HAL
open science

Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan

Claude Marcel Hladik, Annette Hladik

To cite this version:

Claude Marcel Hladik, Annette Hladik. Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. La Terre et la Vie, 1972, 26, pp.149-215. hal-00561246

HAL Id: hal-00561246

https://hal.science/hal-00561246v1

Submitted on 12 Feb 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. et HLADIK A. (1972) — Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie* , 26 : 149-215.

Adresse des auteurs en 2013 :

Claude Marcel HLADIK, Directeur de Recherche Émérite. MNHN, 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy (France) cmhladik@mnhn.fr

Annette HLADIK, Attachée Honoraire au Muséum. MNHN, 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy (France) hladik@mnhn.fr

Un des groupes de *Semnopithecus (=Presbytis) senex* sur le site de Polonnaruwa, en 1969, au cours du suivi de du comportement alimenaire (photo C.M. Hladik)

Groupe de *Semnopithecus (=Presbytis) entellus* sur le site de Polonnaruwa, en 1969, au cours du suivi de leur comportement alimenaire (photo C.M. Hladik)

DISPONIBILITES ALIMENTAIRES ET DOMAINES VITAUX DES PRIMATES A CEYLAN

par C.M. Hladik et Annette Hladik

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle - F 91 - Brunoy.

L'écologie d'un certain nombre d'espèces de Primates du continent asiatique a fait l'objet d'études récentes, mais jusqu'ici aucune synthèse synécologique n'a été tentée. A Ceylan où quatre espèces de Primates, *Presbytis senex*, *P. entellus*, *Macaca sinica* et *Loris tardigradus* se partagent une importante fraction de la production des forêts, nous avons entrepris des recherches dans cette direction, à l'occasion d'une étude comparative sur les régimes alimentaires.

L'essentiel de nos observations a été effectué à Polonnaruwa, où la densité des Primates atteint vraisemblablement un maximum et où les facilités d'accès et de travail nous ont permis d'établir un inventaire précis des disponibilités alimentaires. Des comparaisons ont été effectuées entre cette station située en « zone sèche » et une autre forêt semi-décidue, la réserve de Wilpattu, dans laquelle les populations de Mammifères sauvages ont trouvé leur équilibre en dehors de toute intervention humaine. C'est dans ces mêmes stations de terrain et dans le cadre d'un même programme qu'Eisenberg, Muckenhirn et Rudran (1972) ont abordé les problèmes d'ordre étho-écologique que le cas des Primates de Ceylan permet en partie de résoudre.

Les Primates des forêts sempervirentes de Ceylan (forêt de la Sinharadja et forêt d'altitude d'Horton Plains) ont été plus brièvement étudiées. Mais nous avons pu faire quelques comparaisons entre les formes adaptées à ces divers milieux.

Ce travail s'intégrant dans le programme de Primatologie du Smithsonian Institute (1) réalisé à Ceylan sous la direction du Dr J.F. Eisenberg, nous ferons état des observations originales de nos collègues allemands, anglais et américains, ainsi que des étudiants ceylanais, avec lesquels nous avons travaillé sur le

(1) Smithsonian Biological Program in Ceylon. Primate Survey : Grant n° SFC-9-7004 (2) et National Institute of Health, Grant n° MH 15673.

terrain. Notre collaboration a été particulièrement étroite avec les Drs Suzanne Ripley et G. Manley, Mlle Nancy Muckenhirn et MM. W. Dittus et R. Rudran qui se sont attachés à l'étude précise d'une espèce ou d'un problème de compétition interspécifique.

Nous publions par ailleurs une étude comparative détaillée des formations végétales dont il est ici question et de leur productivité (Hladik A. et Hladik C.M., 1972) ; nous nous bornerons donc à décrire ici les principales caractéristiques bioclimatiques des stations de terrain où les observations ont été effectuées ; notre étude portera donc essentiellement sur les rapports trophiques entre végétation et Primates.

I — ETUDE DU MILIEU

Forêt dense semi-décidue de Polonnaruwa.

