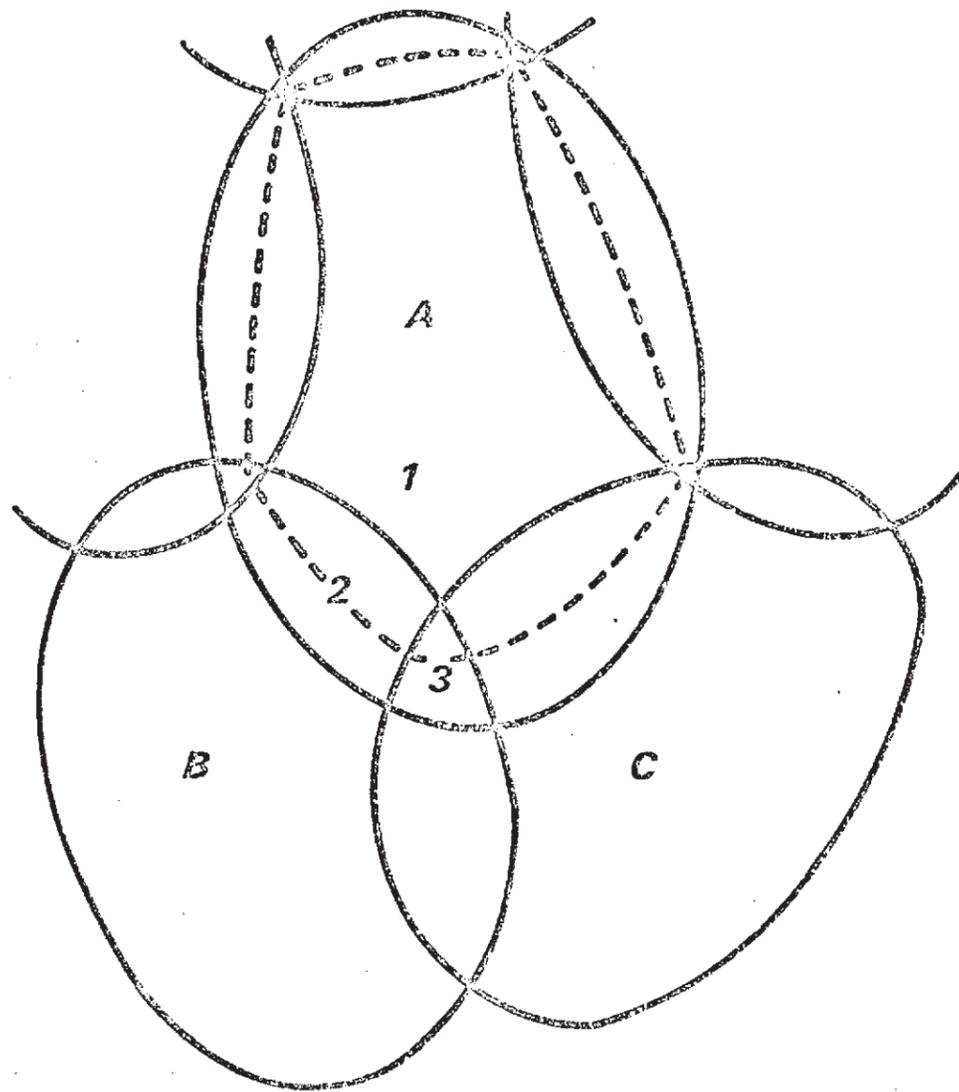


Figure 14 - "La surface moyenne exploitée" par le groupe A est indiquée en tirets. Elle a été définie en fonction de l'extension des domaines vitaux des groupes voisins, B, C, etc... (en traits pleins).

Chez les Primates, la niche écologique ne peut donc pas se définir uniquement en fonction des ressources alimentaires exploitées, de leur localisation dans l'espace et leur disponibilité dans le temps (voir discussion dans la troisième partie du présent volume). Il s'agirait plus exactement d'une "niche socio-écologique" illustrée par les exemples groupés et comparés ci-dessous.

II - LES SINGES PLATYRHINIENS ET LEUR STRATÉGIE D'UTILISATION DES RESSOURCES DES FORÊTS AMÉRICAINES.

Dans les forêts du Nouveau Monde, aussi bien en Amérique du Sud qu'en Amérique Centrale, il n'y a pas de Primate véritablement spécialisé dans le régime folivore. Cette niche écologique est occupée par les Paresseux (édentés) du genre *Bradypus* qui forment la plus grande part de la biomasse mammalienne (MONTGOMERY et SUNQUIST, 1975). Les fruits et les feuillages constituent l'aliment des Primates, et, selon les proportions utilisées et les espèces choisies, les biomasses peuvent s'établir à des niveaux plus ou moins élevés, selon les principes exposés ci-dessus.

II. 1 - Le Singe Hurlleur

Le Singe Hurlleur, *Alouatta palliata*, fut décrit autrefois comme un folivore. A la suite des observations de terrain que nous avons poursuivies pendant 15 mois à Barro Colorado (HLADIK et HLADIK, 1969; Volume II, page 139) le régime moyen du Hurlleur a été défini par 60 % de fruits et fleurs, 40 % de feuillages. Ces chiffres relativement imprécis se réfèrent aux quantités de poids frais ingérées avec une marge d'erreur allant jusqu'à 5 %. Les méthodes d'observation et les possibilités de comparaison des résultats ont été récemment discutées (HLADIK, 1977; Volume II page 312) et l'on ne peut guère espérer atteindre en ce domaine une précision supérieure. Les observations de MILTON (1977) effectuées récemment sur le même groupe de Hurlleur ou ses descendants ont indirectement confirmé nos chiffres.

Un petit nombre d'espèces végétales sont utilisées par le Hurleur: il s'agit des espèces les plus communes, notamment celles du genre *Ficus* dont les fruits sont consommés "immatures", c'est à dire sous forme d'inflorescences. Quatorze espèces seulement apportent 80 % de la matière ingérée (liste page 139, Volume II).

Comme chez tous les Primates de grande taille, les feuillages sont indispensables au Hurleur pour obtenir un taux de Protéines suffisant dans son régime à base de fruits. Les différentes espèces de *Ficus* ont une fraction protéique dont les proportions en acides aminés essentiels sont très variables (HLADIK *et al.* 1971, Volume II, page 212). L'ensemble des feuilles et des fruits de *Ficus* consommés par le Hurleur lui permettent ainsi d'obtenir un mélange équilibré.

Le Hurleur peut s'adapter à des habitats relativement pauvres de zones sèches où il utilise toujours un petit nombre d'espèces végétales. Par exemple, à Tikal, Guatemala, sept espèces d'arbres seulement sont consommées (SCHLICHTER, communication personnelle).

Dans les forêts denses humides, la stratégie alimentaire du Hurleur semble assez peu variable et toujours basée sur l'utilisation des fruits et des feuilles d'une douzaine d'espèces d'arbres communs. Ainsi, KLEIN et KLEIN (1975) ont décrit la stratégie de *Alouatta seniculus* en Colombie comme très semblable à celle des Hurleurs de Barro Colorado, incluant même en grande quantité les fruits et les feuilles de différentes espèces du genre *Ficus*.

La biomasse du Hurleur à Barro Colorado atteint 4 kg par hectare (Volume II, page 174). Un groupe de 10 individus exploite une "surface moyenne" de 15 à 20 hectares mais il y a des déplacements assez rapides des domaines vitaux des différents groupes (CHIVERS, 1969). On peut considérer ces déplacements sur une période de plus d'un mois, comme équivalents à une large superposition des domaines vitaux donnant accès à un nombre assez élevé d'arbres de chaque espèce.

Les troupes de Hurleurs ne dépassent guère 15 à 20 individus avec une organisation sociale où une "hiérarchie" entre les mâles se manifeste sans être très marquée. Ce type d'organisation définie comme "groupe à mâles d'âge graduels" (EISENBERG *et al.*, 1972) n'est pas très différente des "groupes à mâle unique" que l'on trouve chez différentes espèces de Primates folivores. Les autres caractéristiques comportementales propres aux folivores sont les cris puissants émis à l'aube par les différentes troupes de Hurleurs, qui jouent un rôle certain dans le maintien des limites territoriales (CARPENTER, 1934; CHIVERS, 1969; voir p. 91). Lorsqu'ils utilisent les fruits et les feuilles des arbres les plus communs (notamment ceux des *Ficus*), les Hurleurs n'ont pas de longues distances à parcourir et les contacts entre groupes sont peu fréquents; par conséquent, les cris à longue portée constituent la méthode la plus efficace pour se signaler.

Les choix alimentaires d'un petit nombre d'espèces végétales dont la composition est complémentaire permet aux petits groupes de Hurleurs d'utiliser un milieu peu homogène divisé en petits territoires qui sont sensiblement augmentés par les superpositions. Cette stratégie de consommateur de fruits et feuillages ne pourrait pas s'appliquer à une espèce utilisant des ressources plus dispersées sans risquer une répartition par trop inégale entre les différents groupes.

II.2 - Le Singe-Araignée

Le Singe-Araignée, *Ateles "geoffroyi"* (différentes formes sont décrites abusivement comme espèces distinctes; MOYNIHAN, 1976), est sympatrique du Hurleur à Barro Colorado (bien que réintroduit), ainsi que dans la majeure partie de son aire de répartition. C'est un gros consommateur de fruits pesant 5 à 6 kg, pour qui les jeunes feuilles représentent un indispensable complément du régime.

Le Singe-Araignée consomme en moyenne 80 % de fruits et 20 % de feuillages (poids frais) mais cette nourriture provient d'un nombre de végétaux assez élevé (liste page 149,

Volume II). Alors que le Hurlleur obtenait 80 % de sa nourriture de 14 arbres différents, le Singe-Araignée en utilise 25 pour arriver à la même proportion. La "Surface moyenne exploitée" par le groupe de Singe-Araignée est également plus grande (40 hectares) et sa biomasse ne dépasse guère 1 kg par hectare. Des différences tout à fait comparables ont été observées dans la forêt Colombienne par KLEIN et KLEIN (1975) entre les espèces sympatriques *Ateles belzebuth* et *Alouatta seniculus*.

Le régime alimentaire du Singe-Araignée doit sa teneur en protéines aux feuillages qui sont choisis en général parmi les plus riches en azote, par exemple les repousses de *Poulsenia armata* ou les bourgeons de *Ceiba pentandra* (renfermant 25,3 % de protéines, Tableau IV). Les feuilles développées et plus particulièrement les pétioles de *Cecropia peltata* sont également consommés. Dans ce cas le taux de protéine ne dépasse pas 12,5 % et ces pétioles seraient plutôt recherchés par leur contenu minéral en particulier en Chlorures (HLADIK et GUEGUEN, 1974; Volume II, page 340).

Les fruits choisis préférentiellement par le Singe-Araignée sont plus riches en glucides solubles que ceux que le Hurlleur consomme (HLADIK *et al.*, 1971). D'une façon générale, l'utilisation d'aliments plus riches mais moins communs que ceux du Hurlleur correspond, chez le Singe-Araignée, à une biomasse plus faible et un domaine vital étendu. L'utilisation des ressources dispersées correspond également chez *Ateles* à une organisation sociale en vastes populations pouvant se scinder en sous-groupes entre lesquels la tolérance mutuelle est toujours très grande (KLEIN et KLEIN, 1975).

II.3 - Le Capucin

Dans la forêt de Barro-Colorado, le Capucin, *Cebus capucinus* vit en sympatrie avec le Hurlleur et le Singe-Araignée. Ce Cebidae de taille relativement modeste (3 kg) obtient une grande partie des protéines de son alimentation en consommant des Insectes et autres petites proies qu'il recherche au sol, dans la litière, ainsi que dans les bois morts et sous les écorces.



Figure 15 - Singe-Araignée consommant les pétioles de *Cecropia* dans la forêt de Barro-Colorado. Le pétiole a d'abord été soigneusement épluché avant consommation (Photo C.M.H. 142-P)

Néanmoins 15 % (poids frais) du total ingéré consiste en bourgeons, repousses de feuillages et tiges, avec 65 % de fruits et 20 % de petites proies. Il en résulte une composition protéique incluant 8,8 % (poids sec) de protéines animales et 5,6 % de protéines végétales (HLADIK *et al.*, 1971; Volume II, page 217).

Le Capucin sélectionne les parties végétales les plus "riches", notamment les péricarpes de fruits contenant des lipides, sur un ensemble de végétaux beaucoup plus important, en nombre d'espèces, que dans les cas précédents: 40 espèces (liste page 158, Volume II) ne fournissent que 60 % du total ingéré. *Cebus capucinus* est aussi organisé en groupes sociaux plus structurés que dans les cas précédents, dans lesquels une hiérarchie sociale apparaît nettement. Ces groupes parcourent chaque jour de grandes distances sur un vaste territoire (90 ha) pour trouver les points de répartition de ces ressources alimentaires très variées, chacune d'entre elles étant assez rare et extrêmement dispersées.

II.4 - Le Tamarin

Le Tamarin à Nuque Rousse, *Saguinus geoffroyi*, qui vit à Barro Colorado est un petit Callithricidae de 0,5 kg se nourrissant de fruits (60 %) d'Insectes et autres Invertébrés (30 %) et d'environ 10 % de repousses de feuillages (Volume II, page 169). Ce régime comprend en moyenne 16 % de protéines animales et 4,6 % de protéines végétales (Volume II, page 217). Manifestement les feuillages ne jouent pas un rôle important dans l'équilibre du régime. Le fait qu'ils soient cependant utilisés par de nombreuses espèces de Primates dans différentes familles incluant les Prosimiens les plus primitifs (voir Première partie page 49), laisse à penser qu'une stratégie alimentaire très diversifiée correspond à une tendance de base. L'utilisation des feuillages a pu prendre de l'importance chez les formes de grande taille et devenir une stratégie spécialisée dans les quelques cas que nous examinons ci-dessous.

III - LES SPÉCIALISATIONS ALIMENTAIRES DES COLOBINAE ET LES VARIATIONS DE COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE.

Les Primates du Sri Lanka que nous avons suivis sur le terrain pendant un an (HLADIK et HLADIK, 1972; Volume II page 235) offrent des exemples de stratégies alimentaires qui ont été analysés en détail pour être comparés. Ces stratégies se retrouvent chez des espèces d'Afrique de l'Est (section IV-2) et les modèles établis peuvent être généralisés en les adaptant aux cas d'autres espèces.

Les régimes alimentaires des différents Primates de la forêt semi-décidue de Polonnaruwa sont représentés schématiquement sur la figure 13 (page 95). Nous examinerons plus spécialement les cas des deux Colobinae folivores du genre *Presbytis*, *P. senex* et *P. entellus* (figure 16 - A et B) sur lesquels nous possédons maintenant des informations très complètes ainsi que des résultats d'analyses (Annexe 1, page A1 à A12) permettant de les situer dans leur environnement biochimique.

III-1 - La stratégie alimentaire de *Presbytis senex*

Ce Langur dit "à face pourpre" est un animal pesant 12 kg et plus, à l'état adulte, qui vit en petits groupes "à mâle unique" formés de 4 à 7 individus. Les groupes de *Presbytis senex* (Volume II, page 259) se déplacent uniquement dans la canopée à l'intérieur de territoires de 2 à 4 hectares dont les limites se chevauchent sensiblement (Volume II, page 263). Chaque jour, à l'aube naissante, des cris territoriaux puissants sont émis par les mâles des différents groupes qui semblent se répondre l'un l'autre: ce comportement n'est pas sans rappeler celui des Hurlleurs (II.1) et des Indris (PETTER et PEYRIERAS, 1974) vivant aussi en petits groupes peu mobiles et utilisant les feuillages comme principale ressource alimentaire. Nous en avons donné la signification ci-dessus (page 91).

Le régime alimentaire de *P. senex* comprend effectivement (moyenne des poids frais) 60 % de feuillages, 12 % de fleurs et seulement 28 % de fruits; par ailleurs la biomasse

observée localement (à Polonnaruwa) est exceptionnellement élevée: 14,5 kg par hectare. L'utilisation de l'habitat atteint, semble-t-il, la limite des possibilités: nous avons calculé qu'un individu du *P. senex* ingérait approximativement 400 kg (poids frais) soit environ 1/10 de la nourriture disponible calculée sur la "surface moyenne exploitée" et divisée par le nombre d'individus dans le groupe (Volume II, page 265).

La consommation de 1/10 de la production semble être le maximum possible pour un folivore (qui utilise une assez grande quantité de bourgeons et de repousses) sans porter atteinte aux possibilités futures de production. En effet, dans la "surface exploitée" par l'un des groupes observés, dont l'étendue était trop fortement réduite par la pression des groupes voisins, certains arbres dépérissaient à cause d'une défoliation trop fréquente par les Langurs qui revenaient "brouter" le feuillage dès que des repousses réapparaissaient. Il est vraisemblable que ce groupe ait disparu depuis lors et que l'équilibre se maintienne entre les autres groupes.

Figure 16 - Singes Colobinae de la forêt semi-décidue de zone sèche au Sri Lanka:

A - *Presbytis senex*, l'espèce la plus folivore utilisant exclusivement la canopée - Photo C.M.H. 481 P.

B - *Presbytis entellus*, espèce folivore/frugivore se déplaçant fréquemment au sol. Photo C.M.H. 602 P.

En dehors de ce cas limite, le comportement territorial de *P. senex* permet une distribution relativement homogène des ressources alimentaires entre les divers groupes. En fait, les ressources utilisées se limitent à un petit nombre d'espèce (Tableau V): seulement trois d'entre elles procurent 70 % de la nourriture totale ingérée. Ces espèces sont évidemment les plus communes (voir Tableau de fréquences des différentes espèces à Polonnaruwa, Volume II page 318)., ce qui entraîne cette répartition relativement homogène des arbres produisant la nourriture dans les territoires des différents groupes.

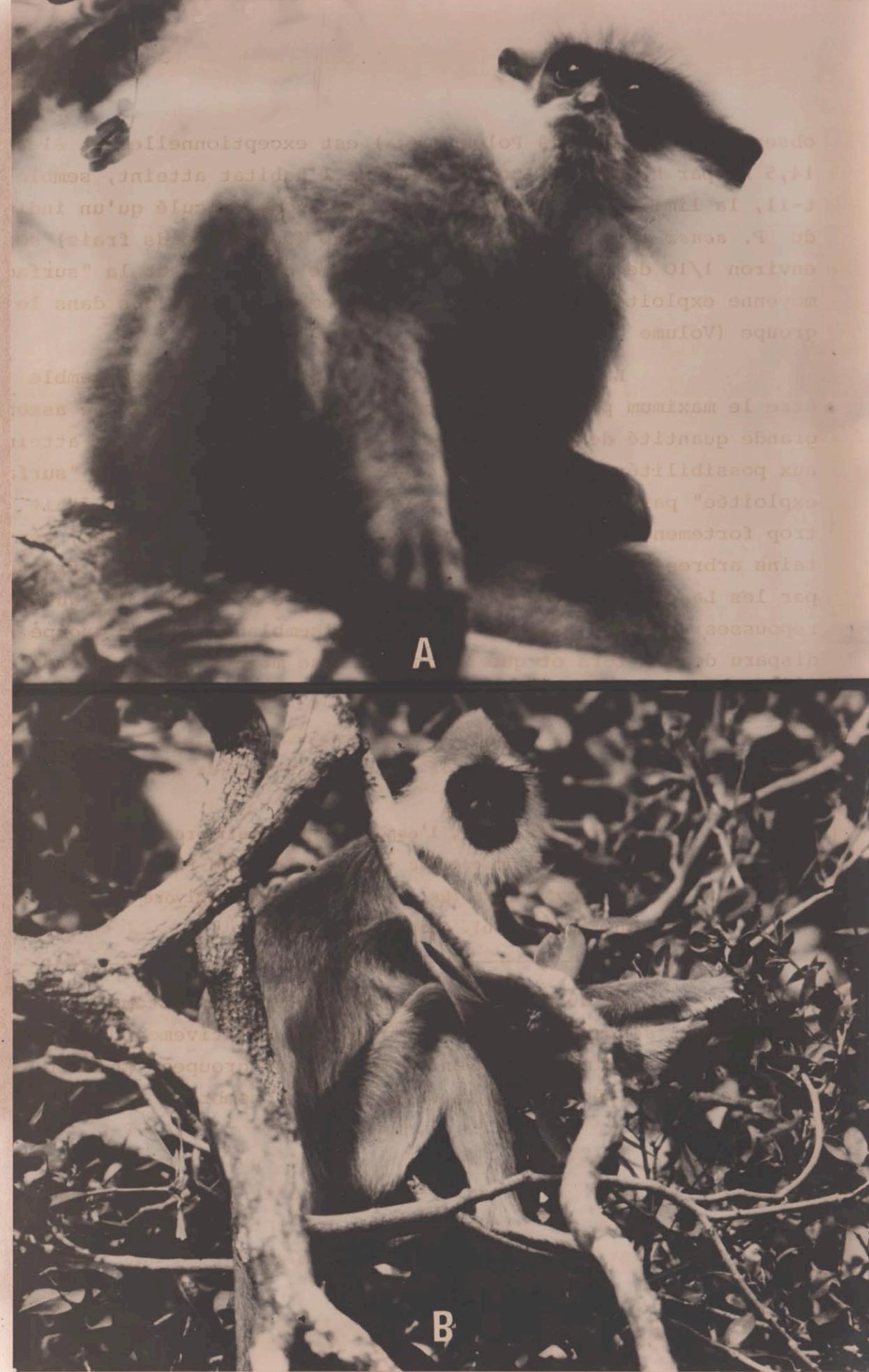


TABLEAU V - Liste des espèces utilisées comme aliments par *Presbytis senex* à Polonnaruwa.

ESPECES CONSOMMEES	Pourcentage du total ingéré
<i>Adina cordifolia</i> (Rubiaceae).	40 %
<i>Schleichera oleosa</i> (Sapindaceae) <i>Drypetes sepiaria</i> (Euphorbiaceae)	70 %
<i>Alangium salvifolium</i> (Alangiaceae) <i>Elaeodendron glaucum</i> (Celastraceae) <i>Grewia polygama</i> (Tiliaceae) <i>Syzygium cumini</i> (Myrtaceae) <i>Holoptelea integrifolia</i> (Ulmaceae) <i>Garcinia spicata</i> (Guttiferae) <i>Walsura piscidia</i> (Meliaceae) <i>Ficus</i> sp. (Moraceae) <i>Sapindus trifoliatus</i> (Sapindaceae)	> 90 %

II-2 - La stratégie alimentaire de *Presbytis entellus*

L'Entelle, *Presbytis entellus*, vit en grandes bandes que l'on peut aisément observer lorsque les animaux se déplacent ou se reposent au sol dans la forêt de Polonnaruwa (figure 17).

Figure 17 - Un groupe d'Entelles, *Presbytis entellus*, dans le sous-bois de la forêt de Polonnaruwa. Cette espèce reste au sol, groupés en bandes importantes, pendant les heures chaudes de la journée, au cours de la saison sèche et consomme les plantes basses du sous-bois autant que le feuillage des arbres. Photo C.M.H. 465-P.

Le groupe social est du type "à mâles d'âge graduel" défini par EISENBERG *et al.* (1972) et les 20 à 30 individus qui le composent occupent (à Polonnaruwa) des territoires de



10 à 15 hectares (RIPLEY, 1967; 1970). La différence la plus apparente entre l'Entelle, *P. entellus* et le Langur "à face pourpre" *P. senex*, en dehors de ces caractéristiques d'organisation des unités sociales, est basée sur les habitudes de fréquentation de la canopée et des parties basses de la forêt: les Entelles qui passent beaucoup de temps à rechercher certaines plantes basses ou à se reposer au niveau du sol (figure 17), sont toujours très visibles, alors que l'espèce sympatrique dont nous avons parlé ci-dessus, *P. senex*, est excessivement discrète et toujours cachée dans la canopée.

Le régime alimentaire de *Presbytis entellus* est de nature moins folivore que celui de *P. senex*. En moyenne annuelle de poids frais ingéré, nous avons calculé (HLADIK et HLADIK, 1972; Volume II, page 274) les pourcentages suivants: feuillages 48 %; fleurs 7 %; fruits 45 %. Les deux espèces de *Presbytis* utilisent une forte proportion de feuillages à l'état de repousses avec toutefois une différence dans les proportions relatives de feuillages jeunes et de feuillages développés consommés par chacune d'elle (20 % en moyenne, pour *P. entellus* contre 40 % pour *P. senex*). La différence est beaucoup plus nette lorsqu'on se rapporte à la variété et aux choix des espèces végétales (Tableau VI). Alors que chez *P. senex*, trois espèces seulement fournissaient 70 % de la nourriture ingérée, chez *P. entellus*, il faut 10 espèces pour fournir la même proportion du total ingéré. Les espèces choisies préférentiellement sont souvent différentes: il en résulte un impact très différent de ces deux Primates sur l'environnement végétal. Les espèces les plus importantes dans le régime de *P. senex*, *Adina cordifolia* et *Schleichera oleosa* (50 % du total ingéré) ne sont utilisées qu'en très faible quantité par *P. entellus* (respectivement 4 % et 3 %).

Presbytis entellus consomme beaucoup de fruits en période de forte production; il consomme davantage de feuillages au cours des saisons de mousson, lorsque les fruits ne sont disponibles qu'en faible quantité. Ces fruits ne constituent donc pas un composant essentiel du régime alimentaire. La biomasse de *P. entellus* à Polonnaruwa atteint une valeur tout à fait comparable (14 kg par hectare) à celle de *P. senex*: pour les deux

TABLEAU VI - Plantes utilisées comme aliments par *Presbytis entellus* à Polonnaruwa.

ESPECES CONSOMMEES	Pourcentage du total ingéré
<i>Walsura piscidia</i> (Meliaceae) <i>Drypetes sepiaria</i> (Euphorbiaceae) <i>Schleichera oleosa</i> (Sapindaceae)	30 %
<i>Adina cordifolia</i> (Rubiaceae) <i>Ficus benghalensis</i> (Moraceae)	50 %
<i>Strychnos potatorum</i> (Loganiaceae) <i>Mimosa pudica</i> (Leguminosae) <i>Cassia fistula</i> (Leguminosae) <i>Cassia roxburghii</i> (Leguminosae) <i>Streblus asper</i> (Moraceae)	70 %
<i>Elaeodendron glaucum</i> (Celastraceae) <i>Sapindus trifoliatus</i> (Sapindaceae) <i>Holoptelea integrifolia</i> (Ulmaceae) <i>Ficus religiosa</i> (Moraceae) <i>Ficus amplissima</i> (Moraceae) <i>Ficus retusa</i> (Moraceae) <i>Crewia polygama</i> (Tiliaceae) <i>Sterculia foetida</i> (Sterculiaceae) <i>Tamarindus indica</i> (Leguminosae) <i>Vitex pinnata</i> (Verbenaceae) <i>Lepisanthes tetraphylla</i> (Sapindaceae) <i>Glenniea unijuga</i> (Sapindaceae) <i>Bridelia retusa</i> (Euphorbiaceae)	> 90 %

espèces, le facteur limitant la biomasse serait donc la disponibilité en repousses de feuillages.

Certaines des espèces végétales consommées par *Presbytis entellus* ne sont pas très communes ni très régulièrement réparties sur le terrain. On comprend donc que le système social aboutissant à la formation de groupes plus grands que ceux de *P. senex* et utilisant de plus vastes territoires, permette à l'Entelle une répartition relativement homogène des ressources alimentaires entre les groupes (voir ci-dessus, page 98). La comparaison des cartes des territoires de ces deux Primates et de la répartition des espèces végétales, établies systématiquement sur un échantillon de forêt de plus de 2 km de long (voir Volume II pages 263 et 278) en fournit une illustration très nette. La troisième espèce de Primate diurne de Polonnaruwa, *Macaca sinica* utilise d'ailleurs des ressources encore plus dispersées et les groupes se répartissent dans des territoires beaucoup plus vastes (Volume II, page 291).

La "surface moyenne exploitée" (ci-dessus page 97) par chacun des groupes des deux espèces de *Presbytis* a été calculée en tenant compte des superpositions de domaines vitaux définies par les observations de RIPLEY (1970), RUDRAN (1970), MANLEY (communication personnelle) et MUCKENHIRN (communication personnelle). A partir des moyennes des productions calculées sur les différentes espèces (HLADIK et HLADIK, 1972), nous avons pu établir comment se répartissaient les disponibilités alimentaires entre les divers groupes (voir Volume II, pages 326-327) et démontrer indirectement, par ce biais, les correspondances entre structures sociales et mode d'utilisation de l'habitat (HLADIK, 1975). Un système de domaines vitaux plus petits aurait nécessité des superpositions très importantes pour aboutir à une répartition homogène des ressources les plus dispersées entre les divers groupes. Par ailleurs le système des grands domaines utilisés par des groupes nombreux, est indispensable chez une espèce dont l'ac-

Figure 18 - Consommation de feuillages par les Entelles *Presbytis entellus* regroupés en petites unités dans la canopée de la forêt de Polonnaruwa (Sri Lanka) - Photo C.M.H. 506 P.



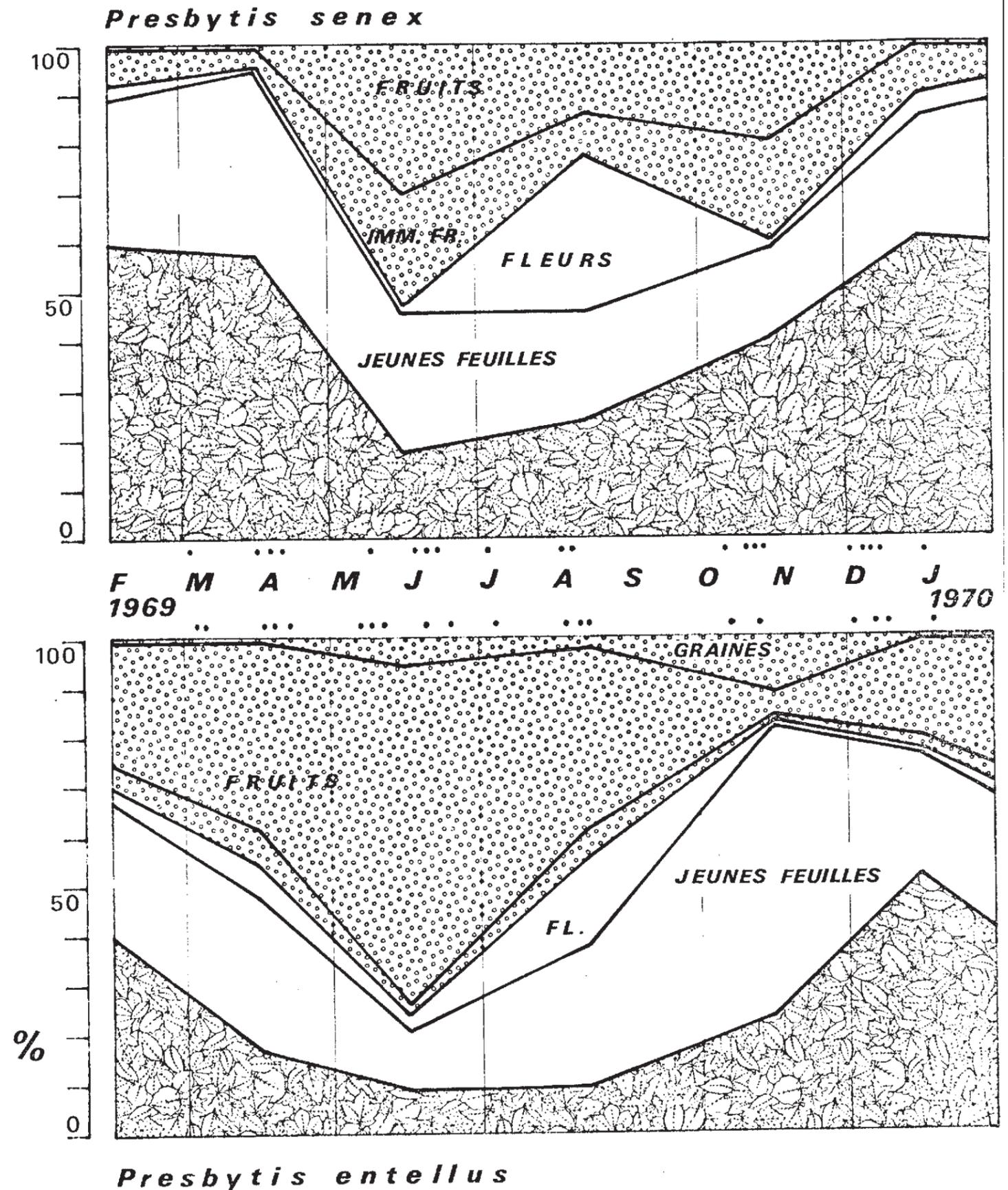
tivité se déroule partiellement au niveau du sol (CROOK et GARTLAN, 1966): cela permet d'augmenter le niveau de vigilance dans la surveillance contre les prédateurs car il y a toujours, sur le nombre, un animal qui observe les abords immédiats et peut donner l'alerte.

III.3 - Variations de la composition du régime alimentaire en fonction des stratégies d'utilisation de l'habitat

Les choix alimentaires des deux espèces de *Presbytis* du Sri Lanka varient en cours d'année, en fonction des ressources disponibles c'est à dire des cycles de production saisonniers des arbres et des lianes. Les variations de la consommation alimentaire des deux espèces ont été représentées (figure 19) d'après les moyennes ingérées au cours de périodes successives correspondant aux saisons locales (volume II, page 322).

Les moyennes annuelles de nourriture consommée ont montré qu'il existait une différence bien nette entre les deux *Presbytis* (HLADIK et HLADIK, 1972; Volume II, page 296): *P. senex* consomme davantage de feuilles développées (40 %) que *P. entellus* (20 %) qui, par contre, utilise beaucoup plus les jeunes feuilles et repousses des feuillages. Il est tout à fait remarquable que, malgré les variations extrêmement importantes dues à la succession des productions des différents végétaux, les caractéristiques de chacun des Primates se maintiennent, en valeur relative, pendant toute l'année: en toute saison, *P. entellus* demeure relativement plus frugivore et consomme davantage de feuillages jeunes que *P. senex*.

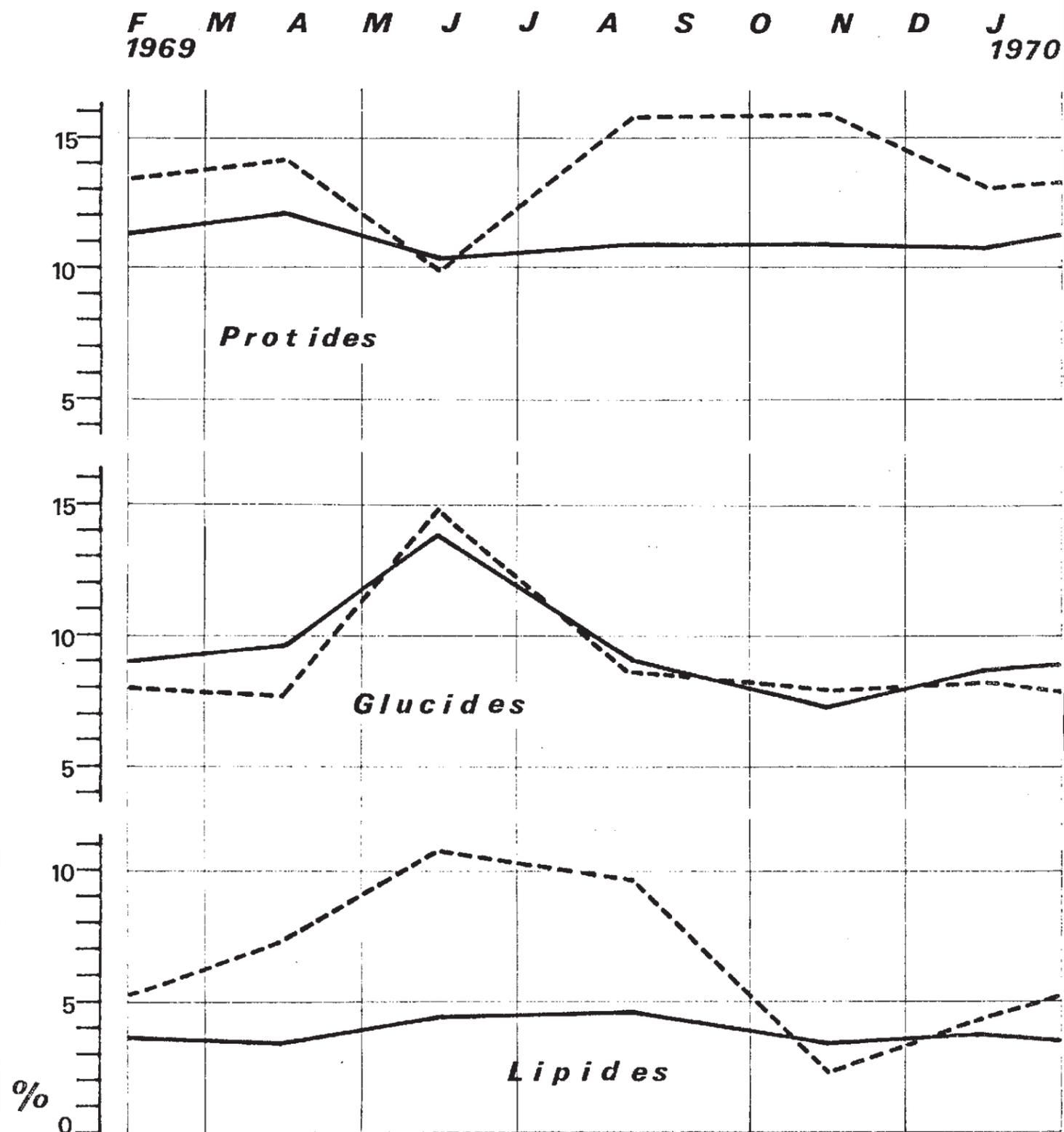
Figure 19 : Variations saisonnières des poids frais de différentes catégories d'aliments ingérés par les deux espèces de *Presbytis*, dans la forêt de Polonnaruwa (Sri Lanka). De bas en haut sont représentés les pourcentages de feuilles développées, de jeunes feuilles, de fleurs, de fruits immatures, de fruits mûrs et de graines. Les points figurés sur l'axe des temps correspondent aux journées d'observation continue qui ont permis d'établir ces deux graphiques



Les variations dans la composition de l'alimentation retentissent d'ailleurs sur le comportement des animaux. La différence entre les choix alimentaires de *P. entellus* et *P. senex* n'est pas très grande pendant la période des fortes pluies de mousson (Novembre-Décembre-Janvier). Les deux espèces consomment alors de fortes quantités de feuillages et très peu de fruits. A cette période, la stratégie sociale de *P. entellus* semble se rapprocher de celle de *P. senex*. Les animaux qui restent dans les arbres pour consommer les repousses de feuillage (figure 18) forment des petits "sous-groupes" peu mobiles. Ils se dissimulent davantage et émettent des cris d'espacement (morning "whoop"; RIPLEY, 1970) en se répondant d'un groupe à l'autre: ce comportement typique des folivores est beaucoup moins fréquent lorsque les Entelles consomment davantage de fruits et restent groupés en grandes bandes qui se déplacent ou se reposent au sol.

Les résultats de ces variations de consommation alimentaire par les différents Primates ont été traduits en termes biochimiques (HLADIK, 1977; Volume II pages 329 à 333) en utilisant les données analytiques présentées dans l'annexe I (pages A1 à A12). En additionnant les quantités ingérées des différents types d'aliments dont les compositions nous sont connues, nous avons obtenu à partir des données schématisées sur la figure 19, les graphiques de variation de composition présentés figure 20. La composition du régime alimentaire de *Presbytis entellus* qui est plus sélectif dans ses choix (préférant les fruits lorsqu'ils sont disponibles ou les jeunes feuilles plutôt que les feuilles développées) est évidemment la plus "riche": les taux moyens de protides, glucides et lipides sont les plus élevés. Les variations saisonnières ont, cependant, un effet très marqué sur la composition du régime de l'Entelle dont le taux de protides atteint 16 %

Figure 20 - Variations de composition (en pourcentage du poids sec) du régime global de *Presbytis senex* (trait continu) et de *Presbytis entellus* (tirets). La composition a été calculée d'après les proportions des différents types d'aliments répertoriés en Annexe I, ingérés au cours du cycle annuel représenté graphiquement sur la figure 18.



du poids sec mais peut descendre au-dessous de 10 %. Au contraire, chez *Presbytis senex* (en trait continu sur la figure 20) le taux de protides est relativement bas, n'excédant pas 12 %; mais il est très constant au cours du cycle saisonnier. Il en va de même, dans une moindre mesure, des taux de glucides et de lipides dans le régime alimentaire de ces deux espèces.

Globalement, *P. entellus* obtient donc davantage d'énergie de son environnement; mais il doit aussi dépenser davantage d'énergie pour découvrir et prospecter des ressources relativement rares et dispersées et il s'expose à de fortes variations. Au contraire, la stratégie alimentaire de *P. senex* basée sur l'exploitation des ressources les plus communes sur de petites surfaces ne nécessite qu'une dépense minimale d'énergie qui est couverte par un apport assez bas mais très constant tout au long de l'année.

La stratégie des Singes du Nouveau Monde (section II) semblent comparables d'après les résultats des analyses globales des régimes (Volume II, page 218); mais elles se situent à des niveaux de spécialisation différents de celles des Primates du Sri Lanka. Le Hurlleur, *Alouatta palliata*, qui utilise les ressources les moins dispersées et les moins riches serait plus proche du type *P. entellus* que du type *P. senex*. Le Singe-Araignée, *Atteles geoffroyi*, prospecte des sources d'énergie plus riches sur une plus grande surface. Le Sajou, *Cebus capucinus* qui prospecte les plus vastes étendues, y recherche aussi les ressources les plus concentrées en lipides, en protides et en sucres solubles, tout comme le Macaque, *Macaca sinica* qui, au Sri Lanka, vit en sympatrie avec les deux espèces de *Presbytis* dont nous avons montré d'une façon plus analytique les stratégies alimentaires.

La composition minérale du régime alimentaire a aussi été examinée (Volume II page 331) mais ne présente pas d'intérêt pour différencier les stratégies alimentaires car les taux des éléments minéraux se situent nettement au-dessus des besoins. Il a été noté que les deux espèces de *Presbytis* ainsi que la plupart des Primates folivores observés *in natura*, ingèrent de petites quantités de terre. Ce comportement (géophagie) n'est en aucun cas en rapport avec les besoins minéraux car les éléments qui pourraient éventuellement améliorer le régime se trouvent en

concentration beaucoup plus faible dans la terre ingérée que dans les aliments végétaux (HLADIK et GUEGUEN, 1974; Volume II, page 339). Nous avons émis différentes hypothèses quant au rôle de la géophagie: la plus vraisemblable se réfère à l'effet adsorbant que les matériaux argileux peuvent produire pour éliminer notamment les tannins de certains feuillages.

IV - LES SPÉCIALISATIONS ALIMENTAIRES DES CERCOPITHECINAE ET DES ANTHROPOÏDES DANS LES FORÊTS ÉQUATORIALES D'AFRIQUE ET D'ASIE.

IV.1 - Les Primates de la forêt du Gabon

Les 17 espèces de Primates sympatriques de la forêt dense du Gabon ont été étudiées par plusieurs "générations" de chercheurs depuis l'installation de la Station de terrain du C.N.R.S. à Makokou par le Pr P.P. GRASSE, en 1963. Les recherches suivies de CHARLES-DOMINIQUE ont marqué une étape dans la connaissance des Prosimiens nocturnes (voir première partie du présent volume). Les Primates Simiens font l'objet des recherches de terrain de GAUTIER-HION et GAUTIER qui ont mis en évidence la complexité de l'organisation sociale et des adaptations des différentes espèces en relation avec l'utilisation d'un environnement très diversifié. Les Anthropoïdes ont pu être observés de très près (HLADIK, 1973) après réintroduction dans le milieu naturel d'individus capturés.

Les spécialisations alimentaires de ces différents Primates se répartissent dans une gamme assez étroite; tous consomment des fruits en quantité importante. Les principaux consommateurs de feuillages de la forêt du Gabon sont le Daman, *Dendrohyrax dorsalis* qui a fait l'objet d'une brève étude par RICHARD (1964) et probablement aussi les différentes espèces dans les genres *Anomalurus*, *Idiurus* et *Zenkerella*. Les feuillages ainsi que les Insectes et autres petites proies sont cependant les compléments indispensables des régimes frugivores; les combinaisons possibles des régimes alimentaires sont en nombre limité et suivent les principes que nous avons énumérés ci-dessus (section I).

● Parmi les 8 espèces de Cercopithecinae frugivores de Makokou, la plus petite, *Miopithecus talapoin* (1 à 2 kg) consomme la plus grande proportion de proies animales (36 %). Les feuillages ne forment que 2 % des contenus stomacaux analysés par GAUTIER-HION (1971; 1977). Une bande de 115 Talapoins occupe 140 hectares de forêt ce qui correspond à une biomasse avoisinant 1 kg par hectare.

● Les différentes espèces de *Cercopithecus*, *C. pogonias*, *C. cephus* et *C. nictitans* peuvent être classés selon la gamme de leurs poids corporels entre 2 et 7 kg. Tous ces Primates qui consomment des fruits ainsi que des Insectes et des feuillages en proportions variables peuvent exploiter conjointement le milieu forestier en formant des groupes polyspécifiques (GAUTIER et GAUTIER-HION, 1969; GAUTIER-HION et GAUTIER, 1974) auxquels se joignent occasionnellement les Talapoins. La différence de régime entre ces trois Cercopithèques est très nette bien que faible. *C. pogonias* consomme en plus des fruits, 14 % de petites proies animales et 2 % de feuillages; *C. cephus* utilise 10 % de proies et 8 % de feuillages; *C. nictitans*, la plus grosse espèce des trois est aussi la plus folivore; 8 % de proies et 28 % de feuillages (résultats en poids sec de contenus stomacaux, d'après GAUTIER-HION, 1977). La biomasse totale des animaux de ces ensembles polyspécifiques atteint 2 Kg par hectare chiffre tout à fait comparable à ceux des systèmes équivalents mais beaucoup plus simples de Primates frugivores/insectivores que nous avons observés au Sri Lanka (section III). Il semblerait que les groupes polyspécifiques permettent l'exploitation des ressources alimentaires les plus dispersées et les plus variées dans la forêt équatoriale sans pour cela nécessiter l'utilisation des structures sociales très rigides qui sont l'apanage nécessaire des groupes de Primates les plus nombreux (Macaques et Babouins par exemple).

● Le Singe de Brazza, *Cercopithecus neglectus* est localisé au bord des rivières où il forme de petits groupes (GAUTIER, communication personnelle). Son régime formé de fruits et de graines (74 %), de feuillages (9 %) et de plus faibles quantités de proies et champignons pourrait être assez proche de celui du Colobe des forêts cotières du Cameroun, *Colobus satanus* étudié par

MCKEY (1977). La densité de population de *C. neglectus* est localement très élevée et sa biomasse peut atteindre 4 kg par hectare (d'après GAUTIER et GAUTIER-HION, communication personnelle) les petits groupes étant peu mobiles dans un territoire peu étendu. Une forte vocalisation, typique du genre *Cercopithecus* mais plus forte chez *C. neglectus* (GAUTIER, 1975) a vraisemblablement une fonction dans le maintien de l'espacement entre les groupes. L'ensemble de ces caractéristiques rappelle les stratégies des Primates utilisant les ressources peu dispersées, abondantes mais ne fournissant que peu d'énergie. En fait, *C. neglectus* peut s'alimenter sur des feuillages localement abondants et non consommés par les autres espèces de Primates, tel *Gilbertiodendron dewevrei* qui ne renferme que 10,2 % de protides et 13,5 % de sucres (Tableau IV, page 92) ce qui semble confirmer son appartenance à cette catégorie d'animaux vivant à l'économie sur des ressources abondantes mais peu nutritives.

● Deux espèces de *Cercocebus*, *C. albigena* et *C. galeritus* habitent également la forêt dense ripicole des environs de Makokou mais l'aire de répartition du premier s'étend d'Est en Ouest alors que le second n'existe qu'à l'Est. *C. galeritus* a été étudié par QURIS (1975) : un groupe de 10 à 15 Cercocèbes occupe environ 200 hectares de forêt ripicole, sur une bande s'étendant sur 4 à 8 km; compte tenu des superpositions des domaines vitaux, la surface moyenne exploitée est d'environ 100 hectares; La biomasse atteint donc 1,5 kg par hectare, compte tenu d'un poids corporel de 10 kg environ. Le régime alimentaire comprend 73 % de fruits, 14 % de feuillages, 3 % de petites proies et 9,5 % de terre ingérée (poids sec des contenus stomacaux d'après QURIS, 1975). Les stratégies d'exploitation de la forêt dense ripicole par des espèces de Primates utilisant soit des ressources dispersées sur de grandes surfaces soit des ressources communes sur de très petites surfaces (cas de *Cercopithecus neglectus*) se différencient donc d'une façon plus "classique" que chez les autres Cercopithecinae.

● Le Mandrill, *Papio sphinx* est le plus gros des Cercopithecinae du Gabon (20 kg). Les groupes importants se déplacent au sol (JOUVENTIN, 1975), y recherchent les petites proies et les fruits (4 % et 88 % respectivement dans un contenu stomacal analysé par

GAUTIER-HION, 1977). Le complément de feuillages (3 %) est sans doute indispensable à l'équilibre du régime.

● Un seul Colobinae, *Colobus guereza* habite la forêt des environs de Makokou. D'après l'analyse de 4 contenus stomacaux (GAUTIER-HION, 1977), son alimentation comprendrait 62 % de feuillages et 37 % de fruits.

IV. 2 - Données comparatives sur l'Afrique de l'Est

Les Primates de la forêt de Kibale (Ouganda) ont fait l'objet d'études suivies par STRUHSAKER et ses collaborateurs (STRUHSAKER, 1975, 1977; RUDRAN, 1977; WASER et FLOODY, 1974; OATES, 1974). Ces espèces sont très comparables à celles de Makokou bien que leur habitat soit sensiblement différent non seulement par la flore propre à l'Afrique de l'Est mais aussi par une forêt dense humide moins diversifiée. L'altitude est un des facteurs de ces différences (Makokou: 500 m; Kibale: 1450 m).

● Les trois espèces de *Cercopithecus* de la forêt de Kibale, *C. lhoesti*, *C. ascanius* et *C. mitis* ont des régimes alimentaires incluant des fruits, Insectes et feuillages en proportions variées, comme les espèces de Makokou, la plus grosse des trois espèces, (*C. mitis*) étant aussi la plus folivore (STRUHSAKER, 1975), comme *C. nictitans* au Gabon. Les biomasses (0,1; 1,6 et 1,3 kg par hectare) font un total légèrement supérieur à celui du Gabon, qui peut s'expliquer par le moins grand nombre d'espèces de Primates en présence.

● Le Cercocèbe, *Cercocebus albigena* vit à Kibale en groupe de 15 sur un domaine vital de 34 hectares (WASER et FLOODY, 1974). Sa biomasse (0,6 kg par hectare d'après STRUHSAKER, 1975) est tout à fait comparable à celle de *C. galeritus* au Gabon.

● Les deux Colobinae de Kibale seraient beaucoup plus comparables à ceux du Sri Lanka: dans chacun des cas, les adaptations au régime alimentaire se font par des stratégies homologues. Le Colobe Noir et Blanc, *Colobus guereza* vit en petits groupes (environ 10 individus) sur de petits territoires (2,7 hectares), trouve sa nourriture sur un petit nombre d'espèces (3 plantes dont *Celtis durandii* correspondent à 69 % des observations de OATES, 1974) et

sa biomasse peut localement atteindre 18 kg par hectare. Les groupes sont peu mobiles et utilisent des vocalisations qui permettent l'espacement des groupes (CLUTTON-BROCK, 1974): on retrouve là presque toutes les caractéristiques du *Presbytis senex* au Sri Lanka. Par contre, le Colobe bai, *Colobus badius* serait partiellement l'homologue écologique de *Presbytis entellus*: il forme des groupes de plus de 50 incluant plusieurs mâles adultes utilisant un domaine vital de 15 à 20 hectares. Le nombre d'espèces utilisées est plus grand (10 espèces végétales correspondent à 75,4 % des observations de STRUHSAKER, 1975) et sa biomasse est également élevée (17,6 kg par hectare). La même différence entre les stratégies d'utilisation de l'habitat aboutit à une "efficacité" tout à fait analogue dans l'exploitation de l'habitat forestier par les Primates folivores et frugivores, en Asie comme en Afrique.

IV. 3 - Spécialisations alimentaires des Anthropoïdes

Nous avons retrouvé chez les deux Hylobatidés sympatriques observés en Malaisie par CHIVERS (1971; 1973) les mêmes caractéristiques socio-écologiques accompagnant les mêmes différences de stratégies alimentaires (HLADIK et CHIVERS, 1974; Volume II, page 343).

● le Siamang, *Symphalangus syndactylus* est la plus grosse des deux espèces (10 kg). Le groupe familial de Siamangs se déplace relativement peu dans un territoire de faibles dimensions (15 à 20 hectares). Ces animaux utilisent les cris territoriaux bien connus, homologues de ceux de toutes les espèces qui se déplacent peu et consomment sur place les ressources alimentaires les plus régulièrement dispersées. Le régime alimentaire comprend une forte proportion de feuilles et de repousses (50 % du temps d'alimentation). Les fruits sont mangés souvent à l'état immatures, en particulier ceux des *Ficus*, arbres les plus communs (comparable au régime du Singe Hurlleur, page 100). La biomasse du Siamang atteint 2 kg par hectare dans les parties de forêt effectivement utilisées.

● Le Gibbon à mains blanches, *Hylobates lar* est d'une taille sensiblement plus petite (4 à 7 kg) et utilise une alimentation incluant une plus forte proportion de fruits (consommés pendant 70 % du temps d'alimentation). Le petit groupe familial de Gibbons

occupe un territoire d'environ 50 hectares; sa biomasse n'excède guère 0,4 kg par hectare.

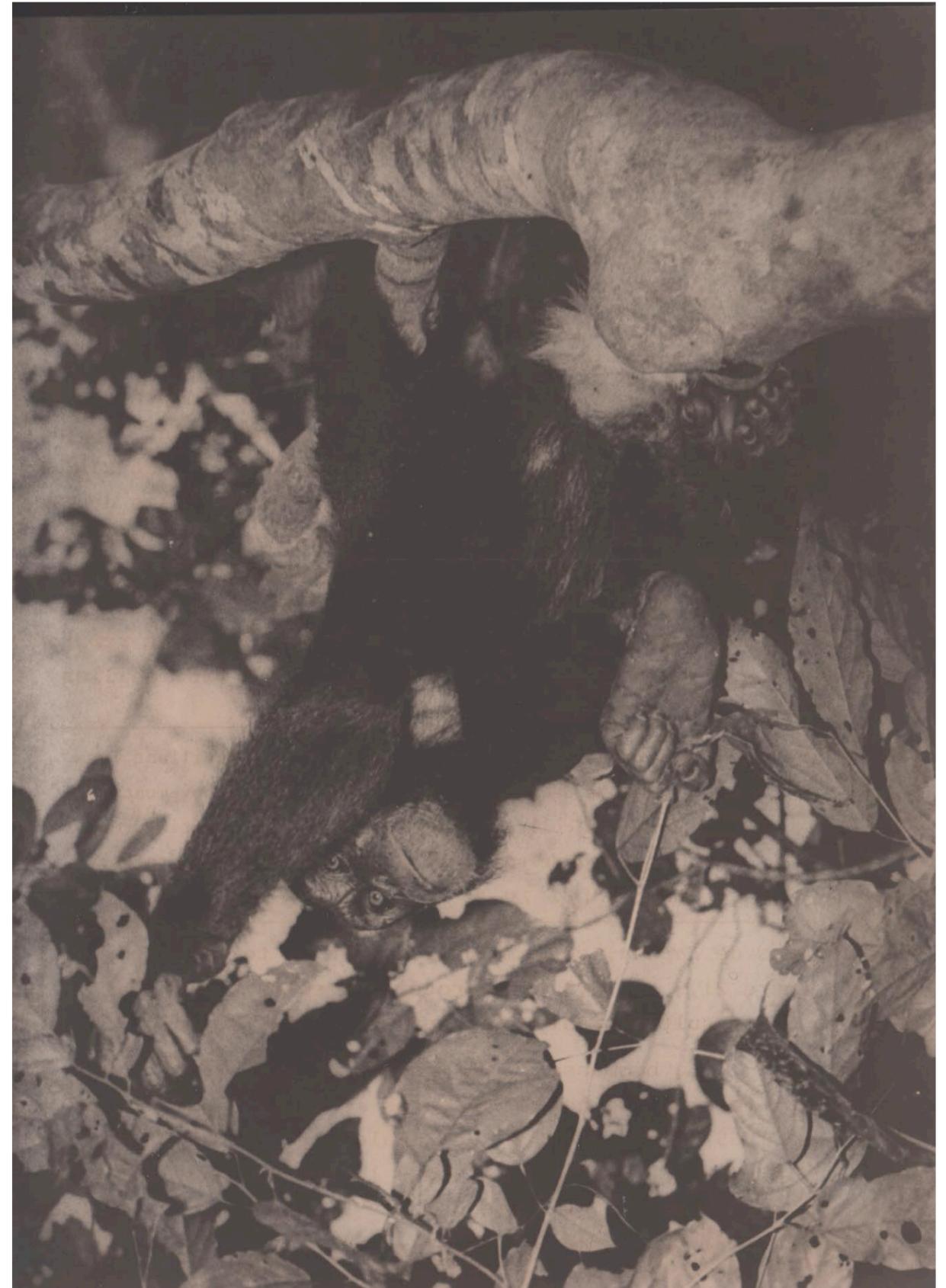
En Afrique, la différence de stratégie entre Chimpanzé et Gorille reproduit encore partiellement cette différence entre Gibbon et Siamang mais le comportement de ces grands Anthropoïdes présente de nombreuses particularités qui les mettent bien à part du reste des Simiens.

● L'alimentation du Chimpanzé, *Pan troglodytes*, dans la forêt dense humide du Gabon, comprend en moyenne (poids frais) 28 % de feuillages ou de tiges vertes, 68 % de fruits (en incluant une faible quantité de graines) et 4 % d'Insectes et autres petites proies (HLADIK, 1973; Volume II page 408-409). Les feuilles et les repousses de feuillage apportent non seulement un complément protéique quantitatif mais aussi qualitatif en équilibrant les proportions des différents acides aminés essentiels (HLADIK et VIROBEN, 1974; Volume II page 455). La consommation des repousses de feuillage est donc une activité vitale pour le Chimpanzé ce qui explique que l'animal puisse passer des heures à cueillir les minuscules repousses de *Baphia leptobotrys* (figure 21) dont il ne peut obtenir guère plus de 20 g au total. Ces repousses sont remarquablement riches en protéines (55 % du poids sec). Les feuilles

Figure 21 - Chimpanzé dans la forêt dense du Gabon cueillant les repousses de *Baphia leptobotrys*. Chaque mouvement ne permet de collecter que 0,05 g mais ce matériel renferme 55 % de son poids sec de protéines végétales.
Photo C.M.H. 735-P.

développées de *Baphia*, consommées le reste du temps renferment encore entre 21,3 et 36,3 % de protéines, selon la saison (voir tableau des résultats analytiques pages 440-441 du Volume II).

La biomasse du Chimpanzé peut atteindre 1,5 kg par hectare en forêt dense humide (d'après les données de REYNOLDS et REYNOLDS, 1965); dans la forêt de Kibale elle est de 0,3 kg par hectare (STRUHSAKER, 1975). Dans tous les cas, la surface exploitée est immense (jusqu'à 100km²; SUZUKI, 1975). Le Chimpanzé y recherche



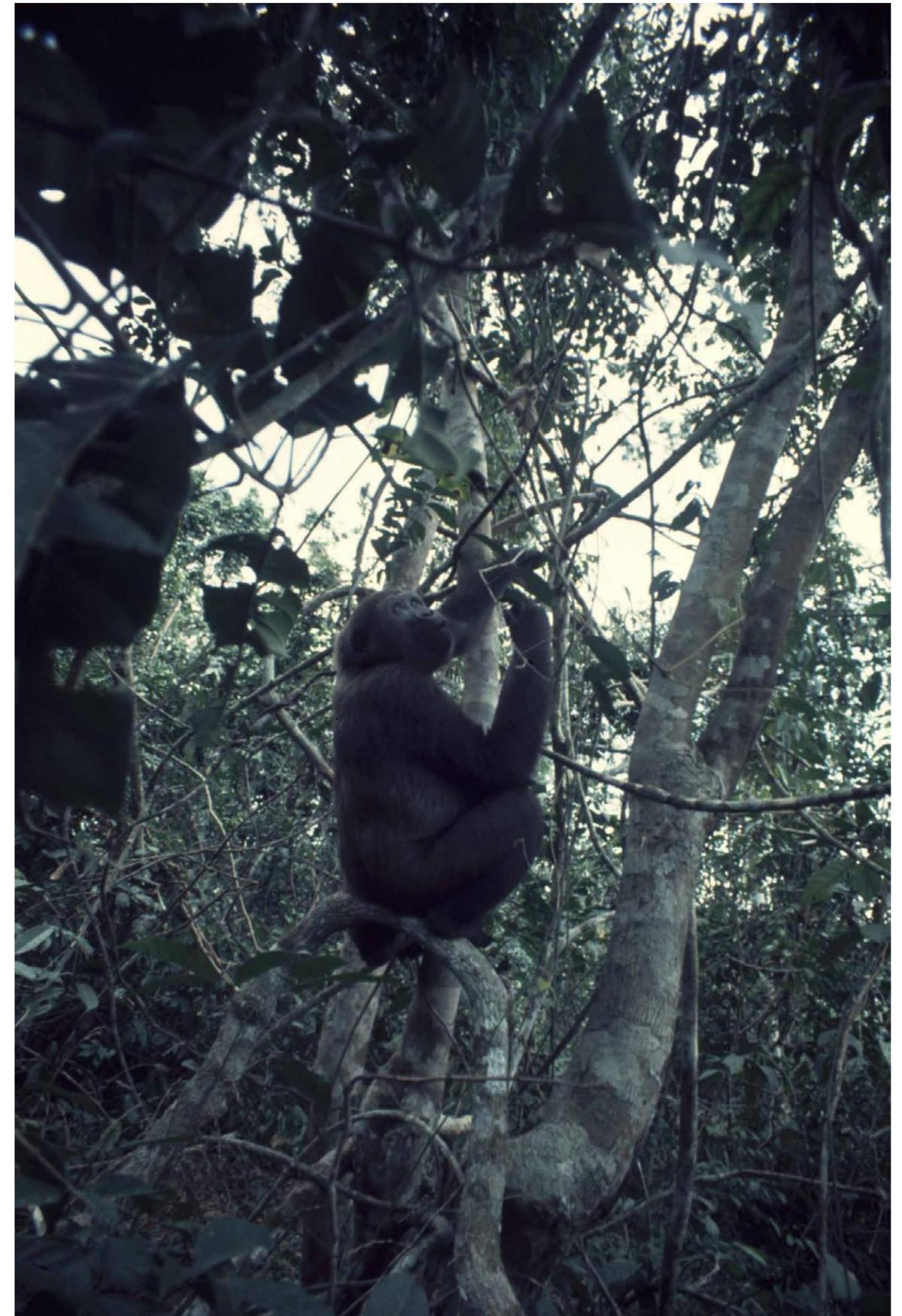
les aliments les plus "rentables" ce qui provoque d'ailleurs d'importantes variations dans la composition de son alimentation que nous avons illustrées par le graphique de la page 404 (Volume II).