Notre principale station de terrain, constituée par le site archéologique de Polonnaruwa, avait été choisie initialement par S. Ripley (1964) pour ses études sur *Presbytis entellus*, en raison de la grande facilité d'approche et d'observation des animaux. Il s'agit, en effet, d'un sanctuaire religieux où les traditions bouddhiques du respect de la vie animale contribuent à la protection de la faune.

Polonnaruwa, située près d'un vieux lac artificiel (Parakrama Samudra), fut une grande cité au XIIe siècle. Elle a ensuite été totalement abandonnée et les ruines qui subsistent sont disséminées au milieu des arbres d'une forêt vieille de six siècles. Les fouilles archéologiques entreprises au XXe siècle pour retrouver les murs de fondation du palais et dégager plusieurs monuments de grande valeur artistique, n'ont concerné que certaines parties de cette forêt, où le sous-bois a été dégagé et les grands arbres laissés en place (Fig. 1).

Nous avons tiré parti de ces conditions pour nos observations, en profitant de la très bonne visibilité dans cette forêt dégagée ; celle-ci a beaucoup facilité notre travail sur les deux espèces de Primates qui utilisent essentiellement la voûte forestière. Nous avons complété ces observations en étudiant quelques groupes vivant dans la forêt encore intacte, en marge du site archéologique.

L'ensemble du terrain a été étudié en détail grâce à une photographie aérienne prise à basse altitude (General Survey Office, Ceylan), sur laquelle tous les arbres ont été identifiés individuellement. Le tracé du pourtour des couronnes a été fait sur le terrain, en raison de nombreux recouvrements (Fig. 7, 10 et 13). Nous avons pu ainsi faire le relevé détaillé de 54,5 hectares de la surface boisée, sur 2 km de longueur.

Figure 1. — Aspect de la végétation sur le site archéologique de Polonnaruwa (vue de la parcelle 3). Le sous-bois a été dégagé mais tous les arbres sont encore intacts avec leur couronne souvent jointive. L'observation des Primates à l'état sauvage peut donc s'effectuer ici dans les conditions les plus favorables, facilitée encore par la présence des pèlerins bouddhistes et hindouistes qui ont habitué les animaux au contact de l'Homme, mais qui n'interfèrent pratiquement pas avec eux.

La répartition des végétaux est loin d'être parfaitement homogène sur notre terrain d'étude et nous devons considérer au moins trois « types » que nous caractérisons par des parcelles d'étude :

— Type 1 : Forêt dont le sous-bois est resté intact, située à l'Est du terrain d'étude ; elle a été analysée par deux transects perpendiculaires (longueur totale 600 m) le long desquels nous avons disposé des paniers-collecteurs tous les 10 m, permettant d'obtenir des données quantitatives sur la production de fruits et de litière.

— Parcelle du type 2, de 10 ha ; elle caractérise la partie Nord de notre périmètre d'étude ; y prédominent : *Drypetes sepiaria* (comme dans toutes les forêts de cette zone) ainsi que *Adina cordifolia*.

— Parcelle du type 3, de 5 ha, représentant la partie Sud : on y trouve surtout *Holoptelea integrifolia* ainsi que des *Adina*. Une partie de forêt très dégradée, ayant été dégagée de son sous-bois depuis plusieurs dizaines d'années, se trouve au Sud-Ouest (voir fig. 7, 10 et 13).

La couronne des plus grands arbres ne se situe pas à plus de 20 à 25 m et se trouve fréquemment recouverte par des lianes des