● Le Gorille, *Gorilla gorilla* qui pèse environ quatre fois le poids du Chimpanzé et peut atteindre 200 kg n'est plus à ce stade un primate arboricole. Il semble d'ailleurs, d'après les observations faites au Gabon sur quelques contenus stomacaux, que les jeunes Gorilles, encore arboricoles, aient un régime essentiellement frugivore complété par des feuillages alors que les adultes se nourrissent de tiges et de feuilles. Les études plus poussées ont porté sur le Gorille de Montagne, *Gorilla gorilla berengei* (SCHALLER, 1963; CASIMIR, 1975; FOSSEY et HARCOURT, 1977). Plus de 100 espèces végétales étaient consommées par les Gorilles observés par SCHALLER; mais un nombre limité d'espèces végétales peuvent former l'essentiel de la nourriture, par exemple les repous-ses d'un bambou, *Arundinaria alpina*, dans le cas d'un groupe observé par CASIMIR (1975).

Figure 22 - Gorilles réintroduits sur un îlot de la rivière Ivindo. Les feuillages disponibles étant insuffisants, ces Gorilles réingèrent régulièrement leur fèces. Photo C.M.H. prise au Gabon en 1975.

Le régime du Gorille comprend toujours une importante quantité de fibre végétale qui forme un "ballast" digestif probablement indispensable. En cas de réduction du volume ingéré, le Gorille pratique la coprophagie pour compenser l'absence de ce "ballast" intestinal (figure 22). Ce comportement ne semble pas pathologique: il a été observé au Ruanda sur des populations naturelles de Gorille (D'ARCY, communication personnelle) qui, les jours pluvieux, sont moins actifs, et, ayant moins consommé de feuillages, réingèrent une partie de leur fèces.

La biomasse du Gorille de Montagne peut atteindre 2 kg par hectare, mais la surface moyenne exploitée reste très vaste (25 km²) eu égard à la forte taille de l'animal et au nombre d'animaux dans chaque groupe (6 à 17). Parmi les Primates de forêt seuls les Chimpanzés ont un plus vaste domaine.



V - CONCLUSION: LA COMPOSITION DES ALIMENTS ET LE DÉTERMINISME DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES PRIMATES.

Les choix effectués par les Primates parmi les aliments potentiel d'origine végétale ou animale peuvent être corrélés avec les teneurs en "composés primaires" (protides, glucides et lipides). En effet nous avons vu que les différentes stratégies alimentaires des Primates sympatriques étaient basées sur les choix préférentiels, soit des aliments les plus abondants mais présentant de faibles teneurs en éléments assimilables, soit de matériaux plus rares et (ou) plus dispersés mais dont les teneurs plus élevées procuraient davantage d'énergie.

Les "composés secondaires" (WHITTAKER et FEENY, 1971; JANZEN, 1970; 1977) qui ont été définis comme n'ayant pas de rôle direct dans le métabolisme, semblent avoir été sélectionnés par les plantes, au moins dans certains cas, en tant qu'agents répulsifs contre les consommateurs éventuels. leur goût peut agir directement: un jeune Gorille observé à Makokou se nourrissait des feuillages sur lesquels les tests de recherche d'Alcaloïdes étaient négatifs (A. HLADIK, 1977). Quelques feuilles ont été mâchées puis crachées par l'animal: sur ces feuillages, les tests de détection d'Alcaloïdes ont effectivement donné une réaction positive. Cependant les espèces de forêt dense renfermant de fortes quantités d'alcaloïdes ou d'autres composés susceptibles d'être toxiques ou répulsifs, ne sont pas très fréquentes (BOUQUET, 1972). Les faibles teneurs en alcaloïdes trouvées dans les feuilles d'un plus grand nombre d'espèces (A. HLADIK, 1977) ne sont probablement pas plus toxiques pour les animaux que le café pour l'Homme.

Les Tannins présents dans certaines feuilles pourraient se lier aux protéines (FEENY, 1969) et empêcher la digestion par la trypsine de ces protéines "tannées". Bien que la démonstration n'ait été faite qu'*in vitro* avec des produits d'origine diverses il semble assez probable qu'une forte teneur en tannin soit une gêne pour le consommateur éventuel, et, en nous référant à une pratique qui a permis à l'Homme de consommer les glands de chêne (en les mélangeant à de la terre), nous avons émis

l'hypothèse que la terre ingérée par un certain nombre de Primates consommateurs de feuillages pourrait agir comme un adsorbant des tannins ou d'autres composés secondaires (HLADIK et GUEGUEN, 1974).

En fait, les plantes les moins consommables parce que les moins riches en matériaux nutritifs ont dû être sélectionnées par les consommateurs de végétaux au même titre que les plantes toxiques. Seules les formes les plus spécialisées de Primates peuvent utiliser ces végétaux qui sont les plus communs: par exemple les feuilles d'*Adina cordifolia*, principal aliment de *Presbytis senex* ou celles de *Celtis durandii* consommées essentiellement par *Colobus guereza* (OATES, 1974) ne peuvent guère constituer des aliments pour les Primates plus actifs à cause de leur faible teneur en glucides et en protides. Pour les utiliser, il fallait que se développe la stratégie du folivore peu actif et peu mobile, vivant "à l'économie" sur les ressources les plus abondantes.

Par contre, les petites quantités de produits amers astringents ou acides qu'on trouve dans presque tous les végétaux peuvent constituer d'excellents stimuli pour le conditionnement de l'animal: la réaction différée provoquée par l'assimilation de l'aliment et la sensation diffuse qu'elle procure peut lui être associée. Ces produits "marqueurs" peuvent alors aider considérablement les espèces qui vivent sur les ressources végétales les plus dispersées en leur donnant une motivation additionnelle.

REFERENCES

(DEUXIÈME PARTIE)

BOUQUET, A.

1972 Plantes médicinales du Congo-Brazzaville. *Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M.*, 13, 112 p

CARPENTER, C.R.

- 1934 A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative Psychology Monographs*, 10: 1-168.

CASIMIR, M.J.

- 1975 Feeding ecology and nutrition of an eastern gorilla group in the Mt. Kahuzi Region (Republique of Zaire). *Folia Primatologica*, 24: 81-136.

CHARLES-DOMINIQUE, P.

- 1971 Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biologia Gabonica*, 7: 121-228.
- 1975 Nocturnality and Diurnality: an ecological interpretation of these two modes of life by an analysis of the higher vertebrate fauna in tropical forest ecosystems. p. 69-88 in " *Phylogeny of the Primates, an interdisciplinary approach*", W.P. Luckett et F.S. Szalay eds, New York, Plenum Press.
- 1977 *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. London: Duckworth, 288 p.

CHARLES-DOMINIQUE, P. et C.M. HLADIK

- 1971 Le Lépilémur du Sud de Madagascar: Ecologie, Alimentation et Vie sociale. *La Terre et la Vie*, 25: 3-66.

CHARLES-DOMINIQUE, P. et R.D. MARTIN

- 1970 Evolution of Lorises and Lemurs. *Nature*, 227: 257-260.

CHIVERS, D.J.

- 1969 On the daily behavior and spacing of howling monkey groups. *Folia Primatologica*, 10: 48-102.
- 1971 The Malayan siamang. *Malayan Nature Journal*, 24: 78-86
- 1973 An introduction to the socio-ecology of Malayan forest Primates. p. 101-146 in R.P. Michael et J.H. Crook, eds, *Comparative Ecology and Behaviour of Primates*, London, Academic Press.

COOPER, H.M.

- 1976 A comparison of learning sets in *Lemur* and *Hapalemur*. (sous presse).

CROOK, J.H. et J.S. GARTLAN

- 1966 Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203.

CURTIN, S.H. et D.J. CHIVERS

- 1977 Leaf-eating primates of peninsular Malaysia (sous presse).

D'ARCY W. et C.M. HLADIK

- 1977 Le régime alimentaire du Gorille: comparaison entre *Gorilla beringei* et *Gorilla gorilla* (en préparation).

DITTUS, W.P.J.

- 1975 Population dynamics of the Toque Monkey, *Macaca sinica* In R. Tuttle, ed. *Socioecology and Psychology of Primates* 125-151, The Hague: Mouton.

EISENBERG, J.F.

- 1977 The evolution of arboreal herbivores in the Class Mammalia (sous presse).

EISENBERG, J.F., N.A. MUCKENHIRN et R. RUDRAN

- 1972 The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863-874.

FEENY, P.P.

- 1969 Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry*, 8: 2119-2126.

FITZGERALD, A.

- 1977 Aspects of the food and nutrition of wild and captive opossums, *Trichosorus vulpecula* (Kerr 1792) (Marsupialia: Phalangeridae) (sous presse).

FOSSEY, D. et A.M. HARCOURT

- 1977 Feeding ecology of free ranging mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). In T.H. Clutton-Brock, ed. " *Primate ecology: studies of feeding and ranging behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*, London, Academic Press.

GATINOT, B.L.

- 1975 Ecologie d'un Colobe bai (*Colobus badius temmincki*, Kuhl 1820) dans un milieu marginal au Sénégal. Thèse de 3ème Cycle, Paris.

GAUTIER, J.P.

- 1975 Etude comparée des systèmes d'intercommunication sonore chez quelques Cercopithecinae forestiers africains. Mise en évidence de corrélations phylogénétiques et socio-écologiques. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes.

GAUTIER, J.P. et A. GAUTIER-HION.

- 1969 Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *La Terre et la Vie*, 3: 164-201

GAUTIER-HION, A.

- 1971 L'Ecologie du Talapoin du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25 : 427-490.
- 1977 Food Niche and co-existence in sympatric Primates in Gabon. In "Feeding behaviour in relation to food availability and composition" C.M. Hladik et D.J. Chivers. eds, (Proceedings of the sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).

GAUTIER-HION, A. et J.P. GAUTIER

- 197 Les associations polyspécifiques des Cercopithèques du plateau de M'Passa (Gabon). *Folia Primatologica*, 22: 134-177.

GLANDER, K.E.

- 1975 Habitat description and resource utilization: a preliminary report on mantled howling monkey ecology. p. 37-59. In R. Tuttle, ed., *Socio-ecology and Psychology of Primates*. The Hague: Mouton.

GRANT, T.I.

- 1977 Adaptations of tissue and limb segments to facilitate moving and feeding in arboreal folivores (sous presse).

HLADIK, A.

- 1977 Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores (sous presse).

HLADIK, A. et C.M. HLADIK

- 1969 Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23: 25-117.

HLADIK, C.M.

- 1973 Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27: 343-413.
- 1975 Ecology, diet and social patterning in Old and New World Primates. p. 3-36 in R.H. Tuttle, ed., *Socio-ecology and Psychology of Primates*. La Haye/Paris: Mouton.
- 1977 A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. p.481-501. In Clutton-Brock, T.H. (ed.), *Primate ecology: Ranging and feeding Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*, Londres: Academic Press.

HLADIK, C.M. et P. CHARLES-DOMINIQUE

- 1971 *Lepilemur* et autres Lémuriens du Sud de Madagascar. *Science et Nature*, 106: 30-38.
- 1974 The behaviour and ecology of the sportive lemur (*Lepilemur mustelinus*) in relation to its dietary peculiarities. p.23-37 in R.D. Martin, G.A. Doyle et A.C. Walker, eds., *Prosimian Biology*, London: Duckworth.

HLADIK, C.M., P. CHARLES-DOMINIQUE, P. VALDEBOUZE, J. DELORT-LAVAL et J. FLANZY

- 1971 La caecotrophie chez un Primate phyllophage du genre *Lepilemur* et les corrélations avec les particularités de son appareil digestif. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 272: 3191-3194.

HLADIK, C.M. et D.J. CHIVERS

- 1974 Le Siamang et autre Gibbons, écologie comparée. *Science, Nature et Médecine*, 1: 33-40.

HLADIK, C.M. et L. GUEGUEN

- 1974 Géophagie et nutrition minérale chez les Primates sauvages. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 279: 1393-1396.

HLADIK, C.M. et A. HLADIK

- 1972 Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26: 149-215.

- HLADIK, C.M., A. HLADIK, T. BOUSSET, P. VALDEBOUZE, G. VIROBEN et J. DELORT-LAVA
 1971 Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia Primatologica*, 16: 85-122.
- HLADIK, C.M., A. HLADIK, L. GUEGUEN, M. MERCIER, G. VIROBEN et P. VALDEBOUZE.
 Comparative study of the natural diet of the Primate of Sri Lanka: the seasonal variations in the levels of organic and mineral compounds and their relation with the feeding behavior (en préparation).
- HLADIK, C.M. et G. VIROBEN
 1974 L'alimentation protéique du Chimpanzé dans son environnement forestier naturel. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 279: 1475-1478.
- JANZEN, D.H.
 1970 Herbivores and the number of the trees species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
 1977 Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates (sous presse).
- JOLLY, A.
 1966 *Lemur Behaviour. A Madagascar field study*. Chicago et Londres: University of Chicago Press.
- JOUVENTIN, P.
 1975 Observations sur la socio-écologie du Mandrill. *La Terre et la Vie*, 29: 493-532.
- KLEIN, L.L. et D.J. KLEIN.
 1975 Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical Primates. p. 59-87 in R.H. Tuttle, ed. *Socio-ecology and Psychology of Primates*. The Hague/Paris: Mouton.
- KUHN, H.J.
 1964 Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Nagens der Schlankaffen (Colobidae). *Folia Primatologica*, 2: 193-221.
- LEIGH, E.G. et N. SMYTHE
 1977 Leaf production, leaf consumption, and the regulation of folivory on Barro Colorado Island (sous presse).
- MARTIN, R.D.
 1972 A preliminary field study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 9: 43-89.
- McKEY, D.
 1977 Soil, vegetation and seed-eating by black colobus monkeys (sous presse).
- McNAB, B.K.
 1977 The energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food source (sous presse).
- MILTON, K.
 1977 The quality of diet as a possible limiting factor on the howler monkey population of Barro Colorado Island: In *Feeding behaviour in relation to food availability and competition*" C.M. Hladik et D.J. Chivers, eds (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society). Academic Press. London.
- MOIR, R.J.
 1967 Ruminant digestion and evolution. p. 2673-2694 in C.F. Code, ed. *Handbook of Physiology, section 6: Alimentary Canal* Washington: American Physiological Society.
- MONTGOMERY, G.G. et M.E. SUNQUIST.
 1975 Impact of sloths on neotropical forest energy flow and nutrient cycling. p. 69-98 in F.B. Colley et E. Medina, eds. *Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. New York: Springer-Verlag.
- MOYNIHAN, M.
 1976 *The New World Primates. Adaptive radiation and the evolution of Social behavior, languages and intelligence*. Princeton University Press. 263 p.
- OATES, J.F.
 1974 The ecology and behaviour of the black and white colobus monkey (*Colobus guereza* Rüppel) in East Africa. PhD Thesis, University of London.

OPPENHEIMER, J.R.

- 1968 Behavior and ecology of the white-faced monkey, *Cebus capucinus*, on Barro Colorado Island, Canal zone, PhD Thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois.

PARIENTE, G.F.

- 1977 The role of vision in the behaviour of Prosimians. in G.A. Doyle et R.D. Martin, eds., *The Study of Prosimian Behaviour* (sous presse).

PARRA, R.

- 1977 Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. (sous presse).

PETTER, J.J., R. ALBIGNAC et Y. RUMPLER

- 1976 Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens). *Faune de Madagascar*. 44, O.R.S.T.O.M.-C.N.R.S., Paris.

PETTER, J.J. et P. CHARLES-DOMINIQUE

- 1977 Vocal communication in Prosimians. in G.A. Doyle et R.D. Martin eds. *The study of Prosimian Behaviour* (sous presse).

PETTER, J.J. et A. PEYRIERAS

- 1970 Observations éco-éthologiques sur les Lémuriens malgaches du genre *Hapalemur*. *La Terre et la Vie*, 24: 356-382.
- 1974 A study of population density and home ranges of *Indri indri* in Madagascar. p. 39-48 in R.D. Martin, G.A. Doyle et A.C. Walker, eds. *Prosimian Biology*. London: Duckworth.

QURIS, R.

- 1975 Ecologie et organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le Nord-Est du Gabon. *La Terre et la Vie*, 29: 337-398.

REYNOLDS, V. et R. REYNOLDS

- 1965 Chimpanzees of the Budongo Forest. p. 368-424 in I. DeVore ed. *Primate Behavior*, New York: Holt, Rinehart et Winston.

RICHARD, A.F.

- 1973 Social organization and ecology of *Propithecus verreauxi* Grandidier 1867. PhD Thesis, London University.

RICHARD, A.F.

- 1973 Intra-specific variation in the social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. *Folia Primatologica*, 22:178-207.
- 1977 Variability in the feeding behavior of a Malagasy Prosimian. (sous presse).

RICHARD, P.B.

- 1964 Notes sur la biologie du Daman des arbres (*Dendrohyrax dorsalis*) *Biologia Gabonica*, 1: 73-84.

RIPLEY, S.

- 1967 Intergroup encounters among Ceylon langurs (*Presbytis entellus*). p. 237-253 in S.A. Altmann, ed. *Social communication among Primates*. Chicago et Londres: University Press de Chicago.
- 1970 Leaves and leaf monkeys. The social organization of foraging in gray langurs, *Presbytis entellus thersites*. p. 481-509 in J.R. Napier et P.H. Napier, eds, *Old World Monkeys*, New York et Londres: Academic Press.

RUDRAN, R.

- 1970 Aspects of ecology of two subspecies of purple faced langurs (*Presbytis senex*). M. Sc. Thesis, Université de Ceylan, Colombo.
- 1973 The reproductive cycles of two subspecies of purple faced langurs (*Presbytis senex*) with relation to environmental factors. *Folia Primatologica*, 19: 41-60.
- 1977 Intergroup dietary differences and folivorous tendencies of two groups of blue monkeys, *Cercopithecus mitis* (sous presse).

SABATER PI, J.

- 1966 Rapport préliminaire sur l'alimentation dans la nature des gorilles du Rio Muni (Ouest africain). *Mammalia*, 30: 235-240.

SCHALLER, G.B.

- 1963 *The mountain Gorilla. Ecology and Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.

SMITH, C.C.

- 1968 The adaptive nature of social organization in the genus of tree squirrels, *Tamiasciurus*. *Ecological Monographs*, 38: 31-63.

STRUHSAKER, T.T.

- 1975 *The Red Colobus Monkey*. Chicago: University of Chicago Press.
1977 Interrelations of red colobus monkeys and rainforest trees in the Kibale Forest, Uganda (sous presse).

SUSSMAN, R. W.

- 1972 An ecological study of two Madagascan primates: *Lemur fulvus rufus* (Andebert) and *Lemur catta* (Linnaeus). PhD Thesis, Duke University.
1974 Ecological distinctions in sympatric species of *Lemur*. p. 75-108 in R.D. Martin, G.A. Doyle et A.C. Walker, eds. *Prosimian Biology*. Londres: Duckworth.

TAYLOR, E.L.

- 1940 The demonstration of a peculiar kind of coprophagy normally practiced by the rabbit. *Veterinary Record*, 52: 259-262.

TELEKI, G.

- 1973 The omnivorous chimpanzee. *Scientific American*, 228: 32-42.

WASER, P.M. et O. FLOODY

- 1974 Ranging patterns of the mangabey, *Cercocebus albigena*, in the Kibale Forest, Uganda. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 35: 85-101.

TROISIÈME PARTIE

LE RÉGIME ET LES STRATÉGIES ALIMENTAIRES DANS L'ÉVOLUTION DES PRIMATES : SIGNIFICATION DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES ANTHROPOÏDES.

I. RÉGIMES ALIMENTAIRES ET SPÉCIALISATIONS MORPHOLOGIQUES

I.1 - Définition du régime alimentaire

Le régime alimentaire des Prosimiens ou des Simiens (Première et deuxième parties de ce volume) a été défini objectivement par les choix qu'effectue l'animal dans son environnement naturel. Ces choix spécifiques peuvent éventuellement présenter une grande flexibilité potentielle, traduite par les adaptations à un régime de captivité très différent du régime naturel, ou bien, une flexibilité effective lorsque les aliments disponibles dans le milieu changent au cours des saisons et que les choix alimentaires de l'animal s'adaptent à ces variations.

Pour mesurer et comparer le régime alimentaire des Primates et sa marge de variation, les résultats de différentes études de terrain sont disponibles. Une discussion sur la signification et les possibilités de comparaison de ces études a été présentée par ailleurs (HLADIK, 1977-a) et seules les données quantitatives se rapportant à la nourriture ingérée ont pu être mises en parallèle. Dans cette optique, les diagrammes d'ensemble ou "diététogrammes" tels ceux qui figurent dans le Volume II page 173, 296 et 403, ont permis de définir simultanément la moyenne annuelle des différentes catégories d'aliments ingérés, ainsi que les variations (minima et maxima) pendant l'unité de temps d'observation (24 heures) pour chacun des aliments. Ces diagrammes ont été établis avec une précision variable selon les conditions de terrain, pour une quinzaine d'espèces de Primates

d'Amérique Centrale, du Gabon, de Madagascar et du Sri Lanka (HLADIK et HLADIK, 1969 et 1972; HLADIK, 1973 et 1977-b; voir en Deuxième partie, sections II et III). Les observations de terrain qui se poursuivent au Gabon sur une dizaine d'espèces de Cercopithécinés (GAUTIER-HION, 1977) aboutissent également à une définition quantitative des moyennes ingérées de différentes catégories d'aliments et des marges de variation. Les résultats exprimés sous forme de diététogrammes ne permettent cependant pas un classement homogène des espèces les unes par rapport aux autres ni une définition du régime alimentaire des Primates par rapport à celui des autres Mammifères.

I.2 - Les grandes catégories d'aliments naturels

Nous avons donc recherché (CHIVERS et HLADIK, en préparation) une forme de représentation à partir de trois variables simples correspondant aux catégories naturelles d'aliments qui peuvent être considérées en première approximation comme des catégories biochimiques nécessitant pour leur digestion une spécialisation particulière du tractus digestif :

● Animaux : Incluant toutes les proies (Invertébrés ou Vertébrés) ainsi que les oeufs, les larves et les sécrétions. Cette catégorie bien connue pour sa richesse en protéines, peut aussi avoir un constituant lipidique qui prédomine (cas des chenilles ou des termites: HLADIK, 1977-c; Volume II, page 445) ou consister en un miellat sucré (cas des sécrétions d'Homoptères; PETTER, SCHILLING et PARIENTE, 1971; page 50 du présent volume). Dans ces derniers cas, la valeur calorique est au moins aussi élevée que celle des protéines et le temps de digestion est généralement court.

● Fruits : Nous avons inclus dans cette catégorie les fruits immatures ainsi que les fleurs (les figes sauvages, souvent consommées par les Primates, sont, à l'état immature, des inflorescences renfermées sur elles-mêmes) et leurs sécrétions (nectar) pouvant former momentanément l'essentiel de la nourriture de certains Lémurs (SUSSMAN, 1977) aussi bien que les fruits pulpeux, les arilles, les tubercules et les graines, plus riches en

lipides, en protéines et éventuellement en amidon ou autres glucides hautement polymérisés, nécessitant donc un temps de digestion sensiblement plus long que la catégorie précédente.

● Feuillages : Cette troisième catégorie comprend tous les matériaux fibreux ou cellulosiques parmi lesquels les jeunes feuilles d'arbres et de plantes herbacées peuvent être très riches en sucres solubles et en protéines (les protéines forment plus de 50 % du poids sec de certaines légumineuses; HLADIK et VIROBEN, 1974; voir Annexe I) tandis que les feuilles développées ont une composition plus proche de celle des écorces ou des tiges. Les gommés sont aussi incluses. Tous ces produits formés de longues chaînes glucidiques nécessitent généralement une digestion par fermentation bactérienne dans des parties spécialisées du tractus digestif.

I.3 - Variabilité de la composition du régime alimentaire

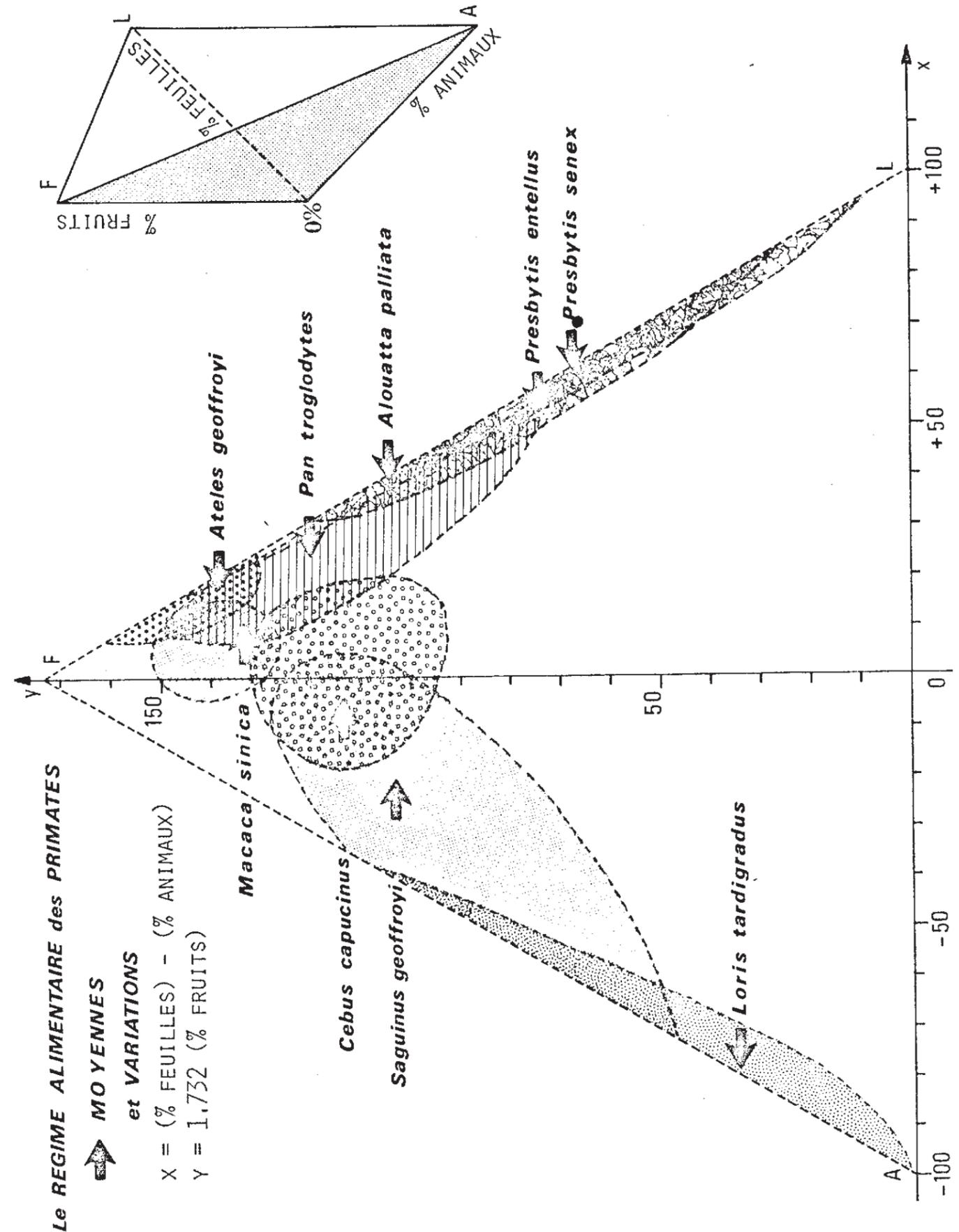
Les proportions de ces trois composants principaux exprimées en pourcentages du poids frais ingéré, peuvent être mesurées sur des axes perpendiculaires dans un espace à trois dimensions (figure 23, en haut et à droite) et former un point de projection. Toutes les combinaisons de régimes possibles (100 % au total des trois composants) se projettent à l'intérieur du triangle équilatéral qu'il est plus commode de représenter dans le plan de la figure 23. Les nouveaux axes de coordonnées que nous avons tracés dans ce plan permettent de localiser aisément chaque point avec $x = (\text{Pourcentage des feuillages}) - (\text{Pourcentage d'Animaux})$ et $y = 1,732 (\text{Pourcentage de Fruits})$. Un régime à tendance animalivore se situe près du sommet A ($x = -100$), un régime à dominance frugivore, près du sommet F ($x = 0$), tandis que les points proches du sommet L ($x = 100$) représentent les régimes essentiellement folivores. Les variations possibles d'un régime peuvent donc être définies par une série de points délimitant une surface. Les surfaces délimitées sur la figure 23 représentent les marges de variation des régimes de quelques espèces de Primates étudiés sur le terrain à Panama (*Saguinus*, *Cebus*, *Ateles*, *Alouatta*), au Sri Lanka (*Loris*, *Macaca*, *Presbytis* spp.) et au Gabon (*Pan*).

Figure 23 - Représentation du régime moyen et de la marge de variation de quelques espèces de Primates de Panama, du Sri Lanka et du Gabon (voir Deuxième partie, sections II, III et IV).

La combinaison des trois principaux composants (Animaux, Fruits et Feuilles) exprimés en Pourcentage du total ingéré, est désignée par son point de projection à partir de trois axes perpendiculaires (en haut et à droite). En fait, tous ces points sont localisés dans le triangle AFL qui a été représenté agrandi dans le plan de la figure.

Les deux nouveaux axes de coordonnées Ox et Oy permettent de localiser aisément les points de projection avec $x = (\% \text{ Feuilles}) - (\% \text{ Animaux})$ et $y = 1,732 (\% \text{ Fruits})$.

On remarque des superpositions importantes de ces surfaces de variation, même dans le cas d'espèces sympatriques (d'autres facteurs, notamment les choix préférentiels de certaines espèces végétales sont donc à prendre en considération pour le partage des ressources alimentaires: voir en Deuxième partie, section II. Chez les Primates allopatriques dont les régimes sont à première vue assez semblables, par exemple le Sajou, *Cebus capucinus*, le Macaque à Toque, *Macaca sinica* et le Chimpanzé, *Pan troglodytes*, qui, tous les trois, se nourrissent surtout de fruits, consomment une assez grande quantité de feuilles et recherchent activement les Insectes, on remarque que les superpositions sont, en fait, assez faibles et que la localisation des trois surfaces suffit à montrer une nette différence: le Chimpanzé a la tendance la plus folivore; le Sajou dont le régime présente une plus grande variabilité, est le plus animalivore de ces trois Primates. Le terme "omnivore" généralement appliqué à ces trois espèces, serait à reléguer dans les vieux traités d'Histoire Naturelle et à remplacer par un indice quantitatif (moyenne de x par exemple) ou plus précisément par les surfaces de projection obtenues dans notre figure à deux dimensions.

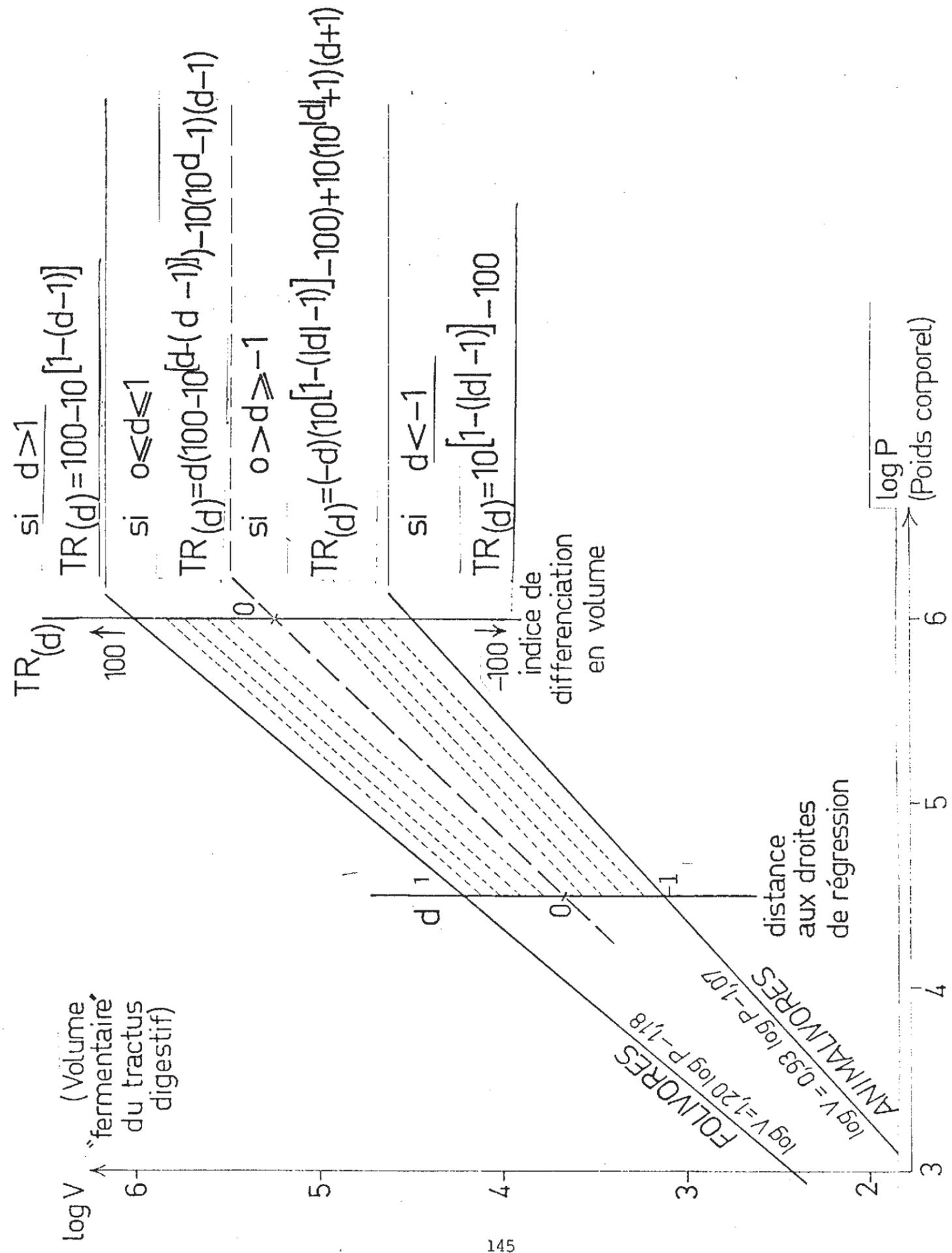


I.4 - Corrélations entre la nature du régime alimentaire et la structure du tractus digestif.

Les données quantitatives sur les régimes alimentaires que nous venons de définir sont indispensables pour étudier les corrélations avec la morphologie du tractus digestif. Les premières études que nous avons réalisées dans ce sens (HLADIK, 1966; 1967; 1968) nous ont permis d'analyser finement les structures de l'appareil digestif des Primates; mais notre approche avait été gênée par le manque de données précises sur les régimes alimentaires. Nous avons récemment repris cette étude en collaboration avec D.J. CHIVERS (Université de Cambridge) en reprenant toutes les données morphologiques accumulées au cours des dix dernières années (présentées en Annexe III, pages A19 à A28), afin de situer les Primates actuels par rapport aux autres Ordres de Mammifères de façon plus rigoureuse que dans les précédentes approches du problème (FOODEN, 1964; HLADIK, 1967). A partir des mesures effectuées sur 180 spécimens dont 117 Primates, nous avons calculé les volumes servant éventuellement à la fermentation des aliments et tracé les droites de régression par rapport au poids des animaux sur une double échelle logarithmique, pour l'ensemble des animalivores et l'ensemble des folivores (figure 24). Ces droites sont respectivement définies par les équations:

$$\begin{aligned} \log \text{Volume} &= 0,93 \log \text{Poids} - 1,07 && (\text{Animalivores}) \\ \log \text{Volume} &= 1,20 \log \text{Poids} - 1,18 && (\text{Folivores}) \end{aligned}$$

Figure 24 - Relations entre le poids corporel (P) et le volume (V) du tractus digestif (petit intestin non inclus) - L'ensemble des Mammifères animalivores (Primates inclus) est défini par la droite de régression $\log V = 0,93 \log P - 1,07$; l'ensemble des folivores (Primates inclus) par la droite de régression $\log V = 1,20 \log P - 1,18$. Les Primates frugivores se situent entre ces deux droites de régression: nous définissons leur distance (d) par rapport au point central. Cette distance traduit les tendances vers un régime folivore (+1) ou vers un régime animalivore (-1). La distance (d) est transformée selon la formule indiquée afin d'obtenir un "indice de différenciation" TR(d) correspondant au régime alimentaire défini sur la figure 23, soit
100 % Animalivore = -100
100 % Folivore = 100 (d'après HLADIK et CHIVERS, en prép.)



Les espèces frugivores dont de nombreux Primates se situent entre ces deux limites et chaque espèce peut être définie par les caractéristiques mesurables de son appareil digestif et localisée sur le graphique par rapport aux volumes de fermentation d'un animalivore et d'un frugivore de poids correspondant. La distance (d) entre ces deux points est lue sur une échelle TR (d) établie à partir de son antilogarithmique (HLADIK et CHIVERS, 1977-a), ce qui permet d'obtenir un indice de différenciation du tractus digestif dont les valeurs, comprises entre -100 (Animalivores) et +100 (Folivores), sont pratiquement égales à celles qui définissent les régimes alimentaires sur la Figure 23.

Des relations homologues, aboutissant aux mêmes indices de différenciation du tractus digestif et des régimes alimentaires, ont été calculées à partir des surfaces d'absorption du tractus digestif des différentes espèces de Primates.

D'une façon générale, les indices proches de zéro correspondent à des formes peu spécialisées qui présentent une assez grande variabilité diététique, mais dont les régimes peuvent être clairement définis, ainsi que nous l'avons montré page 142.

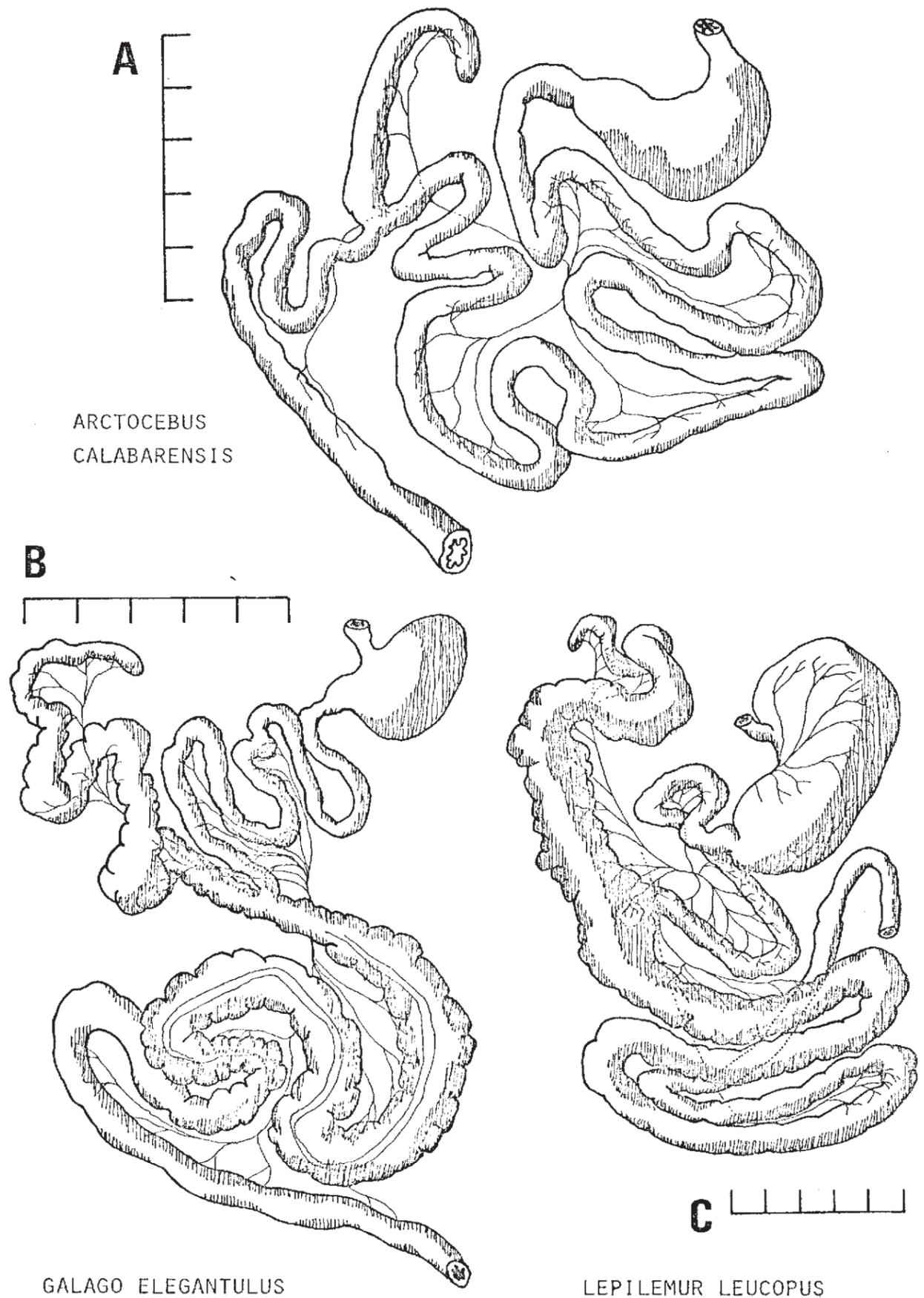
Figure 25 - Quelques exemples de morphologie gastro-intestinale de Primates dont les régimes alimentaires sont clairement différenciés. Ces dessins ont été réalisés en respectant les proportions exactes des divers segments (mesures contrôlées après dissection; échelles en cm).

A. *Arctocebus calabarensis*, animalivore à l'intestin grêle de longueur moyenne et côlon très bref.

B. *Galago elegantulus*, consommateur de gommes, au caecum et côlon particulièrement développés.

C. *Lepilemur leucopus*, folivore au caecum également très développé, possède l'intestin grêle le plus court de tous les Primates.

Le tractus digestif des différentes espèces de Primates, dont nous montrons quelques exemples (figure 25) présente donc des caractéristiques en étroite dépendance avec le régime



alimentaire. Les types extrêmes peuvent se reconnaître au premier coup d'oeil: *Arctocebus calabarensis* essentiellement animalivore (CHARLES-DOMINIQUE, 1976; voir première partie page 41) présente un intestin postérieur très réduit (figure 25 A), tandis que chez *Galago elegantulus* mangeur de gommes et chez *Lepilemur leucopus*, le caecum et le côlon sont très développés et présentent des bosselures régulières (Figure 25 B et C). Par contre, *Macaca sylvana* qui se nourrit de repousses végétales pendant plusieurs mois de l'année (DEAG, 1974), a des proportions de l'intestin postérieur relativement vastes, comparées à celles d'autres Macaques; mais dans ce cas une mesure précise des indices de différenciation est indispensable pour mettre en évidence des différences plus subtiles.

En parallèle avec cette différenciation du tractus digestif, la différenciation de la denture des Primates, comme celle des autres Mammifères, peut aussi être mise en relation avec le régime alimentaire. Comme dans le cas précédent, les différences entre les types extrêmes sont très nettes (JAMES, 1960) mais on doit faire appel à une analyse quantitative précise pour caractériser de nombreuses espèces de Primates peu différentes *a priori* les unes des autres. HYLANDER et KAY (1977) ont ainsi montré que chez les formes frugivores, la partie antérieure de la mâchoire et en particulier les incisives étaient très développées. Le cas des Prosimiens consommateurs de gommes, présenté en première partie (page 25), est assez semblable, tandis que chez les consommateurs de feuillages dont les aliments ne nécessitent que peu de préparation par les incisives mais une importante mastication, la partie postérieure de la mâchoire prédomine et les molaires présentent diverses structures pour déchirer ou écraser les aliments fibreux. Les avantages d'une telle étude de la denture des Primates sont évidents pour les paléontologistes et il est regrettable qu'elle ne permette pas encore de déduction suffisamment précises par manque d'information quantitative sur les régimes alimentaires de certains Primates utilisés comme modèles.

I.5 - Evolution du régime alimentaire

La complexification du tractus digestif aussi bien que de la structure des dents chez les folivores ne laisse guère de doute sur le sens général de l'Evolution. Bien que le tractus

digestif soit sujet à des changements de proportions relativement rapides (HLADIK, 1967), rien ne permet de penser que les changements de structures très marqués qui caractérisent en particulier l'intestin des folivores aient pu se réaliser plus rapidement que ceux des structures plus "dures" (os et dents) qui seuls ont laissé des traces sous forme de fossiles. Les Mammifères primitifs étaient des animalivores mangeurs d'Invertébrés et les chaînes trophiques antérieures au Pléocène semblent avoir été peu diversifiées, tout comme celles des Reptiles primitifs, qui, au Permien, n'incluaient pas de folivores (HALSTEAD, 1969; OLSON, 1966). Les Primates animalivores mangeurs d'Invertébrés ou de petits Vertébrés représentent donc le stade initial de l'évolution du groupe. Les formes frugivores et folivores dérivent de ce noyau de base mais leur spécialisation alimentaire est surtout déterminée par des facteurs écologiques que nous allons analyser ci-dessous.

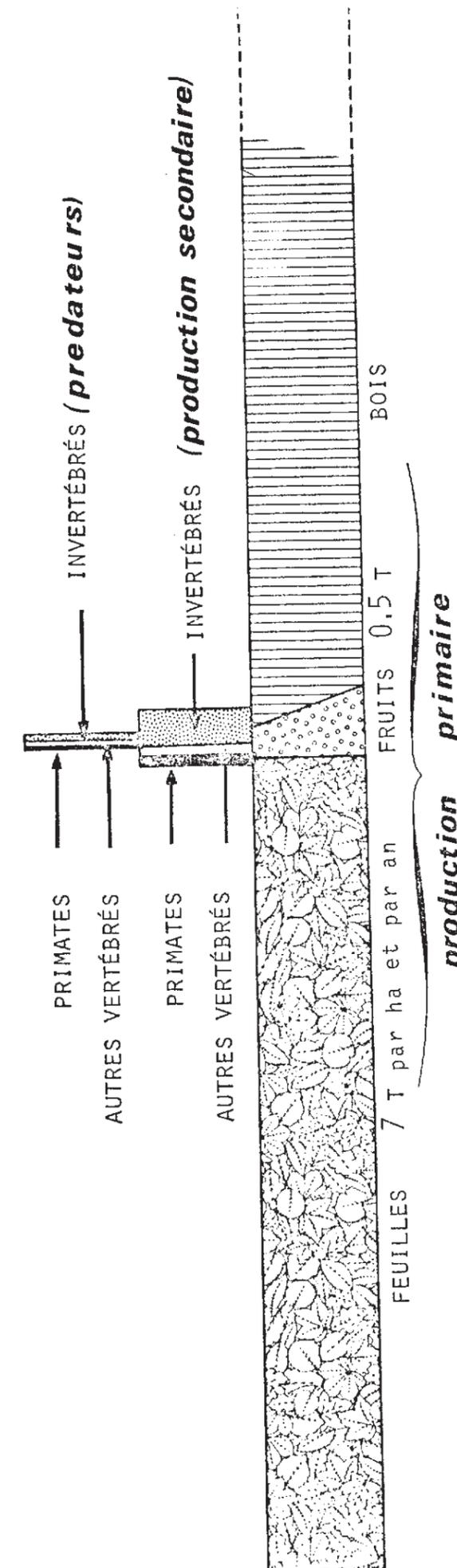
II. DISPONIBILITÉS ALIMENTAIRES ET NICHES ÉCOLOGIQUES

II.1 - Mesure de la production et des ressources alimentaires

Les ressources disponibles dans le milieu forestier peuvent être représentées sous la forme d'une pyramide de production (figure 26) qui met en évidence la différence d'ordre de grandeur entre la production primaire (incluant les feuilles, les fruits et le bois, elle dépasse 10 tonnes de matière sèche par hectare et par an) et la production secondaire qui ne peut guère excéder une centaine de kg par hectare et par an. Par contre, si l'on compare entre elles les forêts de différentes régions inter-tropicales, l'ordre de grandeur des productions est pratiquement partout le même: par exemple, la production de feuilles, d'après les poids secs de litière, est de 7 tonnes par hectares et par an dans la forêt dense humide sempervirente du Gabon (A. HLADIK, 1977), de 6 tonnes dans la forêt dense humide semi-décidue de Panama (LEIGH et SMYTHE, 1977) et de l'ordre de 3 à 4 tonnes dans une forêt sèche décidue du Sri Lanka (HLADIK et HLADIK, 1972)

Figure 26 - Représentation schématique de la pyramide des productions dans une forêt dense, d'après les données de A. HLADIK (1977) concernant la forêt du Gabon. La production nette en Vertébrés et en Invertébrés, très petite par rapport à la production primaire, est représentée avec beaucoup d'excès par rapport à ce que l'on peut prévoir en l'absence de données précises.

La production en ressources alimentaires détermine le niveau maximum des populations animales consommatrices au-delà duquel la consommation excèderait les disponibilités. Les Mammifères folivores parmi lesquels ne se trouvent qu'un nombre limité de Primates spécialisés, peuvent donc présenter dans les forêts tropicales une biomasse élevée, compte tenu de la très forte production en feuilles. Cette biomasse est du même ordre de grandeur lorsqu'on compare différents milieux (EISENBERG *et al.*, 1972; HLADIK, 1975) puisque les productions y sont du même ordre de grandeur. Les populations animales utilisant les types d'aliments moins abondants, en particulier les Primates frugivores, sont également limitées en biomasse et à un niveau plus bas que les folivores en dépit d'une possibilité d'utilisation plus complète de cette ressource, car la production en fruits n'excède pas 0,5 Tonne, poids sec, par hectare et par an, dans la forêt dense du Gabon (A. HLADIK, comm. pers.). Les populations d'animalivores sont évidemment les plus limitées en biomasse. Dans chacun de ces cas, la limite supérieure (capacité maximum de l'environnement) n'est pas nécessairement atteinte; cependant, les études de terrain (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971; HLADIK, 1975) ont montré que les populations de Primates, dans un environnement stabilisé, tendaient à utiliser au maximum les ressources alimentaires disponibles, compte tenu des variations annuelles de la production qui déterminent une limite inférieure. Cela correspond d'ailleurs au cas de la plupart des populations de Vertébrés (ODUM et ODUM, 1959; WILSON, 1975).



II.2 - Niveaux trophiques et "grades écologiques"

Nous pouvons donc établir un modèle écologique concernant l'utilisation des ressources alimentaires en tenant compte du fait que la majorité des espèces de Primates sont frugivores mais que tous leurs régimes alimentaires sont des mélanges de deux ou de trois des catégories "d'aliments de base" définies précédemment : Animaux, Fruits, Feuillages. Les Primates se répartissent dans trois "grades écologiques" (HLADIK, 1975; pages 36 et 96 du présent volume) entre lesquels il n'existe aucune solution de continuité :

① Grade 1 : Espèces puisant leur énergie dans la production secondaire (prédatrices d'Invertébrés et (ou) de Vertébrés) utilisant généralement un complément alimentaire en fruits ou en gommes. En pratique, sont inclus dans cette catégorie tous les Primates qui consomment plus de 50 % d'Invertébrés; ce sont surtout des Prosimiens de petite taille.

② Grade 2 : Espèces utilisant les "fruits" (au sens large défini précédemment) comme source principale d'énergie, avec un complément protéique animal ou végétal incluant généralement des repousses de feuillage. Cette catégorie concerne les nombreuses espèces de Simiens dites "omnivores" dont nous avons cherché à préciser le régime (voir ci-dessus page 142).

③ Grade 3 : Espèces utilisant exclusivement la production primaire, généralement frugivores et folivores. Les plus spécialisées comme folivores sont les Colobidés dont la morphologie de l'estomac converge vers le type Ruminant (MOIR, 1967) ainsi que les formes des radiations divergentes comme le Lépilémur et le Gorille chez lesquelles la fermentation bactérienne s'opère dans l'intestin postérieur.

II.3 - La biomasse des Primates

Ces grades écologiques correspondent à des subdivisions du niveau trophique. La plupart des Primates sont situés à un niveau intermédiaire entre les consommateurs de la production

primaire et les utilisateurs de la production secondaire. Le maximum de biomasse est atteint chez les folivores de grade 3 et le minimum chez les animalivores de grade 1. D'après les proportions des "aliments de base" dans le régime, la biomasse peut s'établir à n'importe quel niveau intermédiaire: c'est ce que nous avons vérifié (HLADIK et CHIVERS, 1977) en comparant différentes stations de terrain où les populations de Primates ont été recensées et où des observations suivies sur le comportement alimentaire ont été effectuées (figure 27). Cette récapitulation que nous avons faite en conclusion du Symposium sur le comportement alimentaire des Primates, au Congrès International de Primatologie (Cambridge, 1976) n'a pas toujours été aisée car la répartition des populations de Primates n'est généralement pas homogène: des facteurs non alimentaires interviennent dans le déterminisme de la niche écologique et entraînent l'occupation préférentielle de certaines parties de la forêt par les différentes espèces (voir ci-dessous, et page 28). Nous nous sommes donc efforcés de ne mesurer les biomasses que sur les aires de la forêt effectivement occupées par chaque espèce. Ainsi, dans les forêts des régions tropicales et équatoriales, les biomasses des Primates à tendance animalivore (grade 1) sont de l'ordre de 0,01 à 0,1 kg par hectare; les biomasses des frugivores du grade 2 s'établissent entre 0,1 et 1 kg par hectare, les biomasses des Primates folivores/frugivores (grade 3) varient généralement entre 1 et 10 kg par hectare et peuvent exceptionnellement approcher les 20 kg. Sur une échelle logarithmique (figure 27 et voir aussi pages 29 et 95) ces différences de biomasse sont suffisamment nettes pour situer les espèces les unes par rapport aux autres et constituer un bon indice de comparaison du comportement alimentaire.

II.4 - Spécialisation des Primates dans des "niches alimentaires"

La comparaison entre les Prosimiens sympatriques de la forêt dense humide du Gabon et ceux d'une forêt décidue sèche de Madagascar (voir Figure 5 page 29) a bien mis en évidence, malgré les différences entre les habitats, des biomasses sensiblement égales pour toutes les espèces de grade écologique

équivalent. Le plus grand nombre d'espèces de Prosimiens ainsi que de Primates Simiens (Figure 27) et d'autres Mammifères dans la forêt du Gabon, a pour conséquence une plus grande spécialisation de chaque espèce dans une niche écologique "étroite". Ainsi *Arctocebus calabarensis* consomme presque exclusivement des chenilles tandis que les trois espèces de *Galago* se partagent les autres proies selon des règles plus subtiles (CHARLES-DOMINIQUE, 1971; 1977-a; Première partie pages 41, 43, 44 et 45). Au contraire, dans la forêt sèche de Madagascar, un petit nombre d'espèces se partagent les ressources, ce qui explique les biomasses relativement élevées de *Microcebus murinus* et de *Cheirogaleus medius* malgré une production globale du milieu assez faible. D'autre part, les adaptations physiologiques propres aux Prosimiens malgaches (voir ci-dessous) leur évitent de subir les conséquences des fortes variations saisonnières de production.

Les Primates Simiens de la forêt semi-décidue du Sri Lanka (Deuxième partie, Figure 13, page 95) ont une niche alimentaire assez large (HLADIK et HLADIK, 1972), et, n'étant pas en compétition avec les autres Mammifères, ils disposent de toutes les ressources. Ils présentent donc des biomasses élevées, notamment les deux espèces de *Presbytis* folivores, mais aussi *Macaca sinica*, seul frugivore qui complète son alimentation de petites proies et de feuillage. Au contraire, les espèces de la forêt dense de Panama sont davantage spécialisées (HLADIK et HLADIK, 1969, voir page 99), toutes frugivores mais avec différents compléments alimentaires qui les situent dans le grade 3 (*Alouatta*; *Ateles*) ou dans le grade 2 (*Cebus*; *Saguinus*). Malgré ces différences, la comparaison des biomasses des Primates Simiens de ces deux forêts tropicales ainsi que tous les exemples présentés sur la figure 27, montrent une correspondance entre les grades écologiques, chaque espèce étant localisée sur l'échelle des biomasses à une place correspondant à son niveau trophique.

Figure 27 - (voir pages suivantes) - Biomasses des Primates sympatriques dans différentes stations de terrain: chaque espèce est localisée sur une échelle logarithmique verticale d'après sa biomasse maximale observée (en kg, poids frais, par hectare). Cette distribution verticale correspond aux grandes catégories de stratégies alimentaires (grades écologiques), en fonction de l'utilisation des ressources du milieu: Insectes, Fruits et Feuillages.

GABON : La ligne pointillée sépare les espèces de forêt ripicole de celles qui habitent la forêt primaire dans son ensemble, dans les environs de Makokou (nous ne possédons pas de données chiffrées sur les espèces placées entre parenthèses: elles ont été situées en fonction des données bibliographiques provenant d'autres stations de terrain). Les trois espèces du genre *Cercopithecus* qui vivent en groupes poly-spécifiques ont été considérées comme un ensemble dont la biomasse a varié de 1,16 en 1972 à 2,21 en 1976 (données de GAUTIER-HION, 1977 pour les Simiens et de CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a, pour les Prosimiens).

OUGANDA : Les données sur les biomasses de Primates dans la forêt de Kibale (région de Kanyawara) sont celles de STRUHSAKER (1977) à l'exception de *Colobus guereza* dont la biomasse moyenne dans cette station n'est que 0,6 kg/ha. Cette espèce présentant des concentrations locales très importantes, nous avons utilisé les données de OATES (voir Deuxième partie, pages 122-125).

MALAISIE : Les données concernant la Réserve de Krau, près de Kuala Lumpur sont celles de MACKINNON (1977) ainsi que celles de CHIVERS discutées page 123 du présent volume.

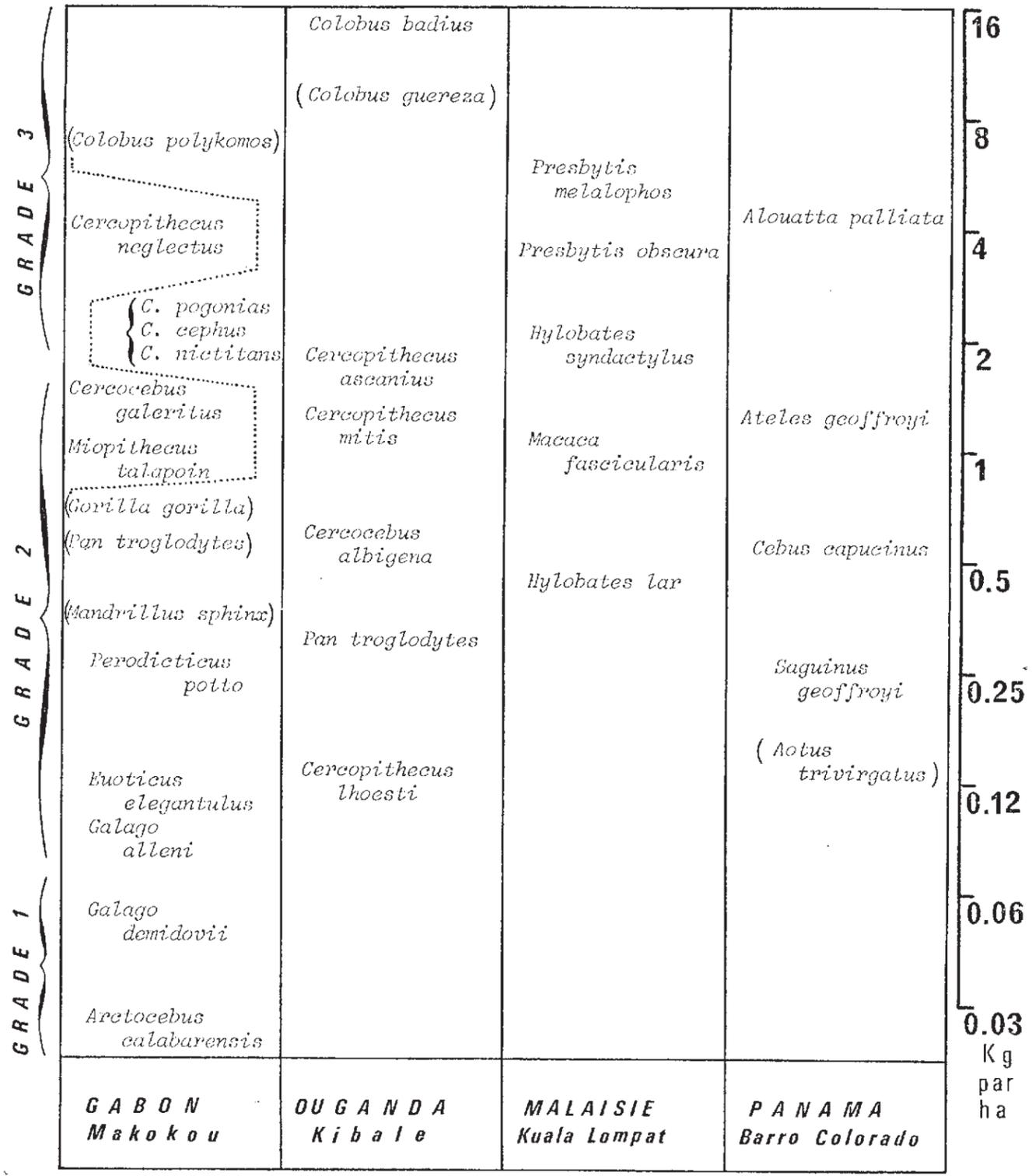
PANAMA : Données concernant l'île de Barro Colorado (Zone du Canal) d'après HLADIK et HLADIK (1969) et MOYNIHAN (1976).