TABLEAU I : CARACTERISTIQUES DES ESPECES VEGETALES CONSOMMEES PAR LES PRIMATES A POLONNARUWA

Liste des espèces (les numéros correspondent à ceux des échantillons déposés dans les herbiers de Peradeniya, de Washington et de Paris)	Densité par ha. Parcelle(2) de 10 ha.	Parcelle(3) de 5 ha.	Transect(1) de 0,5 ha. (jeunes arbres inclus)	Caractéristiques principales (type morphologique et biologique de la plante; caractéristiques des parties consommées)	Période de production des parties commestibles (concernant l'ensemble des individus d'une même espèce; le signe – indique les périodes de non production et de chute totale des feuilles dans le cas des arbres décidus; le signe ± montre les chutes de feuilles des arbres semi-décidus et sempervirents)	1969 M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	1970 J	F	Consommateurs Presbytis senex	Presbytis entellus	Macaca sinica
ALANGIACEAE																				
Alangium salvifolium (Wangerin) L.F. (672-695-790-796)	0	2	0	Arbre de taille moyenne Les fleurs assez grosses et peu nombreuses sont presque toutes consommées.	fleurs	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–		x	
					fruits	–	–	–+	+	+–	–	–	–	–	–	–	–		x	x
					repousses		+	+			+		+		+			x	x	
					feuilles	±	±	±	±	±	±	±	±	±	+	+	+	x	x	
ANACARDIACEAE																				
Lannea coromandilica (Houtt) Merr. (949)	0	0	2	Arbre rare, decidu- fruits huileux	fruits	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–		x	
					repousses						+–								x	
					feuilles	+	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+			
ANNONACEAE																				
Polyalthia sp. (918-943)	0	0,02	2	Petit arbre	fleurs	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–			
					fruits	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–			x
					repousses		+				+									
APOCYNACEAE																				
Carissa spinarum L. (652-936)	0	0	–	Arbuste epineux, latex blanc feuilles assez coriaces	fleurs	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–			
					fruits	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–			
					repousses		+		+		+									
					feuilles	±	±	±	±	±	±	±	+	+	+	+	+			x
CELASTRACEAE																				
Elaeodendron glaucum (Rottb.)Pers. (608-663-788)	17	0	2	Grand arbre assez commun fleurs petites, nombreuses, fruits de la taille d'une olive avec un gros noyau	fleurs	–	–+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	x	x	
					fruits	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	x	x	
					repousses	+	+	+	+	++	+		+					x	x	
					feuilles		±	±	±	±	±	±	+	±	±	+	±	x	x	
COMPOSITAE																				
Tridax procumbens L. (953)	–	–	0	Plante herbacée rudérale	fleurs	–	–	–	–	–	–	+								x
CUCURBITACEAE																				
Datura fastuosa L. (931)	–	–	0	Plante herbacée introduite	fleurs	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–			
					fruits	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–		x	
EBENACEAE																				
Diospyros montana Roxb. (690-952-955-1048)	04	1	2	Arbre (ébène) comportant une grande variabilité des cycles selon les individus	fleurs	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–		x	
					fruits	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	x	x	
					repousses						+		+						x	
					feuilles		+			±	±	±	+	+	+	+	+		x	x
Diospyros ovalifolia Wight (662-922-932-1061-1117)	0	0	(10)	Petit arbre à odeur très forte; fruits verts chez cette espèce, jaunes chez D. montana	fleurs		–				+									
					fruits		–						+	+	+				x	
					repousses		+				+									x
					feuilles	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	+			
EUPHORBIACEAE																				
Bridelia retusa L. Spreng (791-1070)	04	0	0	Grand arbre décidu, assez rare; nombreux petits fruits à chair pateuse	fruits	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–		x	x
					repousses					++					+			x	x	
					feuilles			±	±	±	+	+	+	+	+	+	+	x	x	
Drypetes sepiaria (Wight & Arn.) Pax & Hoffm. (601-602-815-939)	10,6	14	40 (128)	Arbre moyen dominant dans la forêt naturelle de cette zone. Dioïque. Fruits consommés surtout par P. entellus	fleurs	+	+	+–	–	–	–	–	–	–	–	–	–			
					fruits	–	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	x	x	x
					repousses	+		+		+	+		+		+			x	x	
					feuilles+	+	+	+	±	±	±	±	±	±	±	+	+	x	x	
GUTTIFERAE																				
Garcinia spicata (Wight & Arn.) Hook. (765)	1,9 1,9	0,2	0	Arbre moyen à feuilles coriaces; fruits assez gros renfermant du latex blanc comme le reste de la plante	fleurs	–	+	+–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	x		
					fruits	–	–	+	+	+	+		+		–	–	–	x		x
					repousses		+				+		+		+			x	x	
					feuilles		+	+	±	±	±	±	+	+	+					
LAURACEAE																				
Alseodaphne semicarpifolia Nees (681-812-814)	09	0,2	2	Arbre moyen- fruit à consistance grasse	fleurs	–	+	+–	–	–	–	–	–	–	–	–	–			
					fruits	–	–	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–		x	x
					repousses			+	+	+	+		+							