PEROU : Les pointillés séparent l'espèce utilisant la forêt inondable (*C. moloch*) dans cette station décrite par KINZEY (1977).

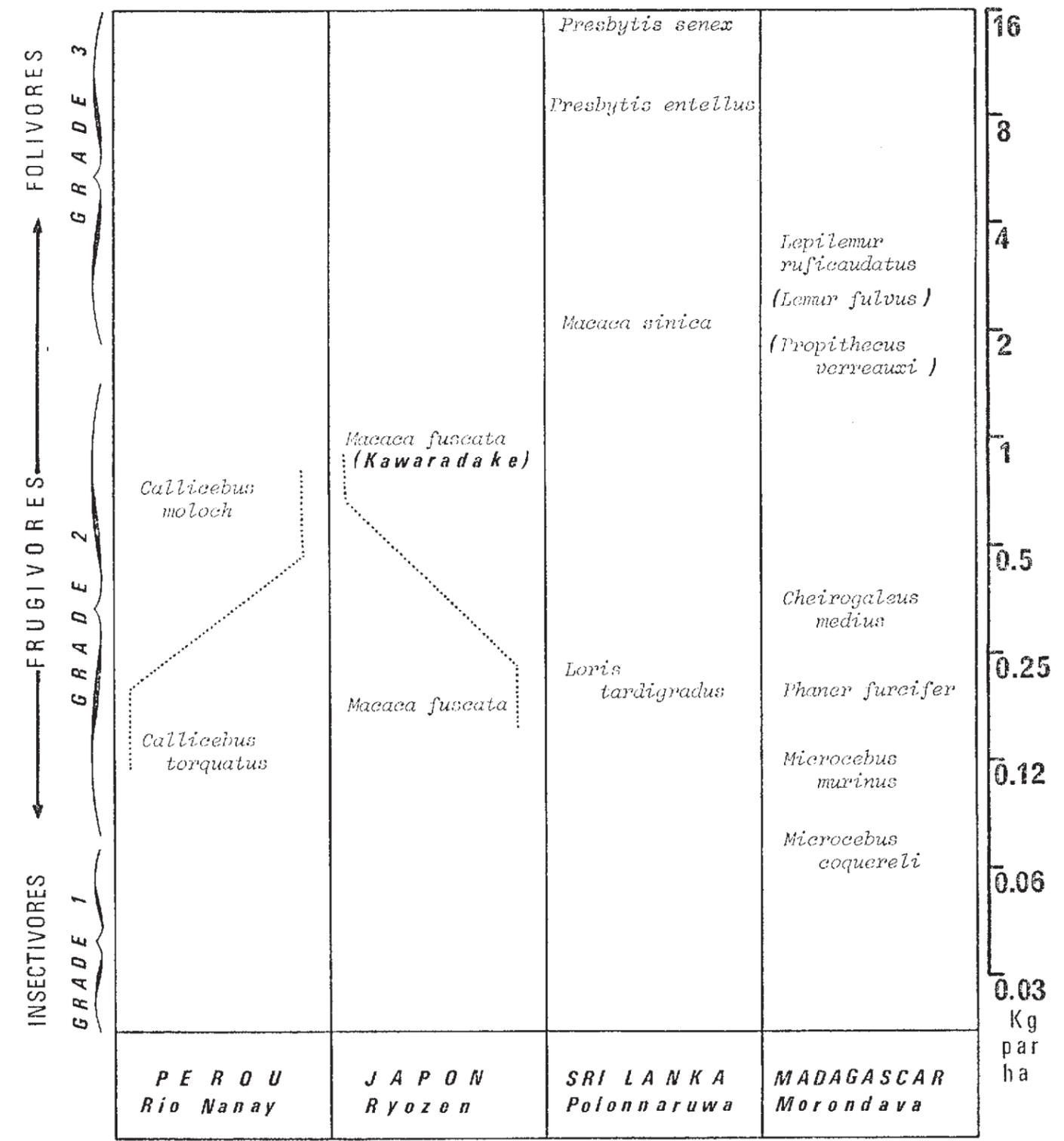
JAPON : Les données présentées par IWAMOTO (1977) se rapportent ici à deux stations différentes (séparées par les pointillés) où des troupes de Macaques Japonais non approvisionnés ont été observés: Ryozen au Centre de l'île d'Honshu et Kawaradake au Nord de Kiou-Siou.

SRI LANKA : Les biomasses très fortes des Primates de la forêt semi-décidue de zone sèche de Polonnaruwa sont en partie dues à l'absence de compétiteurs (données de HLADIK et HLADIK, 1972).

MADAGASCAR: Les données sur les Prosimiens nocturnes de la forêt d'Analabe, à Beroboka près de Morondava, proviennent d'un travail collectif présenté par PETER (1977). Les espèces diurnes de cette forêt (entre parenthèses) ont été brièvement observées par CHARLES-DOMINIQUE (communication pers.).



FORÊTS DENSES HUMIDES



FORÊTS SÈCHES

II.5 - Relations entre le poids corporel et le régime alimentaire

Le poids corporel de ces différents Primates doit évidemment être pris en considération pour le calcul de la biomasse en fonction de la densité de population. Par ailleurs, il existe une relation directe entre le poids d'un Primate et son adaptation alimentaire. Cette relation fut observée aussi bien chez les Prosimiens (CHARLES-DOMINIQUE, 1971; HLADIK, 1977-b; Première partie, pages 20-21) que chez les Simiens (HLADIK et HLADIK, 1969; HLADIK, 1977-d; Deuxième partie, pages 93-94) : seules les espèces de petite taille (depuis 60 g, par exemple: *Microcebus murinus*, jusqu'à 250 g, par exemple: *Loris tardigradus*) ont la possibilité d'utiliser une alimentation à base de petites proies animales (généralement des petits Invertébrés). Les Primates de taille supérieure (par exemple: *Saguinus geoffroyi*, 500 g ou *Perodicticus potto*, 1000 g) ne peuvent que très exceptionnellement remplir leur estomac de proies animales au cours d'une journée d'activité (ou d'une nuit pour une espèce nocturne). Ces espèces doivent donc compléter leur alimentation par des fruits ou des gommes en quantité d'autant plus importante que leur poids corporel est grand. En effet, toutes les espèces ont pratiquement les mêmes possibilités de découvrir et de capturer les Insectes ou autres Invertébrés; la quantité capturée est en moyenne toujours la même mais elle ne peut pas couvrir les besoins des plus grosses espèces. Pour des Primates encore plus grands (jusqu'à 2 ou 3 kg, par exemple le Sajou, *Cebus capucinus* ou le Macaque, *Macaca sinica*), l'apport protéique risquerait d'être insuffisant avec un régime formé uniquement de fruits et d'Insectes, puisque ce dernier aliment représente une proportion du régime d'autant plus petite que le poids corporel est grand. Un complément en feuillages (généralement les repousses des jeunes feuilles) qui apporte des protéines (HLADIK, 1977-d) est donc nécessairement ajouté au régime de ces Primates de taille moyenne ou relativement grande. Pour les grands Primates, d'une dizaine de kg, comme le Singe Hurlleur, *Alouatta palliata*, le Siamang, *Hylobates syndactylus* et l'Indri, *Indri indri* jusqu'à des poids corporels dépassant 100 kg chez le Gorille, la recherche des petites proies

animales serait peu rentable car elle ne procurerait qu'une trop faible fraction de l'énergie et de l'apport protéique. Le régime frugivore/folivore est donc le mieux adapté, dans la mesure où l'évolution morphologique et physiologique de l'espèce permet la digestion des végétaux disponibles. Par ailleurs, la digestion de ces aliments ne peut être réalisée que par des animaux de taille suffisante ayant un grand volume digestif et un métabolisme assez bas pour se suffire d'un bas niveau d'énergie (PARRA, 1977). Inversement, les espèces de petites taille consomment beaucoup d'énergie relativement à leur poids, non seulement en raison de l'accroissement du métabolisme de base, mais aussi de la dépense énergétique pour les déplacements qui varie aussi en fonction exponentielle du poids (TUCKER, 1969). Ils doivent donc utiliser des sources d'énergie suffisamment concentrées (lipides) et davantage de protéines (PORTMAN, 1970) qu'ils trouvent dans les Invertébrés (HLADIK et HLADIK, 1971). Il est donc certain que le poids corporel, la niche écologique (définie en première approximation par les choix alimentaires) et les adaptations physiologiques n'ont pu évoluer que simultanément. Les adaptations comportementales complexes allant jusqu'à l'utilisation d'outils par le Chimpanzé (voir ci-dessous, section IV) peuvent toutefois permettre d'augmenter le rendement de la prédation des petits Invertébrés et leur intégration dans le régime d'un frugivore/folivore de grande taille.

Lorsque le régime alimentaire se spécialise sur les feuillages, le poids corporel augmente corrélativement; mais la biomasse augmente également et la densité de population, exprimée en nombre d'individus par unité de surface, n'est donc pas forcément plus élevée chez les folivores: un groupe de dix Gorilles de Montagne utilise plus de 30 km² de terrain (GOODALL, 1977). La plus forte densité de Primates sauvages a cependant été observée chez un folivore de petite taille, *Lepilemur leucopus*, avec 800 individus par km² (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971). Les structures sociales, sur lesquelles nous reviendrons, doivent nécessairement être adaptées à ces densités de population et favoriser leur maintien au niveau optimum.

II.6 - Les niches écologiques des Primates

La compétition entre les populations des différentes espèces est évitée, selon le principe de GAUSE, ou plus généralement limitée par les différences entre les niches écologiques (LAMOTTE et BOURLIERE, 1975). Cette notion a été développée à partir d'observations sur de nombreuses populations d'Invertébrés et de Vertébrés (cf. ODUM et ODUM, 1959) mais il est plus délicat de l'appliquer aux populations de Primates généralement étudiées sur de petits échantillons. La "niche alimentaire" a été définie ci-dessus par les choix caractérisant les différentes espèces de Primates. Une première analyse qui s'impose concerne les ressources pouvant se trouver partagées entre des animaux diurnes et nocturnes: c'est précisément le cas dans la forêt du Gabon avec des Prosimiens nocturnes et des Simiens diurnes (cf. figure 27; CHARLES-DOMINIQUE, 1976; GAUTIER-HION, 1977) et à Madagascar avec des espèces diurnes et des espèces nocturnes de Prosimiens. Ce type de partage entre espèce évite la compétition en laissant à chacune une part quasiment égale des disponibilités (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971). L'évolution des Primates semble avoir été fortement marquée par ce partage temporel des ressources car les formes ancestrales, si elles avaient évolué vers le monde diurne, se seraient trouvées en compétition avec des oiseaux diurnes plus aptes que les petits Mammifères de poids équivalent à exploiter les ressources en Insectes et en fruits: cet argument de paléo-écologie a été utilisé par CHARLES-DOMINIQUE (1975) pour démontrer l'origine essentiellement nocturne de l'Ordre des Primates. Seuls les Primates Simiens, lorsqu'ils sont apparus, ont pu occuper une niche de consommateurs diurnes de fruits et d'Insectes parce qu'ils pouvaient, entre autres choses, exécuter des mouvements de la main beaucoup plus précis que ceux des Prosimiens (BISHOP, 1964), et, en soulevant les écorces ou en ouvrant certains gros fruits durs, utiliser les grosses larves d'Insectes et la pulpe de fruits très peu accessibles aux oiseaux diurnes de même poids corporel avec lesquels ils étaient susceptibles d'entrer en compétition (HLADIK, 1977-b)

Une répartition plus subtile des ressources entre les espèces de Primates sympatriques s'effectue par le biais de l'utilisation différentielle de l'espace dans le sens horizontal ou vertical. Nous avons fait récemment une revue comparative de ces processus de spécialisation (HLADIK et CHIVERS, 1977) qui sont tous déterminés par les discontinuités de structures de la forêt dense (OLDEMAN, 1974; 1977; A. HLADIK, 1977). La forêt inondée, sur les bords des marigots et les berges des fleuves, dont la floristique est très particulière, peut constituer l'habitat exclusif d'une ou de plusieurs espèces de Primates: par exemple, au Pérou, *Callicebus moloch* (KINZEY, 1977) et au Gabon, *Miopithecus talapoin*; *Cercopithecus neglectus* et *Cercocebus galeritus* (GAUTIER-HION, 1977) alors qu'une autre espèce de *Callicebus* utilise la forêt "primaire" du Pérou et que d'autres espèces de *Cercopithecus* vivent sur les ressources du reste de la forêt gabonaise (Figure 27). L'utilisation des ressources selon leur localisation horizontale est déterminée sur une plus petite échelle par la mosaïque en perpétuelle évolution que représentent les stades de régénération continue de la forêt primaire (dont seulement 5 à 10 % de la surface se trouve momentanément dans une phase finale d'équilibre; OLDEMAN, 1977). Les observations de CHARLES-DOMINIQUE (1971; 1976) sur les Prosimiens du Gabon, ont démontré cette utilisation différentielle des structures de la forêt, en particulier par *Arctocebus calabarensis*, spécialisé dans les parties en cours de régénération les plus riches en lianes, où il recherche les petites proies (Première partie, page 42).

OLDEMAN a mis également en évidence la différenciation de l'architecture forestière du bas vers le haut qui s'accompagne d'une inversion des conditions microclimatiques. Il n'est donc pas surprenant d'y trouver aussi une spécialisation des Primates en rapport avec l'utilisation des ressources en Invertébrés et autres petites proies: parmi les Prosimiens nocturnes du Gabon, *Galago alleni* chasse près du sol tandis que *Galago demidovii* recherche ses proies dans la canopée (Première partie, pages 43-44). Chez les Cercopithèques frugivores, le complément alimentaire en Insectes est prélevé à des hauteurs statistiquement différentes par les différents Primates (GAUTIER-HION, 1977;

STRUHSAKER, 1977) ce qui laisse supposer un ajustement très précis du comportement, aboutissant au prélèvement de proies suffisamment différentes pour éviter ou réduire nettement la compétition.

Les choix de différentes espèces végétales par les Primates sympatriques dont nous présentons ci-dessous les caractéristiques comportementales, supposent aussi un ajustement très précis de réactions qui dépendent tout autant des mécanismes physiologiques que de ceux qui assurent la régulation des structures sociales.

III. LES STRATÉGIES PHYSIOLOGIQUES ET LES STRATÉGIES COMPORTEMENTALES DANS L'ADAPTATION AUX RESSOURCES DISPONIBLES

III.1 - Variations saisonnières des disponibilités alimentaires

Les cycles saisonniers entraînent une variation très importante dans la quantité et dans la composition des ressources disponibles. Ces changements dans l'alimentation disponible pour les Primates sont particulièrement marqués dans les forêts tropicales décidues; mais ils existent aussi et leur amplitude reste assez grande, dans les forêts denses. Si l'on considère, d'une part, deux forêts décidues: à Madagascar (Morondava; Côte Ouest) et au Sri Lanka (Polonnaruwa, en zone sèche), la "production" de feuilles de litière (qui indique grossièrement les disponibilités des repousses dans la période qui suit; A. HLADIK, 1977-a) varie de 0 à 2,5 et 0,5 à 1,5 g de matière sèche par m² et par jour; la production de fruits mesurée uniquement au Sri Lanka, varie de 0 à 0,5 g par m² et par jour. Dans les deux forêts denses étudiées par ailleurs à Panama (Barro-Colorado) et au Gabon (Makou), les variations de la production de feuilles sont respectivement de 1 à 4 et de 1,5 à 3 et les production en fruits respectivement de 0,1 à 0,5 et de 0,1 à 0,6 g par m² et par jour, avec de très importantes différences d'une année sur l'autre. Ces valeurs brutes, calculées d'après les données non publiées de A. HLADIK et celles de LEIGH et SMYTHE (1977) traduisent l'amplitude des

des variations de la production primaire. En ce qui concerne la production des Invertébrés, les mesures effectuées dans les collecteurs de litière que nous avons utilisés au Gabon semblent indiquer une plus grande amplitude des variations: de 0,17 en grande saison sèche à 1,50 en petite saison sèche (poids sec en g collectés par jour sur 100 m²).

III.2 - Adaptations physiologiques

Les adaptations de certains Primates aux variations extrêmes des disponibilités alimentaires portent exclusivement sur des particularités de leur physiologie: c'est le cas des Cheirogaleinae de Madagascar (PETTER, 1977; HLADIK, CHARLES-DOMINIQUE et PETTER, en préparation). Lorsque, dans la forêt de la Côte Ouest les disponibilités alimentaires se réduisent à très peu de chose, le Cheirogale, *Cheirogaleus medius*, peut rester en hibernation pendant 7 à 8 mois, après avoir accumulé, au cours de la période favorable qui précède, d'énormes réserves lipidiques dans sa queue et sous sa peau (figure 28). Le Microcèbe *Microcebus murinus*, utilise aussi des réserves lipidiques importantes et diminue son métabolisme de base, mais à un moindre degré que le Cheirogale. Les deux autres Prosimiens nocturnes à régime partiellement animalivore qui habitent cette même forêt (Figure 27 et figure 5 page 29) ont adopté un régime incluant les ressources alimentaires disponibles tout au long de l'année: les gommés (consommés par *Phaner furcifer*) ou le miellat sucré secrété par des larves d'Homoptères (consommé par *Microcebus coquereli*).

Si le changement spectaculaire du cycle physiologique des Cheirogaleinae (engraissement rapide suivi d'une période d'hibernation ou de faible activité; BOURLIERE et PETTER-ROUSSEAU 1966 ; PERRET, 1974) est une exception chez les Primates, par contre, les cycles saisonniers d'engraissement et des changements moins marqués de différentes fonctions physiologiques (notamment une saison de reproduction, marquée par un maximum de naissances) représentent le cas général. Chez des Chimpanzés observés au Gabon la pente des courbes de croissance (Figure 29) est beaucoup plus forte au cours de la saison de production maximum des fruits (entre

Figure 28 - Variations des réserves lipidiques chez le Cheirogale, *Cheirogaleus medius* dans la forêt de la Côte Ouest de Madagascar:

A - Le volume de la queue des animaux capturés augmente considérablement entre Décembre et Mars.

B - Le poids corporel (incluant les réserves sous-cutanées) varie aussi, autant chez les mâles que chez les femelles: les traits continus ou discontinus correspondent aux mesures effectuées sur des animaux marqués (la chute apparente du poids correspond à une femelle capturée gestante en Novembre). Données d'un travail collectif non publié, par CHARLES-DOMINIQUE, HLADIK, PAGES, PARIENTE et PETTER.

Novembre et Décembre) que pendant la période de faible production qui suit (Février à Juin). Etant données les fortes variations de production observées dans la forêt dense, et, à fortiori, dans les forêts semi-décidues ou décidues et dans les savanes arborées, la croissance normale de tous les Primates doit se traduire par le même type de courbe présentant de fortes inflexions sinon un profil endent de scie.

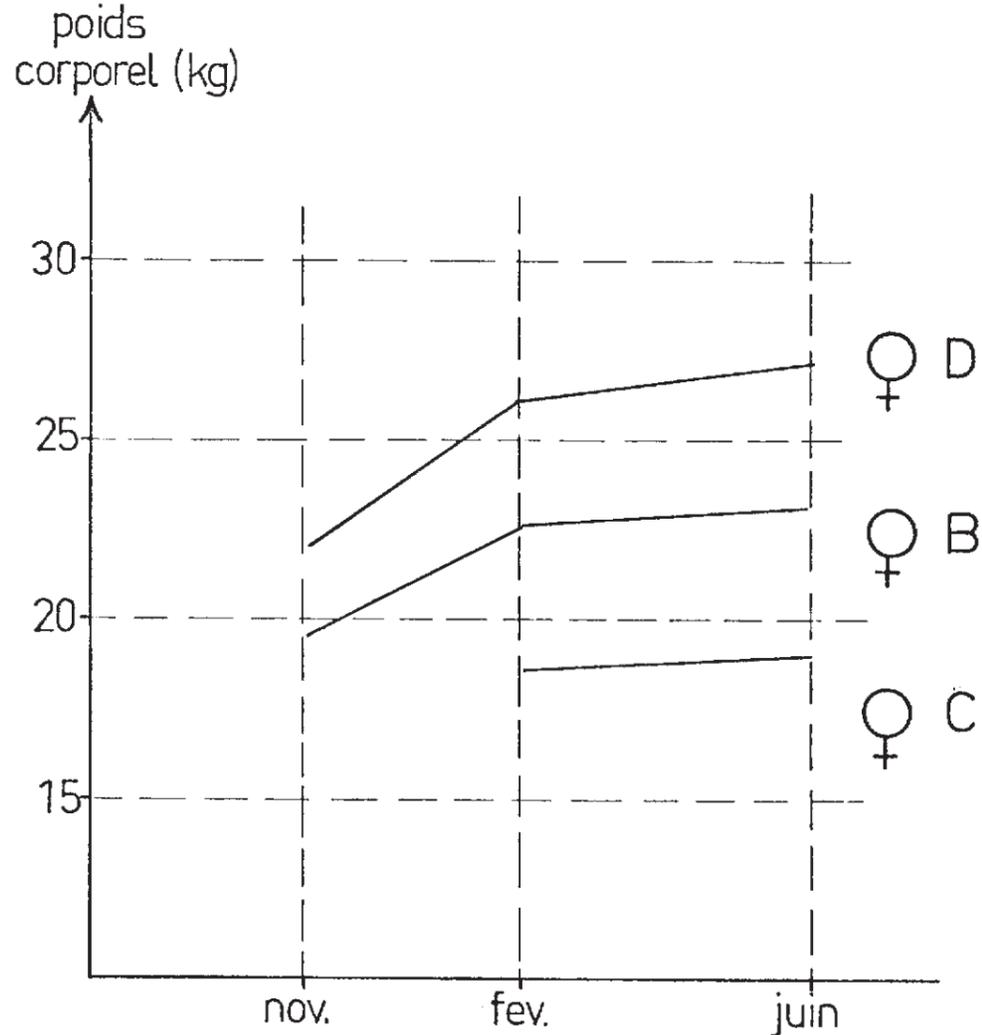
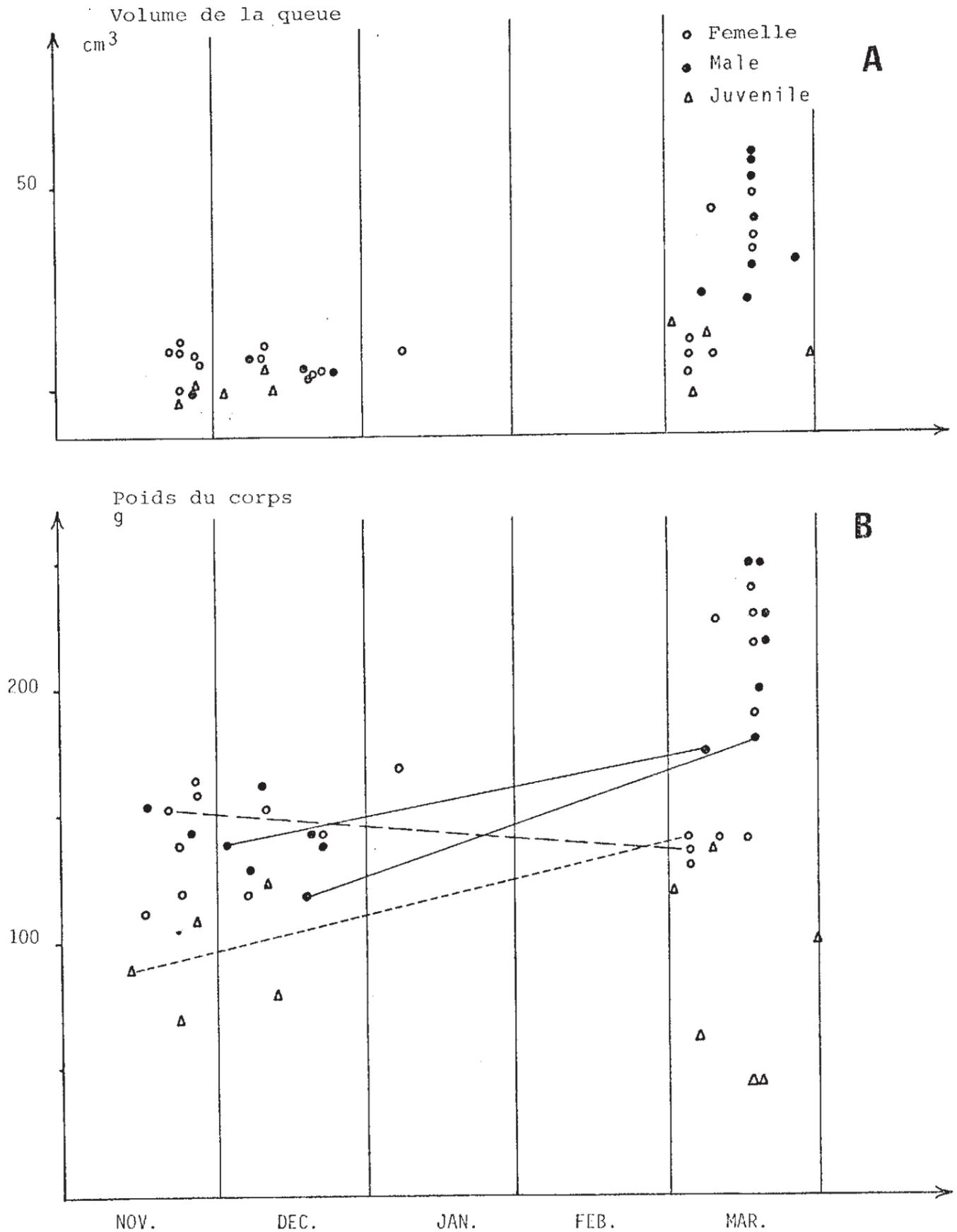


Figure 29 - Variation du poids corporel de jeunes Chimpanzés, *Pan troglodytes*, au cours de la saison de forte production en fruits (Novembre à Février) et de la saison suivante, dans la forêt du Gabon (voir Volume II, page 420).



III.3 - Adaptations comportementales

En dépit de ces variations cycliques de la nourriture utilisée, les choix alimentaires des différentes espèces de Primates conservent des caractéristiques propres. Nous l'avons démontré en comparant, saison par saison, les prises alimentaires de plusieurs Primates sympatriques au Sri Lanka (HLADIK et HLADIK, 1972; HLADIK, 1977-a). Les régimes des deux espèces du genre *Presbytis* (Deuxième partie, page 114) suivent les variations de la production et présentent des oscillations importantes à tel point que la comparaison deviendrait impossible si l'on ne considérait pas les choix effectués au cours d'une même saison. Par contre, une différence de même nature apparaît clairement en tous points du cycle et si, au cours de la saison sèche (Mai-Juin), alors que les fruits sont très abondants, les deux Primates en consomment un maximum, l'espèce la plus frugivore (*P. entellus*) en consomment davantage tandis que *P. senex* reste toujours la plus folivore en valeur relative. Le Macaque, *Macaca sinica*, qui vit dans le même milieu voit la composition de son régime osciller de façon encore plus marquée mais se différencie de façon très nette en tous points du cycle, par son régime frugivore/animalivore n'incluant qu'une faible proportion de feuillages. En raison de la plus forte variation des disponibilités en Invertébrés consommables la variation annuelle des régimes des Primates frugivores qui nécessitent un complément animal (Type Sajou, Macaque, Cercopithèque, Chimpanzé, etc...) sera généralement plus marquée que celles des Primates du grade 3 (n'utilisant que la production primaire). Chez les espèces de Cercopithecinae du Gabon dont les régimes sont assez proches les uns des autres (GAUTIER-HION, 1977), les différences assez faibles sont toujours conservées en valeur relative, et, comme dans le cas ci-dessus, le plus folivore de ces Singes, (*Cercopithecus nictitans*), même s'il consomme davantage d'Insectes en période de forte production, en consommera toujours une moindre proportion que le plus animalivore, *Cercopithecus pogonias*.

III.4 - Flexibilité et spécialisation dans l'adaptation au régime alimentaire

Les marges de variation des différents régimes alimentaires que nous avons précédemment définies traduisent donc en grande partie ces variations saisonnières de la production. La

tolérance aux variations les plus importantes (flexibilité du régime) est, de par ce fait, une caractéristique des Primates partiellement animalivores. Elle peut se traduire aussi par la colonisation de milieux très variés, ce qui autorise l'extension de l'aire géographique: celle du Chimpanzé traverse plus de la moitié du continent Africain, incluant forêts denses et savanes arborées (DORST, 1970). Au contraire, les Primates les plus "spécialisés", à faible marque d'adaptation, doivent exploiter les ressources les plus abondantes, à production continue (feuillages), avec au besoin, des ressources alternatives comme les graines (GATINOT, 1974).

La spécialisation diététique peut, en première approximation, se définir en nombre d'espèces consommées. En pratique, on ne pourra définir que le nombre d'espèces végétales formant un pourcentage déterminé de la nourriture ingérée. Parmi les Primates que nous avons étudiés au Panama (HLADIK et HLADIK, 1969), le Hurlleur, *Alouatta palliata* présente la plus faible diversité diététique, avec seulement 12 à 15 espèces formant 80 % de la nourriture ingérée (Volume II, page 139). Selon les mêmes normes et pendant la même période d'observation, l'Atèle, *Ateles geoffroyi* consomme 18 à 25 espèces (Volume II, page 149). Le Capucin, *Cebus capucinus* en consomme un nombre beaucoup plus élevé, puisque 36 à 42 espèces sont incluses dans 60 % seulement de la nourriture ingérée (Volume II, page 158).

De la même façon, les Primates sympatriques étudiés au Sri Lanka se différencient entre eux par des choix d'espèces végétales en nombre plus ou moins grand (Deuxième partie du présent volume, pages 108 et 111). La comparaison des deux espèces de *Presbytis* donne un résultat très net en ne considérant que 70 % du total ingéré: 3 et 10 espèces végétales respectivement. Cette faible diversité est maintenue en cours d'année, comme le sont les proportions de fruits, de repousses de feuillages et de feuilles développées incluses, en proportion relative, dans le régime de chacune des espèces et la plus folivore, *Presbytis senex* est aussi celle qui utilise le plus petit nombre d'espèces végétales.

Les exemples tout à fait analogues observés par d'autres auteurs (STRUHSAKER, 1977; SUSSMAN, 1974) laissent supposer qu'il s'agit là d'un système assez général permettant le partage des ressources entre plusieurs espèces de Primates sympatriques (HLADIK, 1977-d).

Les choix précis de certaines espèces végétales en nombre limité sont à rapprocher des caractéristiques du comportement social de chaque Primate, chacune des combinaisons choix alimentaire/type d'organisation sociale définissant une stratégie d'utilisation de l'habitat (HLADIK, 1975).

III.5 - Relations entre l'organisation sociale et l'utilisation des ressources

Les ressources sont réparties entre les individus chez les Prosimiens à structures sociales relativement simples comme *Lepilemur leucopus* (figure 10, page 60) ou *Galago demidovii* (CHARLES-DOMINIQUE, 1977-a) par le découpage territorial, qui procure à chacun une surface moyenne exploitée (définie pages 97-98) approximativement équivalente, très petite (souvent inférieure à 0,5 ha) chez la première espèce folivore à faible diversité diététique et relativement grande (environ 3 ha) chez le *Galago* animalivore. Le partage se fait entre les groupes sociaux d'une façon tout à fait analogue, chez les espèces grégaires, Prosimiens ou Simiens, et l'exemple des espèces du Sri Lanka dont nous avons parlé ci-dessus, a permis d'analyser dans le détail la stratégie d'utilisation des ressources au niveau de chaque groupe. L'espèce qui n'utilise qu'un petit nombre de végétaux, *Presbytis senex* (page 105) vit en petits groupes de 4 à 7 individus sur de petits territoires n'excédant guère 4 hectares. La stratégie de cette espèce consiste à s'alimenter sur les arbres les plus communs, régulièrement répartis sur tous les territoires et procurant une nourriture abondante en feuillages et en fleurs mais qui n'est pas très riche en éléments nutritifs. La seconde espèce de *Presbytis* (page 108) qui utilise un plus grand nombre d'espèces végétales, forme des groupes de 20 à 30 individus établis sur des territoires de 10 à 15 hectares qui peuvent ainsi utiliser des végétaux moins communs dont la distribution entre les différents territoires

sera cependant suffisamment homogène. Ces plantes procurent des aliments, feuillages et fruits, généralement assez riches en éléments nutritifs. La troisième espèce de Primate qui vit en sympatrie avec les deux précédentes dans la forêt décidue du Sri Lanka est le Macaque à toque, *Macaca sinica* dont le régime partiellement animalivore (Volume II, page 287) l'astreint à l'utilisation de territoires plus vastes: 30 à 50 hectares pour des groupes d'une douzaine d'individus. En conséquence, ce Macaque peut utiliser les fruits des espèces les moins fréquentes et les plus irrégulièrement dispersées (Volume II, page 291).

Une analyse mathématique de la répartition des différentes espèces végétales en fonction de leur utilisation par des espèces de Primates employant des stratégies différentes (A. HLADIK, 1977-b) a permis un classement selon les variogrammes (Figure 30) qui caractérisent les trois types de stratégie alimentaire définis ci-dessus; mais la distribution des ressources devra être définie simultanément dans l'espace et dans le temps (la période de production des fruits ou des repousses de feuillages est aussi importante que la localisation de l'arbre qui les produit) afin d'en fournir un modèle exact.

Les groupes polyspécifiques de Primates observés dans la forêt dense du Gabon (GAUTIER et GAUTIER-HION, 1969; GAUTIER-HION et GAUTIER, 1974) dont les stratégies écologiques sont encore en cours d'étude, semblent constituer la formule la mieux adaptée à l'exploitation des ressources alimentaires les plus dispersées. Cette formule évite la formation des très grandes bandes monospécifiques dans lesquelles le maintien du statut hiérarchique nécessite une grosse dépense d'énergie, tout en conservant l'avantage d'une stratégie d'utilisation de ressources très diversifiées et dispersées. Par ailleurs, les différences concernant les hauteurs où chacune des espèces chasse préférentiellement, mis en évidence par GAUTIER-HION (voir ci-dessus) permettent d'optimiser l'exploitation des ressources en Invertébrés avec une compétition interindividuelle très réduite dans le groupe polyspécifique.

Figure 30 - Variogrammes montrant le type de répartition de différentes espèces végétales consommées par les Primates dans la forêt semi-décidue de Polonnaruwa, Sri Lanka (d'après A. HLADIK, 1977-b). Cette fonction exprime la variance des accroissements de la surface des canopées lorsqu'on se déplace à partir d'un point quelconque du terrain d'étude.

- *Strychnos potatorum* est l'une des nombreuses espèces consommées par le Macaque, *Macaca sinica*.
- *Drypetes sepiaria*, *Ficus spp.*, et, à un moindre degré, *Schleichera oleosa* sont consommées par l'Entelle, *Presbytis entellus*.
- *Adina cordifolia* constitue la principale source de nourriture de *Presbytis senex*.

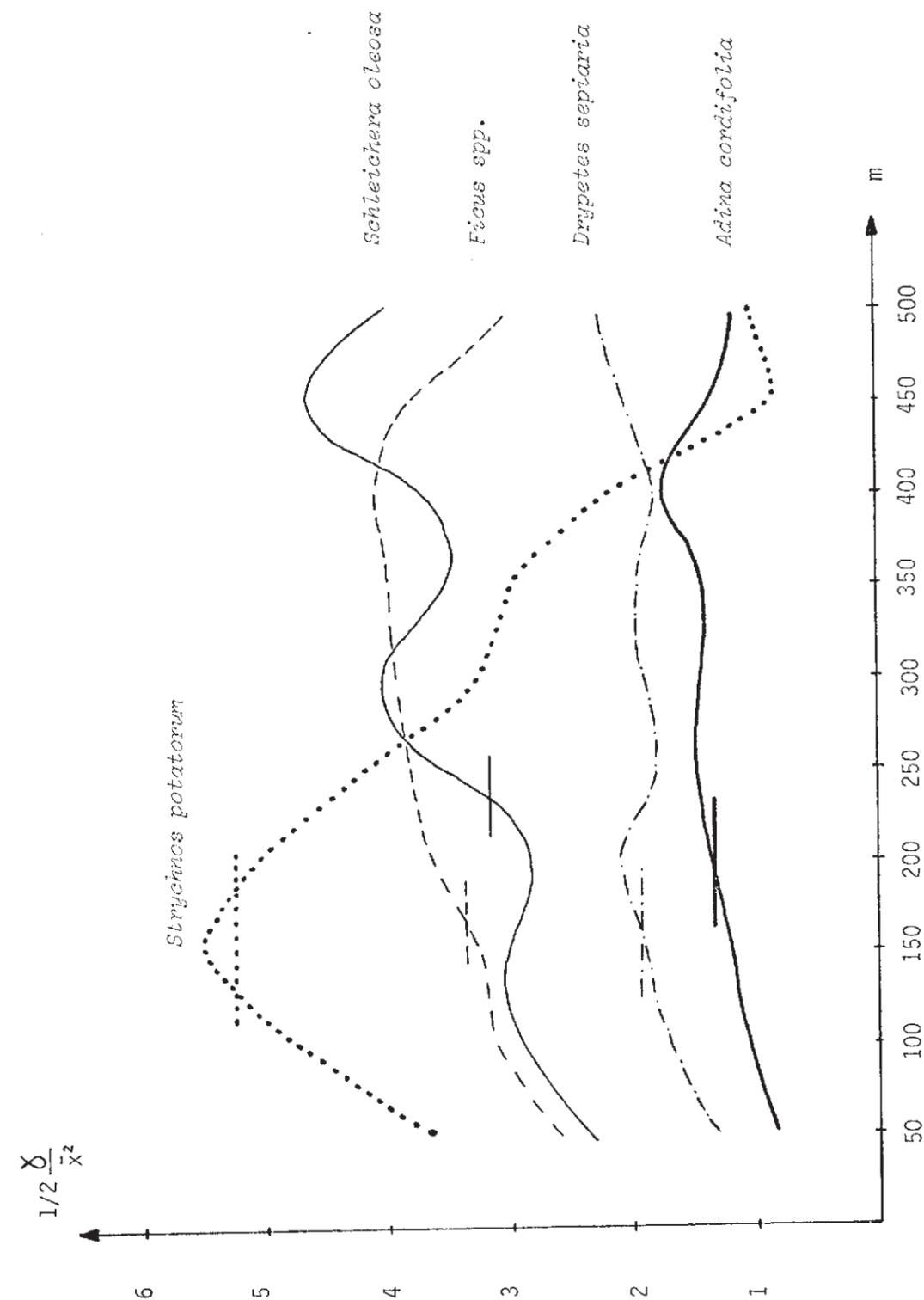
III.6 - Adaptations psychosensorielles

Le maintien de stratégies aussi complexes associées à différents types d'organisation sociale doit nécessairement être dû à des caractères innés gouvernant le comportement alimentaire des différentes espèces de Primates. Deux types de réactions peuvent être mis en jeu, chacune d'elle étant réglée en fonction de caractéristiques propres à l'espèce mais le niveau trophique n'est pas toujours séparable du niveau comportemental (LE MAGNEN, 1967):

- Au niveau trophique la réaction est due à l'effet à plus ou moins long terme de l'assimilation des aliments. Selon la morphologie du tractus digestif et des nombreuses adaptations physiologiques incluant les types d'enzymes secrétés aussi bien que la flore microbienne associée, l'ingestion d'un aliment correctement digéré et assimilé procurera une sensation de "mieux être" qui sert de récompense dans un conditionnement opérant.

III.7 - Relations entre le comportement alimentaire et la composition du régime.

Au niveau comportemental une réaction immédiate est due à la stimulation des bourgeons du goût. Cette stimulation peut constituer en soi la récompense immédiate inductrice d'un conditionnement (réaction dite "hédonique", due au plaisir de la sensation); mais il va de soi que cette réaction et le conditionnement qui en découle seront reliés à l'effet différé défini ci-dessus, par un apprentissage généralement rapide.



Les résultats des analyses réalisées sur les échantillons alimentaires (Annexe I, page A1 à A12; et volume II, pages 202 à 207 et 440-441) nous ont permis d'émettre quelques hypothèses sur le rôle relatif de ces deux réactions chez les divers Primates du Panama, du Sri Lanka et du Gabon dont nous avons décrit ci-dessus les stratégies d'utilisation du milieu.

Parmi les Primates de la forêt dense du Panama, (voir pages 99 à 104), le Hurlleur consomme des fruits et une forte proportion de feuillages qui sont en général pauvres en composés solubles susceptibles d'exciter les terminaisons gustatives; il peut se nourrir plusieurs jours de suite sur le même aliment (fruits immatures de *Ficus*) dont la composition satisfait à ses besoins physiologiques. Au contraire, l'Atèle et d'une façon encore plus nette, le Sajou, recherchent activement les composés riches en substances solubles et notamment en sucres: chez ces derniers, la réaction immédiate est nécessairement plus intense au moment de la prise alimentaire; et inversement, dans le contexte écologique, cette réaction est indispensable pour augmenter l'efficacité de l'animal dans la recherche de ressources dispersées, difficiles à découvrir.

Les deux espèces de *Presbytis* du Sri Lanka (voir pages 105 à 118) à régime folivore, sont, comme dans l'exemple précédent, les moins susceptibles d'une réaction immédiate importante. Cependant, chacune des deux espèces subit d'une façon différente le contrecoup des variations cycliques des ressources alimentaires: la composition du régime de *P. senex* reste très stable et à un bas niveau (en particulier le taux de protides et de lipides) celle du régime de *P. entellus* varie en fonction du cycle saisonnier et les teneurs en lipides et protides peuvent momentanément être très basses mais atteignent, en moyenne, des valeurs beaucoup plus élevées que celles de *P. senex*. On peut donc penser que la réponse différée est le principal régulateur des prises d'aliments de cette dernière espèce qui utilise des ressources abondantes avec un minimum de dépense d'énergie pour les obtenir, tandis que *P. entellus*, pour retirer davantage d'énergie d'un ensemble de ressources plus dispersées, doit subir plus nettement les effets immédiats des composés solubles plus abondants dans ses aliments.

La seule explication évidente de ces différences de réaction chez deux espèces très voisines d'un point de vue anatomique, serait une différence au niveau même de la perception gustative, soit par un potentiel évoqué supérieur (de même que différents sucres, chez l'Homme, provoquent différentes stimulations enregistrées sur la corde du tympan; DIAMANT *et al.*, 1963) soit par le déclenchement d'une réaction plus prononcée à un niveau supérieur du système nerveux central; mais la démonstration de telles différences entre les deux *Presbytis* reste à faire.

Chez le Macaque, *Macaca sinica*, comme chez le Sajou américain, la stimulation immédiate doit être encore plus importante et favoriser la recherche des ressources alimentaires très dispersées. D'une façon générale, ce type de réaction s'appliquerait aux formes partiellement animalivores et pourrait être la condition primitive, les formes vivant sur les ressources abondantes et les moins dispersées (folivores type *P. senex*) ayant pu se spécialiser pour l'atténuation de cette réaction qui laisserait place uniquement au conditionnement différé chez les folivores les plus différenciés.

III.8 - Les Composés secondaires et les composés primaires dans le déterminisme du comportement alimentaire

Les composés secondaires (secondary compounds) ont été présentés par certains primatologistes s'appuyant sur les travaux de JANZEN (1971) comme le facteur déterminant les choix alimentaires des Primates. Parmi ces composés, sont inclus tous les produits n'ayant pas d'effet direct sur la nutrition mais pouvant être parfois très toxique, tels des alcaloïdes, des glucosides, etc... Si les interactions entre les Insectes et les produits contenus dans certaines graines semblent avoir été bien démontrées par JANZEN (qui a vu là l'un des aspects de la coévolution des plantes et des animaux) les interactions avec les Primates consommant des fruits et des feuillages paraissent souvent douteuses. Sans aucun doute les Primates, comme tous les autres Vertébrés, évitent les produits fortement toxiques qui sont d'ailleurs assez rares dans les forêts denses: il s'agit là d'une

forme d'apprentissage en un seul essai à dose toxique (GARCIA et al., 1974) qui est primordial pour la survie des espèces. Mais les choix positifs basés sur les quantités relatives des composés secondaires des feuilles et des fruits impliqueraient une limite de palatabilité à partir d'effets de toxicité partielle. Les recherches systématiques d'alcaloïdes que nous avons effectuées sur les échantillons alimentaires des Primates du Sri Lanka (Tableau VII) et sur ceux consommés par les Chimpanzés au Gabon (Tableau VIII) ne confirment pas ces hypothèses. Dans le premier cas, il y avait très peu d'alcaloïdes dans les plantes testées et un seul des aliments probablement toxique était évité par le Macaque: les fruits de *Strychnos potatorum*. D'après des résultats d'analyses de nos échantillons effectuées au Laboratoire de la Préfecture de Police de Paris, ces fruits renferment un alcaloïde différent de la Strychnine et de la brucine; par contre les feuillages (consommés par le Macaque) n'en contiennent pas et la réaction positive indiquée sur le Tableau VII serait due à l'interférence d'un autre composé.

TABLEAU VII - Résultats des recherches d'alcaloïdes dans les échantillons alimentaires des Primates de Polonnaruwa (Sri Lanka). Le signe x désigne les échantillons consommés par les différentes espèces sympatriques de Simiens (ce même signe, placé entre parenthèses indique la consommation des feuillages à l'état de repousses). Les résultats des tests de Mayer et de Dragendorff ne sont qu'indicatifs d'une présence éventuelle d'alcaloïdes (voir A. HLADIK et C.M. HLADIK, 1977).

Dans les choix alimentaires du Chimpanzé (Tableau VIII), on trouve, par contre, une assez forte proportion de végétaux susceptibles d'une forte teneur en alcaloïdes; mais cette proportion (14 %) est sensiblement identique à celles des plantes présentant les mêmes réactions aux tests de recherche d'alcaloïdes dans un ensemble d'échantillons représentatif de toute la forêt (HLADIK et HLADIK, 1977). Les produits secondaires ne joueraient donc qu'un rôle secondaire dans le déterminisme des choix alimentaires des Primates.

ECHANTILLONS ALIMENTAIRES Espèces de forêt semi-décidue Station de Polonnaruwa	Recherche d'ALCALOÏDES par les tests de Mayer et de Dragendorff		Consommé par			Recherche d'ALCALOÏDES par les tests de Mayer et de Dragendorff		Consommé par		
	Mayer	Dragendorff	<i>Presbytis senex</i>	<i>Presbytis entellus</i>	<i>Macaca sinitica</i>	Mayer	Dragendorff	<i>Presbytis senex</i>	<i>Presbytis entellus</i>	<i>Macaca sinitica</i>
<i>Adina cordifolia</i> , jeunes feuilles feuilles fleurs	-	+	x	x	x	+	+++	x	x	x
<i>Drypetes septaria</i> jeunes feuilles feuilles	-	+	x	x		+	++	x	x	
<i>Malsura piscidia</i> jeunes feuilles feuilles	-	-	x	x		+	+	x	x	
<i>Schleichera oleosa</i> jeunes feuilles feuilles	-	-	x	x	x	+	+	x	x	x
<i>Manilkara hexandra</i> jeunes feuilles feuilles	-	-	x	x		+	+			
<i>Grewia polygama</i> feuilles	-	-	x	(x)	(x)	-	-	x	(x)	
<i>Ficus amplissima</i> feuilles	-	-	x	x		+	+	x	x	
<i>Ficus benghalensis</i> feuilles	-	-	x	x		+	+	x	x	
<i>Ficus mollis</i> feuilles	+	-	(x)			-	-			
<i>Ficus parasitica</i> feuilles	-	-	x			-	-			
<i>Ficus racemosa</i> jeunes feuilles feuilles	+	+		x	x	+	+	+	+	
<i>Ficus retusa</i> feuilles	-	-		x	(x)	+	+++	+	+	
<i>Premna tomentosa</i> feuilles	-	-		(x)		+	++	+	+	
<i>Lepisanthes tetraphylla</i> feuilles jeunes feuilles feuilles	-	-	(x)	x	x	+	+++	+	+	x
<i>Diospyros montana</i> jeunes feuilles feuilles	-	+	x	x	x	+	+++	+	+	x
<i>Diospyros ovalifolia</i> jeunes feuilles feuilles	-	+				+	+	+	+	
<i>Isora arborea</i> jeunes feuilles feuilles	-	+		x		-	-	-	-	
<i>Mimosa pudica</i> feuilles	-	-		x	x	-	-	-	-	

TABLEAU VIII - Résultats des recherches d'alcaloïdes dans les échantillons alimentaires consommés par le Chimpanzé dans la forêt du Gabon. Ces tests effectués selon le même protocole que ceux du Tableau VII (voir A. HLADIK et C.M. HLADIK, 1977) donnent un ensemble de résultats fortement positifs (++) dans 15 % des cas, pourcentage qui ne diffère pas significativement de celui trouvé pour un ensemble de 382 espèces (16 % de résultats positifs). Ces résultats ne confirment donc pas l'hypothèse selon laquelle les "produits secondaires" des plantes détermineraient les choix alimentaires des Primates.

Les composés primaires; c'est à dire tous ceux qui interviennent dans les processus de nutrition jouent évidemment le rôle primordial et l'ajustement des choix alimentaires peut s'opérer par l'effet globalement néfaste d'un régime inadéquate (LE MAGNEN, communication personnelle). Ces essais successifs sont très limités en nombre dans le milieu naturel car, aussi bien chez les Prosimiens non grégaires (HLADIK, 1977-b; première partie, pages 62 à 65) que chez les Primates grégaires, il y a une longue période d'apprentissage social du jeune. Les bases physiologiques que nous avons proposées ci-dessus, à propos des niveaux de stimulation relatifs chez les différentes espèces de Primates, nous paraissent néanmoins indispensables pour expliquer le maintien à long terme des stratégies sociales et alimentaires aboutissant au partage des ressources.

IV. L'ÉVOLUTION VERS LES STRATÉGIES ALIMENTAIRES DES ANTHROPOÏDES

IV.1 - Evolution du comportement prédateur

Si le comportement prédateur, appliqué surtout à la recherche des petits Invertébrés, est la base de l'évolution du comportement alimentaire des Primates, les aspects qu'il prend et sa signification dans les différentes familles de Primates actuels ne sont plus nécessairement identiques à ce qu'il étaient dans le stock ancestral.

ALCALOÏDES DANS LES ÉCHANTILLONS CONSOMMÉS PAR LES CHIMPANZES

ECHANTILLONS ALIMENTAIRES Espèces de forêt dense sempervirente Station d'Ipassa - GABON	Recherche d'ALCALOÏDES par les tests de MAYER		Recherche d'ALCALOÏDES par les tests de DRAGENDORFF	
	MAYER	DRAGENDORFF	MAYER	DRAGENDORFF
<i>Baphia leptobotrys</i> , jeunes feuilles feuilles fleurs	++	++	++	+++ (1)
<i>Hypselodelphis violacea</i> , tiges feuilles non consommées graines immatures	+	+	+	-
<i>Ongokea gore</i> feuilles	+	+	+	-
<i>Tetraptera tetraptera</i> feuilles	+	+	+	-
<i>Dalhousia africana</i> feuilles	+	+	+	-
<i>Roureopsis obliquifoliolata</i> feuilles	++	++	++	-
<i>Newbouldia laevis</i> feuilles	-	-	-	-
<i>Neuropeltis acuminata</i> , feuilles	-	-	-	-
<i>Cissus dinklagei</i> jeunes feuilles	-	-	-	-
<i>Ficus</i> sp. 1906 feuilles	-	-	-	-
<i>Ficus</i> sp. 2193 feuilles	-	-	-	-
<i>Uapaca heudelotii</i> feuilles	-	-	-	-
<i>Dinopora spemerioides</i> feuilles	++	++	++	+
Indéterminée n° 2034 jeunes feuilles	+	+	+	+
Indéterminée n° 2176 jeunes feuilles	+	+	+	+
Indéterminée n° 2178 jeunes feuilles	+	+	+	+
<i>Symphonia globulifera</i> fleurs feuilles non consommées	-	-	-	++ (noir)
<i>Musanga cecropioides</i> , pétioles feuilles non consommées	-	-	-	++ (noir)
<i>Pseudospondias microcarpa</i> , pétioles feuilles	-	-	-	-
<i>Pterygota bequaertii</i> feuilles graines écorces	-	-	-	-
<i>Hypselodelphis hirsuta</i> tiges	-	-	-	-
<i>Hamania dankelmaniana</i> tiges	-	-	-	-
<i>Scleria verrucosa</i> tiges	-	-	-	-
<i>Eremospatha vendeniiana</i> tiges et apex	-	-	-	-
<i>Aframomum giganteum</i> tiges non consommées	-	-	-	-
<i>Garcinia polyantha</i> écorce feuilles non consommées	-	-	-	-
<i>Musa sapientum</i> peaux de fruits	-	-	-	-
<i>Tristemma leiocalyx</i> fruits immatures	-	-	-	-
<i>Caloncoba glauca</i> fruits immatures feuilles non consommées	-	-	-	-
<i>Dichostemma glaucescens</i> graines immatures feuilles non consommées	++	++	++	++
<i>Synsepalum letestii</i> graines feuilles non consommées	+	+	+	++ (noir)
<i>Oubangia africana</i> graines feuilles non consommées	-	-	-	+

(1) La recherche en laboratoire a été négative

La technique de recherche des proies du *Loris tardigradus* (page 39) ou de l'Arctocèbe, *Arctocebus calabarensis* (page 42) est déjà une forme de spécialisation puisque ces Prosimiens font surtout appel à leur odorat pour repérer des Invertébrés non comestibles pour les autres prédateurs (PETTER et HLADIK, 1970; CHARLES-DOMINIQUE, 1971; 1976). Les produits répulsifs de ces Invertébrés sont tout à fait comparables aux "produits secondaires" des plantes dont ils dérivent fréquemment, étant accumulés ou concentrés dans des glandes spéciales (WHITTAKER et FEENY, 1971) mais leur rôle effectif vis à vis de certains prédateurs a été clairement démontré (BIGOT et JOUVENTIN, 1974; BERNARDI et CHARLES-DOMINIQUE, en préparation). La fonction écologique de ces produits est totalement inversée lorsque des Prosimiens consommateurs les utilisent pour repérer leurs proies. Cette stratégie suppose, de la part des Prosimiens, une adaptation physiologique et sensorielle dont nous avons discuté par ailleurs (HLADIK, 1977-b; Première partie, page 73-74).

Des radiations évolutives divergentes du comportement alimentaire seraient donc à superposer à celles de l'évolution des espèces, avec des correspondances dans un nombre de cas limité et certaines convergences exclusivement dues à la similitude des conditions de l'environnement qui déterminent le système de partage des ressources le plus efficace.

IV. 2 - Evolution des capacités d'apprentissage

L'évolution des capacités psychiques qui constitue le trait le plus remarquable de l'Ordre des Primates doit évidemment intervenir dans les possibilités d'adaptation à des stratégies complexes. Chez les Prosimiens considérés comme les plus proches du stock ancestral, notamment chez le Microcèbe, *Microcebus murinus* (CHARLES-DOMINIQUE et MARTIN, 1970), le manque de flexibilité du comportement correspond essentiellement à la difficulté qu'éprouve l'animal à oublier (ou plus exactement à "désapprendre") les réponses comportementales acquises. COOPER, (1977) a pu ainsi montrer que les capacités d'apprentissage rapide existaient chez ces Prosimiens primitifs et que la difficulté

d'inversion du comportement (reversal) dans un choix entre deux objets procurant la "récompense" alimentaire était due à un phénomène que l'on pourrait rapprocher de l'imprégnation, c'est à dire une persistance presque absolue de la première réaction. Le schéma non Pavlovien du conditionnement aversif aux aliments toxiques auquel nous avons fait allusion ci-dessus, base indispensable à la survie des espèces, semble tout à fait analogue à ce type de réponse peu flexible. Chez les Prosimiens diurnes et grégaires ainsi que chez les Primates Simiens considérés comme plus évolués, la flexibilité de la réponse comportementale à l'objet alimentaire (ou à son substitut présenté dans les tests expérimentaux) est beaucoup plus grande (RUMBAUGH, 1977). La base de cette flexibilité correspond donc à la perte de la réponse initiale et à la possibilité "d'oubli" montrée par COOPER : cette notion n'est cependant pas encore comprise par certains chercheurs primatologues, notamment DOYLE (1977). Il va de soi que pour un Prosimien nocturne à régime animalivore, le comportement non flexible est fort bien adapté. Chez les formes qui ébauchent un comportement grégaire comme *Phaner furcifer* (CHARLES-DOMINIQUE, 1977), la possibilité de "désapprendre" rapidement commence aussi à s'ébaucher (COOPER, en préparation), mais elle ne semble pas liée ni nécessaire au comportement alimentaire.

Les possibilités d'ajustement rapide du comportement des Primates en fonction d'un changement des conditions du milieu, que l'on peut mesurer par des tests comportementaux et utiliser pour comparer le niveau d'intelligence des différentes espèces (RUMBAUGH, 1975) ont permis d'augmenter le rendement de la recherche des aliments, aussi bien chez les animalivores que chez les frugivores/folivores. L'évolution des structures cérébrales va de pair avec le perfectionnement de la main et des possibilités de manipulation précise (BISHOP, 1966; voir Première partie, page 22), ainsi que le perfectionnement de la vision (PARIENTE, 1976). Parmi les stratégies de captures des petits Invertébrés mettant en jeu ces mécanismes complexes, on peut citer les exemples du Talapoin *Miopithecus talapoin*, du Macaque à Toque, *Macaca sinica* et du Magot, *Macaca sylvana*. Le Talapoin utilise, au Gabon, une technique discrète d'approche des proies, décrite

par GAUTIER-HION (1971) qui consiste à tourner lentement autour d'un tronc ou d'une grosse branche pour attraper brusquement sa proie. Nous avons observé le Macaque à Toque au Sri Lanka (HLADIK et HLADIK, 1972) consommer une espèce de chenille qui se laissait choir des feuilles des arbres en retrouvant l'extrémité de son fil de soie et en la remontant rapidement vers lui (figure 31).

Figure 31 - Le Macaque à Toque, *Macaca sinica*, dans la forêt de Polonnaruwa se nourrissant des chenilles de *Phazaea theclata*. Ces chenilles qui vivent sur les feuilles de l'arbre le plus commun, *Adina cordifolia*, se laissent choir et pendent à l'extrémité d'un fil de soie dès qu'un prédateur approche. Le Macaque attrape ce fil (A) et ramène vivement vers lui la chenille qui ne peut descendre assez vite, pour la consommer (B). Photos C.M.H. 376 et 376bisP.

L'exemple du Magot observé par DEAG (1974) correspond à une encore plus grande perfection dans la coordination des mouvements et leur adaptation très précise à la situation, lorsque cet animal attrape vivement un Scorpion et lui arrache l'extrémité de l'abdomen portant le dard vénéneux avant de le consommer (Le Chimpanzé, au Gabon, lorsqu'il découvre un scorpion, se contente de le frapper violemment de la main avant de le manger; mais il s'agit là d'un Scorpion de forêt, peu dangereux, du genre *Opisthacanthus*; HLADIK 1973; Volume II, pages 395-396).

IV.3 - Les stratégies alimentaires des Chimpanzés

L'utilisation d'outils taillés sur mesure pour exploiter les ressources en Invertébrés semble bien constituer le perfectionnement ultime, dans ce domaine, chez les Primates infra-humain. Bien que les traditions sociales et alimentaires varient sensiblement sur l'aire de répartition du Chimpanzé, l'utilisation des baguettes-outils pour la capture de Fourmis ou de Termites se retrouve partout (HLADIK, 1977-c; Volume II, page 435). Au Gabon, le couvain est pillé dans les troncs creux (Figure 32-A) lorsque la main peut y passer; mais dès que l'orifice d'une fourmilière est trop étroit, le Chimpanzé l'explore avec une baguette qu'il taille dans les parages immédiats



(Figure 32-B). Le rendement de la collecte des Insectes en est considérablement augmenté.

Figure 32 - Capture et consommation de Fourmis par le Chimpanzé, *Pan troglodytes*, dans la forêt du Gabon.

A - Une colonie de *Polyrachis militaris* a été découverte dans un tronc creux qui est immédiatement pillé, les Chimpanzés prenant à pleine main les larves et les nymphes. Photo C.M.H. 722-P

B - Les Fourmis Ponérines, *Paltothyreus tarsatus* sont au fond d'étroits terriers dans lesquels les Chimpanzés "pêchent" à l'aide d'un fin rameau flexible dont ils ont retiré le feuillage. La Fourmi qui mord la baguette est ramenée au jour et immédiatement écrasée sous les dents du Chimpanzé - Photo C.M.H. 869-P.