LEGUMINOSAE																			
Bauhinia racemosa Lam.	-	-	-	Arbre moyen, rare dans le site; nourriture occasionnelle	repousses							+		+				x	
Cassia fistula L. (964-803)	3,9	0,4	4(8)	Petit arbre à grandes grappes de fleurs jaunes	fleurs	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	x	
					fruits	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	x	
					repousses			+							+	+		x	x
					feuilles	+	±	±	+	+	+	+	+	±	±	±	+	x	
Cassia roxburghii D.C.	1,4	0,2	(6)	Petit arbre à feuilles composées plus petites que C.fistula et à fleurs roses	fleurs	-	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	x	x	
					fruits	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		x	
					repousses					+			+	+				x	
					feuilles	+	+	+	±	±	+	+	+	±	+	+	+	x	
Cassia occidentalia L. (1204)	-	-	0	Plante herbacée	feuilles													x	
Crotalaria pallida Giton (1208)	-	-	0	Plante herbacée	feuilles													x	
Indigofera subulata Valh ex Pois (1120)	-	-	0	Plante herbacée	feuilles													x	
Mimosa pudica L. (792)	-	-	0	Herbe ligneuse rampante, à epines, très commune sous les Tropiques	fleurs		+	+										x	x
					feuilles	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	x	x
Peltophorum pterocarpum (D.C.) Backer ex K. Heyne (795)	-	-	0	Grand arbre ornemental	repousses							+		+				x	
Tamarindus indica L. (693)	-	-	0	Grand arbre à port étalé; les fruits sont commestibles pour l'Homme	fleurs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	x	
					fruits	±	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	x	x
					repousses						+							x	
					feuilles	+	+	±	±	±	±	+	+	+	+	+	+	x	
LOGANIACEAE																			
Strychnos potatorum L. f. (651-684-807-1069)	2,8	0	2(26)	Arbre moyen; cycle variable selon les individus; fruits dont le goût est très fortement astringent	fleurs	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	x	x
					fruits	-	-	?	-	-	-	+	+	+	+	-	-	x	x
					repousses			+			+		++					x	x
					feuilles	±	±	+	±	±	±	±	+	+	+	+	-	x	x	x
MELIACEAE																			
Aglaia roxburghiana (Wight & Arn.) Miq (680-1080)	0,2	1,4	2(36)	Petit arbre; les boutons floraux sont présents trois mois avant l'anthèse	fleurs	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-		
					fruits	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-		x
					repousses				+		+								x
Chloroxylon swietenia D.C. (1153)	0,2	0	0	Grand arbre decidu, rare sur ce terrain d'étude où les Entelles mangent la gomme exudee par le tronc	feuilles	±	±	±	±	±	+	+	+	+	+	+	+		x	
Walsura piscidia Roxb. (607-609-685-808-858)	3,6	0	14(18)	Arbre moyen; nombreuses petites fleurs blanches, et fruits dont l'amande est très appreciee	fleurs	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		x	
					fruits	-	-	+	+	+	+	±	±	-	-	-	-	x	x	x
					repousses	+	+				+		+		+			x	x	
					feuilles	+	+	±	±	±	±	±	±	±	+	+	+	x	x	
MORACEAE																			
Ficus amplissima J.E. Sm. (691-797-799-1071-1110)	0,7	0,2	2	Figuier à petits fruits violet-noirs	fruits	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	x	x	x
					repousses										+			x	x	
					feuilles	+	+	+	+	+	±	±	±	±	±	+	+	x		
Ficus benghalensis L. var. 1 (676-927)	0,1	0	-	Type figuier étrangleur, variété à pilosité notable sur les feuilles et les fruits rouges	fruits	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	x	x	x
					feuilles	+	+	±	±	±	±	±	±	+	+	+	+	x		
- var. 2 (614-804)	0,1	0	-	Variete à fruits glabres, plus oranges	fruits	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
					feuilles	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	x		
Ficus mollis Vahl (604-646-977)	0	0	-	Figuier à pilosité très dense	fruits	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-			x
					repousses			+										x		
					feuilles	+	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Ficus racemosa L. (1041)	0,1	0,6	0	Figuier à très grosses figues en grappes sur des rameaux fructifères supérieurs	fruits						?		+	+	+			x		
					repousses													x		
					feuilles								+	+	+			x		
Ficus retusa L. (655-687)	0,2	0,6	2	Figuier à petits fruits jaunes	fruits	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-		x	x
					repousses		+				+									
					feuilles	+	+	+	+	+	±	±	+	+	+	+	+			
Ficus tinctoria Forst.f. ssp parasitica (816)	-	-	0	Figuier à petits fruits jaunes coriaces	fruits			+												
Streblus asper (Retz) Lour. (673)	-	-	0	Grand buisson à port étalé petits fruits juteux	fleurs		+	-	-	+									x	
					fruits		+	-	-	-	+								x	
					repousses		+		+		+			+					x	
MYRTACEAE																				
Eugenia bracteata (Willd) Roxb. (935-1062-1080)	0,1	0	2(4)	Arbre moyen, un seul individu sur le site archeologique	fruits	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	x		