D'après la composition des différents types d'aliments consommés par le Chimpanzé (HLADIK, 1977-c), l'apport en Insectes semble indispensable pour équilibrer la ration alimentaire, en particulier en ce qui concerne les proportions relatives des différents acides aminés (voir volume II, page 455). Etant donné le poids corporel du Chimpanzé (jusqu'à 50 kg) et les considérations sur la relation avec le régime exposées dans la section II, le perfectionnement des techniques d'utilisation des ressources en Invertébrés entraînant un meilleur rendement, était précisément indispensable pour compenser les fortes variations de composition d'un régime plus frugivore que folivore basé sur la succession des cycles d'un très grand nombre d'espèces (voir la figure de la page 404, Volume II). L'utilisation de proies de taille moyenne (petits Mammifères) par le Chimpanzé, a été bien observée et analysée (TELEKI, 1973; 1974; 1975), mais ne représente pas un apport alimentaire significatif (HLADIK et VIROBEN, 1974; Volume II, page 456), ce qui ne va pas dans le sens de la thèse développée par GAULIN et KURLAND (1976) d'une meilleure adaptation des primates de grande taille à la capture de grosses proies en raison du coût énergétique qui serait effectivement plus faible en valeur relative. Le Chimpanzé reste un primate forestier même s'il s'adapte à des milieux très ouverts du type "parkland"



(KORTLANDT, 1972) et sa stratégie d'utilisation de l'habitat est celle d'un consommateur de ressources très variées et très dispersées, formant des groupes importants ("populations locales"; SUZUKI, 1969) pour occuper un espace suffisamment diversifié.

IV.4 - Les premières stratégies alimentaires humaines

La condition de chasseur-collecteur des Hommes du Pliocène et du Pléistocène (ISAAC et GRADER, en préparation) ou de certaines peuplades contemporaines (LEE, 1968; GOULD, en préparation) correspond approximativement à cette stratégie de recherche des ressources à forte valeur calorique, très dispersées dans l'espace. LEE et DE VORE (1976) ont précisé les paramètres de cette stratégie basée sur la récolte des graines et des rhizomes avec un appoint de nourriture animale. L'Homme du néolithique, en cultivant son "jardin" et en constituant des réserves s'est rapproché davantage d'une utilisation optimale de la production primaire, après avoir commencé à transformer son environnement. Il a de ce fait sensiblement déséquilibré la faune, en particulier celle des petits Mammifères, mais, ainsi que de récentes fouilles l'ont montré (LINARES, 1976), cette petite faune relativement abondante en lisière des forêts tropicales, a été utilisée comme complément alimentaire. L'Homme aurait ainsi conservé cette forme très primitive et relativement flexible de comportement alimentaire, ajoutant les proies de petites taille aux fruits et graines de sa récolte.

REFERENCES

(TROISIÈME PARTIE)

BIGOT, L. et JOUVENTIN, P.

1974 - Quelques expériences de comestibilité de Lépidoptères Gabonais faites avec le Mandrill, le Cercocèbe à Joues Grises et le Garde-Boeufs. La terre et la Vie, 28 : 521-543.

BISHOP, A.

1964 - Use of the Hand in lower Primates. In "Evolutionary and Genetic Biology of primates", J. BUETTNER-JANUSCH, ed. vol 2, :133-225. Academic Press, New-York.

BOURLIERE, F.

1977 - Significant parameters of environmental quality for infra-human primates (En préparation).

BOURLIERE, F. et PETTER-ROUSSEAU, A.

1966 - Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroidea). *Folia primatologica*, 4 : 249-256.

BOURLIERE, F. et SPITZ, F.

1975 - Les critères d'âge chez les Mammifères. In "Problèmes d'Ecologie. La démographie des Populations de Vertébrés" Masson et Cie, Paris.

CHARLES-DOMINIQUE, P.

1971 - Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biologia gabonica*, 7 : 121-228.

1975 - Nocturnality and Diurnality : an ecological interpretation of these two modes of life by an analysis of the higher vertebrate fauna in tropical forest ecosystem. In "Phylogeny of the Primates, an interdisciplinary approach", W.P. LUCKETT and F.S. SZALAY, eds, 69-88, Plenum Publishing Co., New-York.

1977a- *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Duckworth, London. 277pp.

1977b- Social structures of nocturnal Lemurs : from solitary to gregarious. In "Behavioural factors in Prosimian Evolution" G.A. DOYLE, ed. In "Recent advances in Primate Evolution" (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society. Academic Press, London (sous presse)).

CHARLES-DOMINIQUE, P. et HLADIK, C.M.

1971 - Le *Lepilemur* du Sud de Madagascar : Ecologie, Alimentation et Vie sociale. *La Terre et la Vie*, 25 : 3-66.

CHIVERS, D.J. et HLADIK, C.M.

Morphology of the gastro-intestinal tract in Primates : comparisons with other Mammals in relation to diet. (En préparation).

COOPER, H.

1977 - Learning abilities of Prosimians. In "*Cognition and learning*", A.M. SCHRIER and R.E. PASSINGHAM, eds (Proceedings of the sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London, (sous presse).

DEAG, J.M.

1974 - A study of the social behaviour and ecology of the wild Barbary macaque, *Macaca sylvanus* L. Ph. D. Thesis, University of Bristol.

DIAMANT, H., FUNAKOSHI, M., STRÖM, L. et ZOTTERMAN, Y.

1963 - Electrophysiological studies on human taste nerves. In : *Proceedings of the first International Symposium, Wenner Gren Center, Stockholm*. 193-203, Pergamon, London.

DORST, J.

1970 - *A field guide to the larger mammals of Africa*. Houghton, Mifflin Co, Boston, 287 pp.

DOYLE, G.A.

1977 - Development of Behaviour in Prosimians with special reference to the lesser Bushbaby (sous presse).

EISENBERG, J.F., N.A. MUCKENHIRN et R. RUDRAN.

1972 - The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176 : 863-874.

FOODEN, J.

1964 - Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild shot Guianan monkeys. *American Journal of physical Anthropology*, 22 : 227-231.

GARCIA, J., HANKINS, W.G. et RUSINIAC, K.W.

1974 - Behavioral regulation of the Milieu Interne in man and rat. *Science*, 185 : 824-831.

GATINOT, B.L.

1975 - Ecologie d'un Colobe bai (*Colobus badius temmincki*, Kull 1820) dans un milieu marginal au Sénégal. 200 pp. Thèse de 3ème cycle, Université de Paris VI.

GAUTIER-HION, A.M.

1971 - L'écologie du Talapoin du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25 : 427-490.

1977 - Food niche and co-existence in sympatric Primates in Gabon. In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*", C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).

GAUTIER-HION, A. et J.P. GAUTIER.

1975 - Les associations polyspécifiques des Cercopithèques du plateau de M'Passa (Gabon). *Folia Primatologica*, 22 : 134-177.

GAUTIER, J.P.

1975 - Etude comparée des systèmes d'intercommunication sonore chez quelques Cercopithecinae forestiers africains. Mise en évidence de corrélations phylogénétiques et socio-écologiques. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes.

GAUTIER, J.P. et A. GAUTIER-HION.

1969 - Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *La Terre et la Vie*, 3 : 164-201.

- GOODAL, A.G.
1977 - Feeding and ranging behaviour of a mountain Gorilla group (*Gorilla gorilla beringei*) in the Tshibinda-Kahuzi region (Zaire). In *Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*". T.H. CLUTTON-BROCK, ed., Academic press, London (sous presse) : 449-479.
- HALSTEAD, L.B.
1969 - *The pattern of vertebrate evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh. 209 pp.
- HINDE, R.A.
1966 - *Animal behaviour. A synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. Mc Graw-Hill, New-York.
- HLADIK, A.
1977a- Phenology of leaf production in rain forest of Gabon : distribution and composition of food for folivores. In "*The ecology of arboreal Folivores*", G.G. MONTGOMERY ed, Smithsonian Institution, Washington (sous presse).
1977b- Distribution of plants available as food to different Primate species : a mathematical approach. In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS eds, (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).
- HLADIK, A. et HLADIK, C.M.
1969 - Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23 : 25-117.
1977 - Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*. (sous presse).
- HLADIK, C.M.
1966 - Observations sur la muqueuse du tractus digestif de quelques Primates et corrélations avec le régime alimentaire. Thèse de 3ème cycle, Université de Paris. 133 pp.
1967 - Surface relative du tractus digestif de quelques Primates, morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. *Mammalia*, 31 : 120-147.
1968 - Recherche des caractéristiques histochimiques et cytologiques de la muqueuse intestinale des Primates et des corrélations avec le régime alimentaire. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, N.S. Série A, 52 : 1-69.
1973 - Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27 : 343-413.
1975 - Ecology, diet and social patterning in old and new world Primates. In : "*Socioecology and Psychology of Primates*", R.H. TUTTLE, ed, 3-35, Mouton, The Hague.
1977a- A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys : *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. In : "*Primate ecology : Studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*". T.H. CLUTTON-BROCK, ed, Academic Press, London : 481-501. (sous presse).
1977b- Diet and ecology of Prosimians. In "*The study of Prosimian Behaviour*". G.A. DOYLE et R.D. MARTIN. Academic Press, London.
1977c- Chimpanzees of Gabon and Chimpanzees of Gombe : some comparative data on the diet. In "*Primate ecology : studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*". T.H. CLUTTON-BROCK ed, Academic Press, London : 595-601 (sous presse).
1977d- Adaptatives strategies of Primates in relation to leaf eating. In : "*The ecology of arboreal Folivores*", G.G. MONTGOMERY ed, Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

- HLADIK, C.M. et CHIVERS, D.J.
 1977a- Corrélations entre le régime alimentaire et les proportions du tractus digestif des Mammifères et définitions des tendances écophysiologiques des Primates. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. (En préparation).
- 1977b- Ecological factors and specific behavioural patterns determining Primate diet (concluding discussion). In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*", C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds (Proceedings of the sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London. (sous presse).
- HLADIK, C.M. et HLADIK, A.
 1972 - Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26 : 149-215.
- HLADIK, C.M. ; HLADIK, A. ; BOUSSET, J. ; VALDEBOUZE, P. ; VIROBEN, G. et DELORT-LAVAL, J.
 1971 - Le régime alimentaire des Primates de l'Ile de Barro Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia Primatologica* 16 : 85-122.
- HLADIK, C.M. ; CHARLES-DOMINIQUE, P. et PETTER, J.J.
 La caecotrophie chez un Primate du genre *Lepilemur*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272 : 3191-3194.
 Stratégies alimentaires de cinq lémuriens nocturnes de la côte Ouest de Madagascar. (en préparation).
- HLADIK, C.M. et GUEGUEN, L.
 1974 - Géophagie et Nutrition minérale chez les Primates sauvages. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279 : 1393-1396.
- HLADIK, C.M. et VIROBEN G.
 1974 - L'alimentation protéique du Chimpanzé dans son environnement forestier naturel. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 279 : 1475-1478.

- IWAMOTO, T.
 1977 - Food availability as a limiting factor in population density of the two Primates, Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) and gelada baboon (*Theropithecus gelada*). In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds. (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).
- JAMES, W.W.
 1960 - *The jaws and teeth of Primates*. Pitman Medical Publishing Co Ltd, London.
- JANZEN, D.H.
 1971 - Seed predation by animals. *Annual review of Ecological Systems*, 2 : 465-492.
- KAY, R.F. et HYLANDER, W.
 1977 - The dental structure of Mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangerioidea (Marsupialia). In : "*The ecology of Arboreal Folivores*". G.G. MONTGOMERY ed., Smithsonian Institution, Washington (sous presse).
- KINZEY, W.G.
 1977 - Feeding behaviour and molar features in two species of Titi Monkey. In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds, (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).
- KORTLANDT, A.
 1972 - *New perspectives on Ape and Human evolution*. Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. 100 pp.
- LAMOTTE, M et BOURLIÈRE, F.
 1975 - *Problèmes d'écologie. La démographie des populations de Vertébrés*. Masson et Cie, Paris.

LEE, R.B.

1968 - What hunters do for a living, or, how to make out on scarce resources. In LEE, R.B. et DE VORE, I. eds, "Man the Hunter" Aldine Publishing Company, Chicago : 30-48.

LEE, R.B. et DE VORE, I.

1976 - Kalahari Hunter-Gatherers. Studies of the Kung San and their neighbors.
President and Fellows of Harvard College.

LEIGH, E.G. et SMYTHE, N.

1977 - Leaf production, leaf consumption, and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. In : "the ecology of Arboreal Folivores". G.G. MONTGOMERY ed, Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

LE MAGNEN, J.

1966 - Les bases sensorielles de l'analyse des qualités organoleptiques. In : "Méthodes subjectives et objectives d'appréciation des caractères organoleptiques des denrées alimentaires" (Journées scientifiques du Centre National de Coordination des Etudes sur l'Alimentation). XIV. 1-54, C.N.R.S., Paris.

LINARES, O.

1976 - "Garden Hunting" in the American Tropics. *Human Ecology*, 4 : 331-349.

Mac KINNON, J.R. et Mac KINNON, K.S.

1977 - Comparative feeding ecology of six sympatric Primates in West Malaysia. In "Feeding behaviour in relation to food availability and composition" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS eds, (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society) Academic Press, London (sous presse).

MOIR, R.J.

1967 - Ruminant digestion and evolution. P. 2673-2694 in C.F. Code, ed. *Handbook of Physiology, section 6 : Alimentary Canal* Washington : American Physiological Society.

MOYNIHAN, M.

1976 - *The new World Primates. Adaptive radiation and the evolution of Social behaviour, languages and intelligence.* Princeton University Press, 263p.

ODUM, E.P. et ODUM, H.T.

1959 - *Fundamentals of ecology.* Saunders, Philadelphia and London.

OLDEMAN, R.A.A.

1974 - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt Guyanaise. *La Terre et La Vie*, 28 : 487-520.

1977 - Architecture and energy exchange in tropical forest trees. In *4th Cabot Symposium, Harvard Forest.* Cambridge. University Press (sous presse).

OLSON, E.C.

1966 Community evolution and the origin of Mammals. *Ecology*, 47: 291-302.

PARIENTE, G.F.

1976 *Etude Eco-physiologique de la vision chez les Prosimiens malgaches.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. C.N.R.S. A.O. 12352.

PARRA, R.

1977 Comparison of foregut and hindgut fermentation in Herbivores. In "The Ecology of arboreal Folivores" G.G. Montgomery ed., Smithsonian Institution, Washington (sous presse).

PERRET, M.

1974 Variation of endocrine glands in the lesser Mouse Lemur *Microcebus murinus*. In : "Prosimian Biology", R.D. Martin, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds, 375-387, Duckworth, London.

PETTER, J.J., SCHILLING, A. et G.F. PARIENTE

1971 Observations étho-écologiques de deux Lémuriens nocturnes malgaches peu connus: *Phaner furcifer* et *Microcebus coquereli*. *La Terre et La Vie*, 25: 287-327

PETTER, J.J.

- 1977 Ecological and physiological adaptations of five sympatric nocturnal lemurs to seasonal variations in food production. In "*Feeding Behaviour in relation to food availability and composition*", C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds (Proceedings of the Sixth Congress to the International Primatological Society), Academic Press, London (sous presse).

PORTMAN, O.W.

- 1970 Nutritional requirements (NRC) of non human primates. In "*Feeding and Nutrition of non human Primates*" R.S. HARRIS ed. Academic Press, New York, : 87-115.

RUMBAUGH, D.M.

- 1975 The learning and symbolizing capacities of Apes and Monkeys: 352-365. In "*Socioecology and Psychology of Primates*" TUTTLE, R.H., ed., Mouton, The Hague/Paris.

STRUHSAKER, T.T.

- 1977 Food habits of five monkey species in the Kibale forest, Uganda. In "*Feeding behaviour in relation to food availability and composition*" C.M. HLADIK et D.J. CHIVERS, eds (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society), Academic Press, London (sous presse).

STRUM, S.

- 1977 Predation by baboons at Gilgil, Kenya (en préparation)

SUSSMAN, R.W.

- 1974 Ecological distinctions in sympatric species of *Lemur*. In: "*Prosimian Biology*", R.D. MARTIN, G.A. DOYLE et A.C. WALKER, eds. 75-108. Duckworth, London.
- 1977 Nectar-feedings by *Lemur mongoz mongoz* and its evolutionary and ecological implications. In : "*Behavioural factors in Prosimian Evolution*". G.A. DOYLE ed. (Proceedings of the Sixth Congress of the International Primatological Society). Academic Press, London (sous presse).

SUZUKI, A.

- 1969 An ecological study of Chimpanzees in savanna woodland *Primates*, 10 : 103-148.

TELEKI, G.

- 1973 The omnivorous chimpanzee. *Scientific American*, 228:32-42
- 1975 Primate subsistence patterns: collector predators and Gatherer-Hunters. *Journal of Human Evolution*, 4: 125-184

TUCKER, V.A.

- 1970 Energetic cost of locomotion in animals. *Comp. Bio-chemistry Physiol.* 34: 841-846.

WILSON, E.O.

- 1975 *Sociobiology. The new synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge and London. 697 pp.

WILKERSON, B.J. et RUMBAUGH, D.M.

- 1977 Learning and intelligence in Prosimians (en préparation).



Drypetes sepiaria dont la pulpe du fruit correspond à l'échantillon analysé 815-A.

ANNEXES

ANNEXE I

COMPOSITION DES ÉCHANTILLONS ALIMENTAIRES
CONSOMMÉS PAR LES PRIMATES
DU SRI LANKA

	Eau	Prot.	Lip.	Sucres	Cell.	Min.	P	Ca	Ka	Mg	Na	Zn	Mn	Cu	Fe
<i>Nalsura piscidia</i>	51.9	11.2	4.7	14.4	22.6	6.1	0.13	1.03	1.80	0.24	88	185.0	200.0	4.5	105
<i>Elaeodendron glaucum</i>	62.0	10.2	2.2	5.5	12.9	11.4	0.31	2.17	2.24	0.26	790	25.0	68.0	1.5	150
<i>Strychnos potatorum</i>	58.4	5.9	5.3	13.4	18.0	11.9	0.11	3.65	0.54	0.28	88	15.0	200.0	8.5	
<i>Manilkara hexandra</i>	57.1	8.5	6.4	4.1	28.3	6.5	0.31	1.25	1.55	0.27	158	31.5	25.0	10.0	
<i>Alangium salwifolium</i>	61.5	19.0	5.3	9.7	19.6	9.8	0.55	1.98	2.43	0.38	215	23.5	47.5	7.5	116
<i>Sapindus trifoliatus</i>	57.1	13.2	2.8	3.0	30.2	11.0	0.26	2.13	2.03	0.56	103	37.0	39.5	3.5	87
<i>Holoptelea integrifolia</i>	71.5	18.7	2.8	6.0	14.9	8.9	0.25	1.28	2.45	0.45	88	22.0	17.0	9.0	121
<i>Schleichera oleosa</i>	42.2	8.7	1.5	17.7	24.8	9.0	0.19	2.30	0.75	0.19	285	28.5	32.5	10.0	
<i>Trewia polygama</i>	55.9	18.7	4.0	4.0	24.8	10.0	0.21	2.45	1.60	0.53	305				
<i>Plennia unijuga</i>	87.0	15.3	5.1	4.8	31.8	7.5	0.49	1.10	1.70	0.33	168	35.5	73.5	3.5	105
<i>Lepisanthes tetraphylla</i>	58.2	10.0	2.0	2.8	29.9	20.8	0.51	3.00	2.45	0.62	168	19.5	42.5	2.5	83
<i>icus racemosa</i> , limbe pétiole	65.6 80.3	12.5 8.9	2.1 2.9	4.5 3.0	11.4 14.9	25.2 18.2	0.13 0.12	3.35 3.80	1.93 3.85	0.63 1.27	175 185	37.0	42.5	6.0	
<i>Tamarindus indica</i>	68.7	10.6	4.5	3.0	23.3	9.5									
<i>Midelia retusa</i>	66.0	11.8	5.2	4.3	20.6	8.0	0.31	1.48	2.00	0.40	103	50.0	95.0	10.5	
<i>Heltophorum pterocarpum</i>	64.7	12.2	1.8	3.1	19.3	4.8	0.25	0.68	1.60	0.24	211	28.0	68.0	8.9	163
<i>Chloroxylon swietenia</i>	55.8	13.6	6.9	13.4	10.3	5.3	0.09	1.08	1.08	0.25	600	18.5	68.5	3.5	90
<i>Cospyros montana</i>	61.2	18.3	8.3	6.8	14.4	11.4	0.23	1.68	3.50	0.41	158	19.0	140.0	10.5	
<i>Euphus sp.</i>	63.6	20.1	2.9	5.6	15.6	9.6	0.01	1.35	2.35	0.27	110				
<i>Cassia roxburghii</i>	59.2	12.1	2.3	14.7	23.1	6.5									

<i>Ixora parviflora</i>	46.0	8.3	3.8	3.1	30.7	6.7	0.13	1.20	1.65	0.22	80	23.5	21.5	10.0	
<i>Randium divietorum</i>	62.1	14.7	2.2	4.4	19.6	9.0	0.18	1.25	2.40	0.81	135				
<i>Mimosa pudica</i>	71.1	19.3	9.9	13.1											
Espèces de forêt sempervirente de montagne (>2000 m)															
Station de Horton Plains															
<i>Glochidion sp.</i>	78.6 54.2	13.0 11.6	1.6 0.9	9.3 10.7	13.5 13.8	5.4 4.4									
<i>Neolitsea fuscata</i>	62.7	7.9	3.7	6.2	38.9	2.9									

FLEURS

Espèces de forêt semi-décidue															
Station de Polonnaruwa															
<i>Adina cordifolia</i> fleurs	76.2	9.5	4.8	17.7	14.6	6.0	0.32	1.06	1.92	0.27	840	35.0	110.0	8.0	160
pétiole de fleurs	66.6	7.0	3.6	7.2	21.3	5.8	0.14	0.82	2.07	0.27	500	28.0	109.0	0.2	190
<i>Nalsura piscidia</i>	76.3	16.0		3.8											
<i>Placodendron glaucum</i>	63.5	11.4	4.6	6.0	12.7	7.4	0.26	1.05	2.23	0.30	1250	29.5	17.5	13.0	
<i>Trewia polygama</i>	61.1	15.2	2.5	3.6	23.2	9.7									
<i>Premna tomentosa</i>	74.6	22.5	4.3	3.6		11.6	0.44	1.11	4.12	0.28	770	72.0	158.0	12.0	363
<i>Plennia unijuga</i>	58.9	16.1	1.8	5.7	11.3	4.5	0.26	0.35	1.70	0.18	100				
<i>Cassia fistula</i>	84.4	21.6	5.6	8.7	14.5	6.1									
<i>Cassia roxburghii</i>	69.2	11.2	1.1	23.0	13.5	6.0	0.22	0.91	1.76	0.16	122	25.0	19.6	4.4	158
<i>Tamarindus indica</i>	74.2	11.8	3.0	4.9	10.2	3.4	0.23	0.43	1.18	0.18	93	31.5	6.5	10.0	
<i>Sterculia foetida</i>	75.3	12.3		6.1											
Station de Wilpattu															
<i>Mischodon zeylanicus</i> ind.0	68.8	16.7	2.2	27.7	10.9	5.5	0.21	0.27	2.23	0.22	120	35.5	43.5	13	
ind.♀	72.9	20.5	1.1	7.3	6.1	5.4	0.40	0.15	1.90	0.25	100				

Espèces de forêt sempervirente de montagne (>2000 m)	Lau	FRUITS LIP. SUCRES CELL. MIN.										Mg	Na	Zn	Mn	Cu	F	
		7.7	4.5	4.0	12.3	3.0	6.0	1.6	39.2	11.0	2.6							0.13
Station de Horton Plains																		
<i>Syzygium rotundifolium</i> 895-S	59.6	7.7	4.5	4.0	12.3	3.0												
<i>Rhododendron arboreum</i> 1176-S	87.4	6.0	1.6	39.2	11.0	2.6	0.13	0.10	1.11	0.12	102							
<i>Cupressus</i> sp. 874-S	58.5	5.4	2.4	5.4	21.8	3.8	0.19	0.44	1.23	0.13	649	25.3	53.3	9.6	48.			
<i>Crassocephalum crepidioides</i> 873-S	72.0	17.7	3.4	7.5	19.2	8.5	0.38	0.85	3.00	0.29								

FRUITS IMMATURES

Station de forêt semi-décidue																		
Station de Polonnaruwa																		
<i>Adina cordifolia</i> 1119-S	55.2	5.4	4.5	5.5	32.5	5.2	0.23	0.70	1.45	0.19	120	18.0	15.5	11.5				
<i>Grewia polygama</i> 616-V	63.1	7.7	1.3	1.8	48.0	9.0	0.28	2.16	1.59	0.52	92	25.0	21.4	18.4	66			
<i>Strychnos potatorum</i> 975-S	66.1	8.7	6.7	8.2	22.9	4.0	0.17	0.34	1.43	0.29	70	8.5	12.0	3.0	50			
<i>Strychnos potatorum</i> 1069-S	76.5	11.4	5.1	8.5	18.2	4.6	0.23	0.41	1.45	0.26	75							
<i>Vitex pinnata</i> 1118-T	54.2	6.0	1.2	2.4	39.2	4.2	0.17	0.40	1.38	0.20	108	53.5	8.5	13.0				
<i>Glennia unijuga</i> 976-T	65.1	11.1	1.2	5.7	4.4	3.7	0.22	0.33	1.60	0.15	180							
<i>Syzygium cumini</i> 948-S	75.2	6.6	2.2	4.1	9.0	3.8	0.06	0.08	1.65	0.13	230							
<i>Tamarindus indica</i> 1139-S	86.6	4.8	7.3	2.1	5.3	5.7	0.18	0.14	0.19	0.13	252							
<i>Cassia fistula</i> 694-T	82.6	10.3	1.5	21.2	20.3	7.7												
<i>Holoptelea integrifolia</i> 916-T	79.8	15.9	2.0	4.8	26.1	8.1	0.28	1.28	1.83	0.85	785	30.0	16.0	20.3	188			
<i>Streblus asper</i> 673-T	72.5	18.1	5.9	3.4	10.1	6.9	0.34	0.64	2.55	0.29	72	39.0	20.5	10.4	93			

FRUITS MURS

Station de forêt semi-décidue																		
Station de Polonnaruwa																		
Fruits secs																		
<i>Adina cordifolia</i> 603-T	64.6	4.4	2.7	3.0	40.1	4.4	0.20	0.50	1.40	1.33	175							
<i>Grewia polygama</i> 616-S	54.4	6.1	1.9	1.5	48.8	7.2												
Fruits charnus entiers																		
<i>Cecropia amplissima</i> 799-S	62.6	5.2	8.6	20.4	21.1	6.5	0.18	0.96	2.20	0.34	240	21.3	10.0	8.2	78			
<i>Cecropia benghalensis</i> 676-S	79.1	8.4	18.1	6.8	27.2	6.4	0.25	1.03	2.38	0.18	140	42.5	10.0	15.0				
<i>Cecropia benghalensis</i> 614-S	84.3	5.9	4.6	1.5	37.4	8.4	0.41	1.15	2.71	0.26	163	20.0	9.6	17.7	78			
<i>Cecropia mollis</i> 977-S	75.5	5.5	4.7	15.3	31.0	5.6	0.16	1.23	1.50	0.19	135							
<i>Cecropia retusa</i> 655-S	75.9	5.7	4.8	4.7	35.2	8.4	0.17	1.58	2.28	0.30	200	25.0	15.5	13.0				
<i>Episanthes tetraphylla</i> 789-S	76.7	7.1	1.7	22.6	14.6	4.9												
<i>Epiphanus trifoliatus</i> 859-T	17.4	7.6	6.3	17.4	11.4	3.3	0.20	0.08	1.75	0.11	75	25.0	4.0	7.5	105			
<i>Phleichera oleosa</i> 860-T	67.5						0.24	0.32	0.70	0.14	125							
<i>Phleichera oleosa</i> 949-S	68.8	8.5	11.6	1.1	39.2	4.2	0.26	0.45	1.38	0.21	98	28.5	8.5	17.0				
<i>Phytolacca sp.</i> 931-S	80.1	12.7	7.9	6.4	25.9	6.8	0.44	0.27	3.00	0.25	282							
Pulpe																		
<i>Pyperites sepilaria</i> 815-A	74.2	2.8	7.1	52.5														
<i>Phleichera oleosa</i> 860-A	92.9	0.6	32.6	39.0														
<i>Zingium salivifolium</i> 790-A	80.2	10.5	12.1	43.0														
<i>Isodapone semicarpifolia</i> 814-A	75.5	11.7	32.2	12.9														
<i>Arceuthobium spicatum</i> 675-B	76.1	6.2	20.3	30.6														
<i>Streblus asper</i> 673-A	90.9	22.1	4.7	57.8														
Graine																		
<i>Coccyrops montana</i> 1048-T	54.7	10.6	2.4	10.5	10.1	2.7	0.28	0.38	0.60	0.15	70							

		Eau	Prot. Lip. Sucres Cell. Min.. P	Ca	K	Mg	Na	Zn	Mn	Cu	Fe
CHAMPIGNONS											
<i>Podabrella microcarpa</i>	1072-A	94.0	30.3	8.0							
INVERTEBRES											
<i>Phasaca theclata</i>	An1-A	79.5	70.3	15.6	14.6						
<i>Oecophylla longinada</i>			71.5								
Invertébrés de litière			70.2	3.5	0.5						
TERRE											
Terre de termitière	M10			0.03	0.06	0.08	0.13	148	59.0	970.0	22.0 25

ECHANTILLONS ALIMENTAIRES spèces de forêt semi-décidue Station de Polonnaruwa	Total acides gras	COMPOSITION EN ACIDES GRAS (ppm du poids sec et % du total acides gras)										
		A.palmitique	A.palmitoléique	A.stéarique	A.oléique	A.linololéique	A.linolénique					
<i>icus benghalensis</i> fr. entiers	4363	1640	24	0,5%	148	3,5%	1348	31%	584	13%	618	14%
<i>icus benghalensis</i> jus du fruit	1496	30934	328	0,5%	2215	3,5%	19991	30,5%	6922	10,5%	5482	8%
<i>rypetes sepiaria</i> feuilles	328	131	11	3%	88	27%	0	0%	32	10%	67	20%
<i>dina cordifolia</i> feuilles	268	118	6	2%	16	6%	37	14%	48	18%	42	16%
<i>dina cordifolia</i> fleurs	362	104	0	0%	16	4,5%	92	25,5%	66	18%	84	23%

ECHANTILLONS ALIMENTAIRES	N° D'ECHANTILLON	PROTEINE % du poids sec	Composition en acides aminés (en g pour 16 g d'Azote)																
			A. ASPARTIQUE	THREONINE	SERINE	A. GLUTAMIQUE	PROLINE	GLYCINE	ALANINE	VALINE	ISOLEUCINE	LEUCINE	TYROSINE	PHENYLALANINE	LYSINE	HISTIDINE	ARGININE	METHIONINE	CYSTINE
Espèces de forêt semi-décidue																			
Station de Polonnaruwa																			
<i>Adinia cordifolia</i> , feuilles	919-V	11.6	8.6	4.0	4.1	9.2	4.2	5.0	5.2	5.2	4.4	8.2	3.7	5.2	3.1	1.7	5.1	1.6	1.0
<i>Drypetes sepiaria</i> , feuilles	815-T	7.1	7.9	4.1	4.4	8.5	5.0	4.9	5.2	5.3	4.6	8.4	3.5	5.6	3.6	1.6	4.6	1.5	1.3
<i>Strychnos potatorum</i> , j.f.	1069-T	13.6	8.2	4.0	4.4	9.1	4.5	4.7	4.8	4.9	4.2	7.5	2.9	4.4	2.2	1.5	4.8	1.6	1.0
<i>Cassia fistula</i> , j. feuilles	803-T	23.6	7.5	3.7	4.2	11.1	5.0	4.1	4.5	4.3	3.4	6.8	3.2	4.0	3.9	1.8	4.1	1.4	1.1
<i>Diospyros ovalifolia</i> , j.f.	662-S	15.7	8.4	4.1	4.5	9.1	4.0	4.3	4.7	4.8	3.8	7.3	3.8	4.4	5.1	1.9	4.9	1.7	1.0
<i>Randium dimetorum</i> , feuilles	943-S	14.7	9.2	4.1	3.9	8.8	5.3	5.3	5.0	5.5	4.7	7.6	4.1	4.9	4.3	2.1	4.9	1.2	2.0
<i>Frema tomentosa</i> , fleurs	917-S	22.5	7.2	2.9	3.5	6.9	3.4	3.4	3.6	3.4	2.8	4.7	2.1	2.9	2.3	1.0	5.2	1.0	0.9
Echantillons d'animaux d'Afrique, homologues de ceux consommés à Polonnaruwa																			
<i>Macrotermes sp.</i> termites	RW3	40.6	7.6	3.7	3.4	10.0	4.8	4.8	5.9	5.1	3.8	6.8	6.3	4.1	5.6	2.7	5.1	1.6	0.7
<i>Oecophylla longinada</i> , fourmis AN12-B		71.5	8.2	4.4	4.7	11.4	5.4	8.0	9.0	5.3	5.3	9.5	3.6	3.3	6.4	2.8	6.2	1.5	0.8

FRUITS MURS CHARNUS

espèces de forêt semi-décidue							
Station de Polonnaruwa		0.4	5.4	5.4	11.2	12.0	45.0
<i>Drypetes septaria</i>	pulpe 815-A	2.0	4.0	4.0	traces		40.0
<i>Langium salvifolium</i>	790-A	3.0	11.5	11.5			26.0
	chair et peaux	0	2.2	2.2			17.0
<i>Vicus amplissima</i>	799-A						
	691-A						
<i>Vicus benghalensis</i>	676-A	0.2	0.6	0.6	0.02	2.3	
	676-S1	0.06	1.2	1.8		6.0	6.8
	676-S2		1.8	1.8	0.3	6.8	
<i>Areania spicata</i>	pulpe 675-B	2.0	1.6	1.6	0.1	5.4	21.0
<i>Treblus asper</i>	pulpe 673-A	0.5	2.5	2.5	0.05	5.6	22.0
<i>Chleichera oleosa</i>	pulpe 860-A	0.6	1.0	1.0	0.1	2.7	10.0
<i>Trychnos potatorum</i>	975-A	1.7	3.5	2.5	0.8	8.5	8.2
	fruits verts				traces		
<i>Isodaphne semicarpifolia</i>	814-A	0.5	0.3	0.05	0.3	1.2	4.5
	pulpe						
<i>Amarindus indica</i>	pulpe 1139-A	1.0	1.0	1.0		3.0	2.1
<i>Ilex pinnata</i>	fruits verts 118-1	0.2	0.5	0.4	0.5	1.6	2.4
<i>Atura</i> sp.	931-A	4.0	2.0	1.0		7.0	

GRAINES

espèces de forêt semi-décidue							
Station de Polonnaruwa		2.5	1.5	2.0	6.0	6.6	4.5
<i>Alsuria piscidia</i>	858-A						
<i>Chleichera oleosa</i>	793-A	0.2	0.3	0.4	1.9	2.5	
<i>Iospyros montana</i>	1048-A	traces	1.5	0.2	3.3		10.5

ANNEXE II

COMPARAISON DES TECHNIQUES DE FIXATION
DES ÉCHANTILLONS ALIMENTAIRES
ET DES RÉSULTATS ANALYTIQUES

(Field methods for processing food samples)

à paraître dans "Primate Ecology: studies of feeding
and ranging behavior in Lemurs, Monkeys and Apes".
Clutton-Brock, T.H. (ed.), Academic Press (1977).

Field Methods for Processing Food Samples

C. M. HLADIK

Laboratoire d'Ecologie et Primatologie, CNRS, Museum National d'Histoire Naturelle, Brunoy, France

1. Methods for Collecting Samples

Food samples and botanical specimens are generally collected simultaneously, the latter being necessary to identify different food samples. Methods for processing botanical specimens are generally well known. By contrast, food samples must be obtained in fairly large quantities (about 200 g, wet weight) to allow further analysis with standard techniques, and difficulties have been found in collection and processing of such large samples. A few technical solutions adopted in our studies, especially on leaf monkeys and chimpanzees (Hladik, this volume), might be useful for future research about primate feeding behaviour.

Specimens located on trees were collected with the help of accessories, to avoid the risks and difficulties of climbing.

Extension poles

A tree pruner mounted at the top of a long pole was sufficient to collect all the specimens in the semi-deciduous forest of Sri Lanka where trees do not exceed 25 m in height. The pole was made of a series of five bamboos that can reach 15 m: this height is sufficient to collect specimens from the lower branches of most trees, but two persons were required to handle the pole which had a basic piece of 12-cm diameter. The bamboo pieces were held together with a wooden tenon and the end of the hollow parts reinforced with iron wire and araldite.

Tree Climbing Dress

In the rain forest, the lower branches of many tree species cannot be reached directly with a tree pruner. A special dress for climbing trees was designed and made of strong canvas with pieces of leather reinforcing the inside parts of knees and protecting the chest against the rough bark of the tree trunk. Direct climbing of lianas and trees is facilitated by such dress and collection of samples with the tree pruner can be done from a high position; but not without risk.

Tree Climbing Platform

The most useful accessory for collecting in the rain forest is the tree climbing stand sold by "Forestry Suppliers, Inc." (Jackson, Miss., USA). We used it in Gabon with the tree climbing dress (Fig. 1) to protect the chest. This platform is made of light plywood and allowed us to climb smooth vertical trunks up to 30 m without special training. From this position, it was possible to collect food samples up to 40 m, with the help of the tree pruner mounted on its bamboo pole. Trees exceeding 40 cm in diameter cannot be held by the gripping bar of this stand but it is generally possible to collect samples from a nearby vertical tree trunk. Exceptionally, a 10' collapsible aluminium ladder was used to start climbing with the platform from the point where the diameter of the trunk is small enough to mount the climbing tree stand.



FIG. 1. The tree-climbing platform descending from 20 m height on a smooth tree trunk, in Gabon. Note the climbing marks of the gripping bar, along the trunk.

2. Processing Food Samples

Drying

After collecting, the samples were carried in large polyvinyl bags to avoid desiccation before weighing. Samples of about 200 g were put in paper bags (about 50 g dry weight is enough to carry out the most important analysis with duplicates or triplicates: most of the specimens have 70 to 80% water content). Paper bags were made of non-glossy paper to allow moisture to escape (a cone of paper can be made with old newspapers).

Paper bags with food samples inside were dried in an electric oven when this was available. In the field, we used the heat of a kerosene lamp to make an "oven" with a big tin box penetrated by two tubes to

allow air circulation (Fig. 2A.). A cylinder of canvas maintained the heat around the tin box and forced it to pass through the botanical samples placed above the tin box. Inside the tin box, the samples must not be pressed together and the temperature should be maintained at about 60 to 80° C. It is important not to exceed this temperature to avoid decomposition of the samples. Dryness is completed when a sample maintains a constant weight. Leaves can be dried in less than one day but some fruit samples may need several days for total drying. In the field station of Gabon, an electric dryer utilizing ten electric

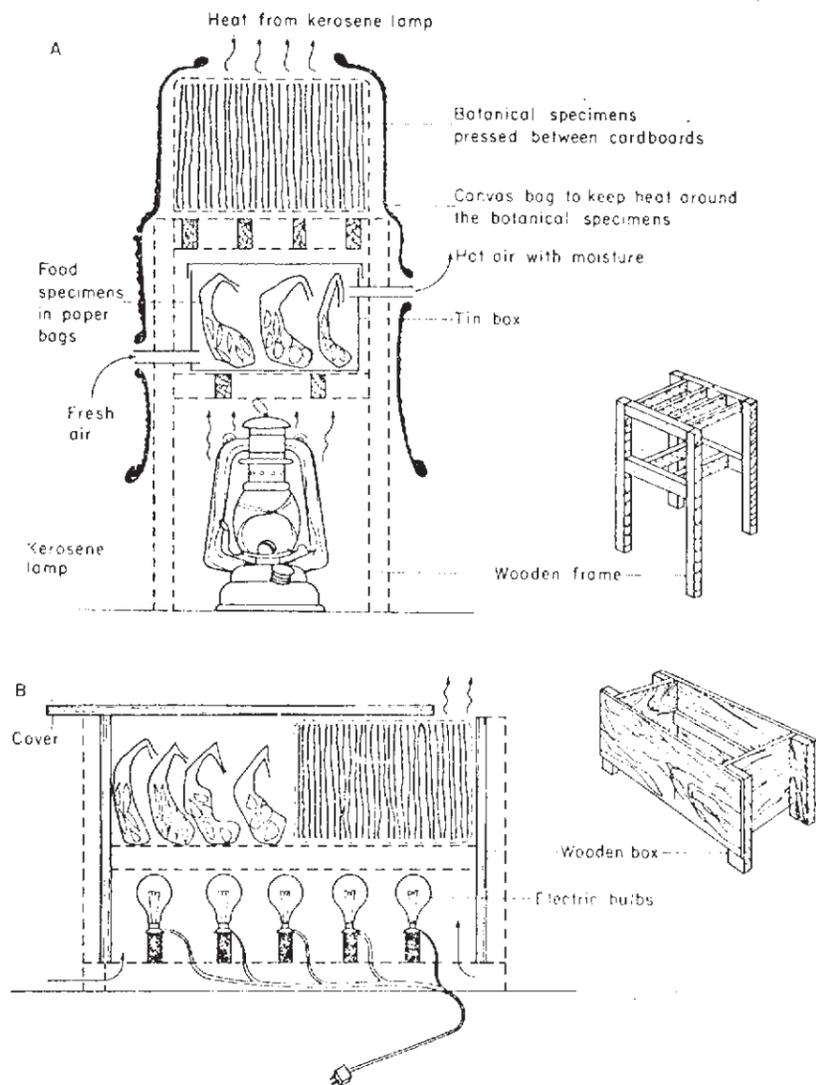


FIG. 2. Models of dryers for food samples and botanical specimens. A. To be used in the field. B. To be used at the field station.

bulbs of 100 W each (Fig. 2B) was employed to dry large-sized food samples. Paper bags with the dried samples can be kept in plastic bags carefully tightened or sealed.

Processing in alcohol

Fixation of the samples in boiling ethyl alcohol is one of the best methods of stopping all enzymatic reactions and preserving all components. In field conditions, samples of small size (about 20 g fresh weight) can be processed by this method. Thus, it complements the preceding method, and is necessary to allow detailed investigation on soluble sugars, amino acids and lipids (see Section 3).

Ethyl alcohol (96%) was heated to boiling in an Erlenmeyer flask and the food sample dropped into it after slicing in small pieces (less than 2 mm thickness). A condenser was adapted to a rubber cork on top of the flask. It was cooled with fresh water kept in a canvas water-carrier to prevent the alcohol from evaporating during processing. We utilized an alcohol lamp or a butane gas stove to heat the flask, with a shield to protect it as shown on Fig. 3.

The volume of alcohol in the flask must be about five times more than the volume of the food sample. It has to boil with the sample for 15 minutes. When the alcohol is no longer hot, the food sample with all the alcohol must be carefully taken out of the flask and can be stored in a plastic jar.

Freezing

Only deep freezing (below -30°C) adequately preserves food specimens. Several field stations in the tropics are now equipped with large freezers in which food samples can be kept but there are problems in long-distance transportation of such samples and the analytical operations must be started as soon as the samples are defrosted.

3. Different Types of Analysis Consistent with the Different Methods of Field Processing

Dried food samples can be used for the standard operations of analysis such as those described and referred to in Hladik *et al.*, 1971a. There was no significant difference in the titrations of minerals, nitrogen, lipids, cellulose and total glucids, between food samples boiled and preserved in alcohol and dried food samples of the same origin. By contrast, important differences between the two parts of the food sample (one processed by drying, the other one processed in alcohol) appeared when comparing the proportions of the different soluble sugars (Hladik *et al.*,



FIG. 3. Students of the University of Sri Lanka processing food samples in boiling alcohol, at the Polonnaruwa Field Station. Water for cooling the condenser is in a canvas water-carrier hanging above the apparatus.

1977). This was particularly obvious for samples requiring a long time to dry such as large flowers and leaves. In these dried samples, sucrose was missing, probably because rapid fermentations occurred at the beginning of the drying process; glucose, fructose and other glucids of small molecular size were found in larger amounts.

Food specimens boiled and preserved in ethyl alcohol can be used for analysis and titration of soluble glucids and for research on the amino acids after lyophilization and grinding (Hladik and Viroben, 1974). Research on fatty acids can also be carried out on food samples processed in alcohol or in 10% formalin (Hladik *et al.*, 1971b). We have no comparative result with other methods for these last two analyses: although oxidation might not affect most of the lipidic components, the only reliable process for detailed analysis would be deep freezing and lyophilization.

Tests for different secondary compounds (for instance, alkaloids) can be made on dried specimens but the results may differ slightly from those obtained on fresh specimens (see discussion in A. Hladik, 1977). Nevertheless, fractioning and further chromatographic analysis necessitates dried food specimens.

ANNEXE III

DONNÉES MORPHOLOGIQUES
SUR LE TRACTUS DIGESTIF DES PRIMATES
ET COMPARAISONS
AVEC LES AUTRES ORDRES DE MAMMIFÈRES

ESPECES	NO SEXE	LONG. TETE+ CORPS cm	POIDS g	SURFACE, cm ²	POIDS, g	VOLUME, cm ³
PROSIMIENS						
<i>Arctocebus calabarensis</i>	AY2	M	220	146	10	29
	DT	M	160	126	9	36
	ER	F	190	110	10	38
	EV	M	160	111	10	41
	FC	M	180	88	6	29
	BP	M	24	337	165	165
<i>Avahi lamiger</i>	BQ	M	25	309	107	95
	BR	F	25	335	186	255
<i>Cheirogaleus major</i>	*AK	M	21	94	4	22
	*BF2	M	22	143	5	51
	*BG	F	23	162	7	33
	*BH	F	23	192	10	25
	DN	M	21	213	6	45
	DS	F	17	42	41	116
<i>Eutocicus elegantulus</i>	DU	M	18	41	40	123
	DW	M	19	30	36	129
	DX	F	18	36	33	128
	AY	F	19	85	8	51
<i>Galago alleni</i>	BC	F	18	112	8	50
	BC2	F	18	112	9	33
	ES	M	17	144	21	78
	AZ	M	11	24	3	5
	BA	M	11	36	4	12
<i>Galago demidovi</i>	BA2	M	12	34	5	14
	BB2	M	13	59	3	16
	AZ	M	11	24	3	5
	BA	M	11	36	4	12

<i>Leptlemur mustelinus</i>	*BF	F	26	45	68	174	166	28	11	81	35
<i>Leptlemur leucopus</i>	DO	M	24	52	106	137	213	35	16	45	49
<i>Loris tardigradus</i>	DI		22	19	85	4	42	8	10	3	6
<i>Pterodicticus potto</i>	FM	M	31	36	200	21	333	20	34	8	119
<i>Phaner furcifer</i>	DS	F ⁺	20	14	95	43	130	5	28	6	27
SINGES PLATYRHINIENS											
<i>Saguinus geoffroyi</i>	fBU	F	23	19	113	8	57	19	19	2	11
	BV	M	24	66	150	14	67	50	36	3	15
	CA	F	23	26	157	14	72	13	38	4	21
	*CH	M	20	420	183	12	46	4	19	3	8
<i>Leontocebus midas</i>	fBN	M	25	13	116	6	23	4	19	1	3
<i>Aotus trivirgatus</i>	DA	F	28	84	288	47	120	72	61	22	37
<i>Saimiri oerstedii</i>	BX	M	30	61	308	16	53	45	70	4	14
	BY	F	28	49	342	18	48	32	103	4	12
	BZ	F	30	63	356	19	46	47	81	6	11
<i>Cebus capucinus</i>	CB	F	39	111	852	2	20	4	70	4	14

f = matériel fixé au formol; * = animal captif; + = animal immature. N°AA, BA, etc. = C.M.H.; N° P01, DOI, etc. = D.J.C.

ESPECES	NO	SEXE	LONG. TETE+ CORPS cm	POIDS g	SURFACE, cm ²		POIDS, g		VOLUME, cm ³			
					Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon				
<i>Cebus griseus</i>	fBL	M	40		68	462	4	38	53	106	6	6
	fBM	F	40		48	519	4	38	31	134	5	6
<i>Alouatta palliata</i>	*P12	M	41	1470	200	915	184	490	33	34	10	44
	CR	M	51		430	1052	289	1059				
	BW	M	50		230	719	148	630				
	BT	F	53		296	815	156	778				
<i>Alouatta seniculus</i>	fBK	M	61		180	1106	150	578	227	556	163	422
<i>Lagothrix lagotricha</i>	*P31	F	59	5670	264	2115	181	660	89	164	46	140
	*P39	M	56	10430	488	1796	293	699	96	81	30	77
<i>Ateles paniscus</i>	fB0	F	53		172	766	101	232	212	252	54	95
SINGES CERCOPIITHECINES												
<i>Miopithecus talapoin</i>	*P13	M	380	950	59	451	40	212	7	26	2	16
	*P37	F	280	880	64	594	30	258	4	26	1	12
	AM	F	300		59	157	26	214	43	14	18	81
	A0	F	290		44	149	25	87	27	18	12	20
	B1	M	240		49	231	12	122	32	34	4	32
<i>Cercopithecus cephus</i>	EM	F	420	2650	187	784	76	371	240	218	46	192
	EY	M	490	3800	70	446	45	325	55	71	18	129
	EZ	F	410	2400	144	582	60	458	27	18	10	43
	FD	M	540	4500	155	1008	56	877	37	81	17	86
	E0	F	460	3850	206	710	83	827	61	49	12	132
<i>Cercopithecus neglectus</i>	AR	F	460		144	556	69	728	163	132	47	444
	*P28	M	580	11340	289	1382	77	982	460	448	43	518

<i>Cercopithecus nictitans</i>	AP	M	570		99	760	87	654	93	195	75	340
	AS	F	470		73	763	65	563	59	179	48	280
	AX2	M	580		177	798	95	753	221	214	80	410
	EL	M	590	6500	120	927	80	816	124	225	57	441
<i>Cercopithecus aethiops</i>	*AB	M ⁺	370		34	169	13	143	19	17	3	35
	*AC	F ⁺	400		14	234	31	105	5	42	15	25
<i>Cercopithecus albigena</i>	AN	F	550		124	559	69	977	130	152	54	799
	AX	F ⁺	510		91	657	67	580	82	189	51	268
	*FK	M ⁺	470	3700	88	453	20	374	78	108	8	164
	FN	F ⁺	51		270	1187	72	1323	416	434	46	954
<i>Macaca sylvana</i>	FO	F	38		180	795	59	826	226	222	31	503
	*P11		39	3350	77	618	81	377	64	160	47	123
<i>Macaca mulatta</i>	DH	F	42		226	587	62	772	320	185	51	558
	*DJ	M	47		122	638	25	310	127	191	9	125
<i>Macaca fascicularis</i>	P29	M	37	2700	143	1011	28	693	160	346	8	364
	P45	M	40	3900	306	918	29	659	502	268	8	320
	P46	F	40	3050	178	1144	67	866	223	390	40	568
<i>Papio sphinax</i>	FK	M	72	16600	402	2854	64	1894	760	1596	47	1518
	EP	F	51	6100	250	1143	50	1228	372	409	33	1395
	FR	F	63	12300	322	2435	70	2240	543	968	195	1782
<i>Papio papio</i>	*AF	F ⁺	29		20	173	4	67	8	19	1	11

f = matériel fixé au formol; * = animal captif; + = animal immature. N°AA, BA, etc. = C.M.H.; N° P01, D01, etc. = D.J.C.

ESPECES	NO	SEXE	LONG. TETE+ CORPS cm	POIDS g	SURFACE, cm ² Est. Int.g. Caec. Colon	POIDS, g Est. Int.g. Caec. Colon	VOLUME, cm ³ Est. Int.g. Caec. Colon
SINGES COLOBINES							
<i>Colobus polykomos</i>	AQ	F	56	1021	556	26	549
	FB	F	58	1056	925	15	630
<i>Presbytis entellus</i>	DF	M	63	1585	1673	105	978
	DL	M	65	1439	1167	140	760
<i>Presbytis senex</i>	DG	F	48	938	740	139	548
	DM	M	59	1416	687	139	548
<i>Presbytis cristata</i>	P30	F	50	6850	1929	90	966
	*P33	F	53	5440	1329	30	607
<i>Presbytis obscura</i>	P18	M ⁺	50	7960	1953	64	670
	P19	F	45	4230	1311	52	558
	*P26	M	53	7200	1969	88	902
	*P32	F	56	6350	1129	90	869
	P14	M ⁺	51	6860	1020	60	532
<i>Presbytis melalophos</i>	P16	M ⁺	44	5220	1075	23	369
	P17	F	47	6410	1796	60	552
	P22	M	49	6510	1389	42	695
	P23	F	50	7340	1695	68	848
	P24	F	52	6880	1274	38	612
	*P38	M	56	6350	1672	45	637
	*P25	M	64	15880	3120	100	1234
<i>Nasalis larvatus</i>	*P34	F	53	4540	1512	36	578
	*P36	F	60	3630	1601	80	854

SINGES ANTHROPOIDES																
<i>Hylobates lar</i>	FP05	M	40	5000	204	453	15	383	58	81	4	74	274	154	3	259
	FP06	F	40	5400	104	268	6	403	53	35	2	68	100	68	2	267
<i>Hylobates pileatus</i>	*P41	F	47	7260	304	1592	77	1128	56	77	17	144	499	596	34	920
	*P27	F	52	11340	457	2278	75	1557	146	150	10	230	919	1007	34	1891
<i>Hylobates syndactylus</i>	*P40	M	56	7250	140	1708	81	954	55	183	22	184	156	697	58	883
	*P42	M	61	8620	256	1263	70	978	71	124	17	157	385	461	56	1071
<i>Pongo pygmaeus</i>	*P35	M	95	880	880	6564	155	5774	331	568	22	980	2457	4046	55	7800
	*AD	F	83	472	472	1700	162	1812	965	815	91	1451	1705	1967	407	4335
<i>Pan troglodytes</i>	EN	M	72	34000	690	3761	286	2925								
	EQ	M	84	51000	1087	4018	590	4813	3370	1897	955	7006				
MAMMIFERES EN PROVENANCE D'ELEVAGES																
<i>Felis</i>	D09	M	45	4000	144	345	8	125	24	104	1	17	163	60	2	48
	D12	F	40	2450	104	249	7	87	20	67	1	14	100	36	1	25
	D13	M	43	2730	120	372	9	123	16	84	1	17	124	71	2	40
	D18	F	42	2450	106	348	12	148	17	42	1	11	102	75	3	62
	D19	F	42	2700	132	374	11	130	21	43	1	11	143	86	3	52
	D20	M	46	4340	117	291	8	111	24	60	1	13	119	41	2	36
	D03	M	78	13500	300	1030	40	225	133	263	8	42	490	238	16	90
<i>Canis</i>	D04	M	59	7250	215	585	30	125	46	125	5	30	297	102	8	43
	D05	F	60	10680	426	992	37	208	109	198	8	42	826	253	11	75
	D06	F	58	9400	196	562	25	75	52	130	4	26	258	136	10	20
	D21	F	81	12550	344	1445	40	192	153	327	6	53	599	483	16	61
	D24	F	48	4750	162	776	20	135	48	170	7	24	194	196	5	54
	D27	M	54	7650	381	1057	30	170	107	285	14	35	701	294	10	58
	D29	M	55	7450	193	656	30	132	71	178	5	23	253	193	10	45
<i>Sus</i>	D30	M	55	7950	216	696	30	99	68	163	5	21	297	166	10	35
	D15	M	98	47980	160	14425	440	4702	333	1144	70	685	1597	9119	700	3710
	D41		126	65320	917	9968	432	6246	464	1010	78	984	2610	4828	619	5855
D42		123	60780	792	14036	630	6824	332	1327	128	1106	2097	7420	902	6042	

f = matériel fixé au formol; * = animal captif; + = animal immature. N°AA, BA, etc.= C.M.H.; N° P01, D01, etc.= D.J.C.

ESPECES	NO	SEXE	LONG. TETE+ CORPS cm	POIDS g	SURFACE, cm ²		POIDS, g		VOLUME, cm ³							
					Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon								
<i>Equus</i>	D14	M	157	202730	728	10991	9240	27993	675	3204	1395	5450	1847	6207	28296	50551
<i>Capra</i>	D01	M	127	84950	31297	8967	300	5131	2250	710	67	585	16220	2924	286	2452
	D02	M ⁺	145	94220	36475	11948	437	6047	3210	950	98	878	20878	4277	282	3339
	D33	M ⁺	84	21900	15029	6102	275	1830	686	607	27	186	6317	1747	273	592
	D34	M ⁺	82	23850	13195	4901	187	1601	671	579	33	241	5086	1208	164	467
	D43		104	40820	14110	15780	490	3642	1062	925	61	384	7989	6414	530	1587
<i>Ovis</i>	D44		99	47170	13760	10591	403	2496	1093	868	58	393	7568	3496	461	533
	D45		99	38100	11702	10299	150	2066	959	798	57	368	8040	3523	119	701
MAMMIFERES DE ZONE TEMPEREE																
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	MB		43	2600	157	958	529	431								
<i>Sciurus vulgaris</i>	D47	M	24	600	26	307	54	136	5	9	3	4	13	43	29	30
<i>Mustela nivalis</i>	D38		18	140	30	131	0	12				1	16	19	0	2
<i>Mustela erminea</i>	D39		24	30	42	121	0	19	2	5	0	1	26	13	0	2
<i>Vulpes vulpes</i>	D37	M	64	8000	406	929	48	229	78	106	4	25	768	329	23	91
	D46	F	65	5500	308	993	75	336	50	122	5	21	508	372	30	204
	D48	M	52	6250	320	992	56	232	68	130	7	27	538	329	18	100
	D49	F	58	5750	352	854	48	279	57	104	5	28	621	302	15	151
	D50	M	56	6200	259	929	54	236	60	105	5	26	392	340	19	117
<i>Phocaena phocaena</i>	D35	M	130	29030	1151	11213			462	1125			3672	6831		
	D36	F			1501	21309			636	1928			5471	18733		
	D40		168	50450	1501	12455	0	53	885	1333	0	9	5471	9257	0	25
<i>Tursiops truncatus</i>	D51		230	450000	1588	25540	0	389	200	430	10	10	3701	20913	0	208

MAMMIFERES DE ZONE TROPICALE																
ESPECES	MW	F	45	2380	70	575	9	74	31	86	3	19	55	124	4	21
<i>Attilax paludinosus</i>																
<i>Potamogeton velox</i>																
<i>Manis tricuspis</i>	ME		28	1550	189	517	0	134					245	85	0	55
<i>Manis gigantea</i>	MR	M ⁺	23	1950	39	615	0	50	12	34	0	11	23	73	0	10
<i>Epixerus ebii</i>	MG	M	24	580	30	201	21	52	4	6	2	4	16	22	5	6
	MI	F	23	540	48	216	21	68	5	6	1	4	31	26	6	12
<i>Heliosciurus rufobrachium</i>	MH	M	20	290	51	190	48	63	6	4	3	3	34	25	11	8
<i>Funisciurus anerythrus</i>	MK				16	161	15	30	3	5	1	2	6	18		
<i>Funisciurus pyrropus</i>	ML				18	268	16	48	7	10	1	3	7	25	3	7
<i>Anomalurus fraseri</i>	fMT		24		10	216	90	93	5	9	7	5	3	34	22	11
<i>Edolon helvum</i>	MF	F	14	190					2	4	0	2				

f = matériel fixé au formol; * = animal captif; + = animal immature. N°AA, BA, etc.= C.M.H.; N° P01, D01, etc.= D.J.C.

ESPECES	NO	SEXE	LONG. TETE+ CORPS cm	POIDS g	SURFACE, cm ²		POIDS, g		VOLUME, cm ³				
					Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon	Est. Int.g. Caec. Colon			
<i>Dendrohyrax dorsalis</i>	MC	+	40	1405	114	311	350	335	81	48	196	74	
	MO	F	39	2323	140	456	482	572	110	73	331	169	
	MP		38	2066	120	391	393	549	86	53		129	
	MU	F	31	1415	143	315	275	304	114	55		80	
	MV	M	44	2720	126	588	362	594	94	131		156	
<i>Nandinia binotata</i>	MD	F	42	2400	143	481	0	150	160	142	0	53	
	MY	M	45	2250	105	420	0	98	101	100	0	27	
	NA	M	43	2440	50	209	0	73	43	37	0	15	
<i>Bradypus tridactylis</i>	MA		46		601	411	0	262	986	97	0	88	
	MS		29	510	36	184	1	27	11	17	3	4	6
<i>Genetta servalina</i>	MQ		50	1480	63	274	2	48	19	54	5	15	15
	MZ	F ⁺	57	5230	134	404	2	92	58	130	1	26	32
<i>Panthera pardus</i>	MM	M ⁺	84	15700	421	1580	22	342	131	392	4	61	163

f = matériel fixé au formol; * = animal captif; + = animal immature. N°AA, BA, etc.= C.M.H.; N° P01, D01, etc.= D.J.C.

Adresse de l'auteur en 2013 :

Claude Marcel HLADIK
 Directeur de recherche émérite
 Eco-Anthropologie et Ethnobiologie
 Muséum national d'Histoire naturelle
 4 avenue du Petit Château
 91800 Brunoy (France)

06 8292 4253

<http://www.ecoanthropologie.cnrs.fr/IMG/pdf_Site-WEB-Hladik-2013-4.pdf>

Dans la présente version, certains documents photographiques (dont les originaux n'étaient pas en noir et blanc) ont été remplacés par les images scannées des Ektachromes réalisées au cours des études de terrain