Syzygium cumini (L.) Skeels (653-946)	0,2	0,2	2(6)	Arbre a port etale nombreuses petites fleurs blanches; les fruits sont violets	fleurs	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	x	x	
					fruits	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	x	x	
					repousses			+									x	x	
					feuilles		+	+	+	+	+	+	+	±	+	±	±	x	x	
RHAMNACEAE																				
Ventilago maderaspatana Gaertn (1113-1126)	-	-	-	Liane; nourriture occasionnelle probable	fruits				+	+	-	-	+							
					feuilles			+	±	+	+	±	±	+	±	+				
RUBIACEAE																				
Adina cordifolia (Roxb.) Grandis (603-679-854-919-1119)	10,3	10,8	2	Très grand arbre plus ou moins decidu; très commun sur le site archéologique	fleurs	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	x		
					fruits	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	+	+	x	x	
					repousses		+	+		+	+		+					x	x	
					feuilles	±	+	±	±	±	±	±	±	±	±	±	+	x	x	
Canthium sp. (1124)	0	0	-	Buisson épineux	fruits										+					x
Coffea wightiana (Wight & Arn.933-1064)	0	0	-	Arbuste du sous-bois, probablement consommé																
Ixora arborea Roxb. ex Sm. (683-648-811-1111)	1,1	0,6	8(34)	Petit arbre a feuilles vert-fonce, coriaces	fleurs	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
					fruits	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-			
					repousses		+		+	+			+		+				x	
					feuilles	+	+	±	±	±	+	±	±	+	±	+	+			
Randia dumetorum Lam. (674)	0	0	-	Petit arbre dans la forêt	feuilles						+									x
RUTACEAE																				
Atalantia (?)sp. (1205)	0	0	(6)	Arbre moyen; un seul arbre sur le site et des jeunes dans la forêt																
Glycosmis pentaphylla (Retz.) Corr. (647-660-805-1031-1207)	0	0	-	Arbuste tres commun dans la forêt; fleurs blanches odoriferantes	fruits			+					+							
					repousses		+				+							x	x	
					feuilles	±	±	±	±	±	±	±	±	+	±	+	+			
SAPINDACEAE																				
Glenniea unijuga (Thw.) Radlk (810-1045-1046)	2,2	0,2	4(14)	Arbre moyen a cycles très variables selon les individus;les repousses sont rouges	fleurs	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	x	x	
					fruits	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-		x	x
					repousses			+	+	+	+							x	x	
Lepisanthes tetraphylla (Vahl.) Roxb. (692-789-809)	0,9	0,2	6(14)	Arbre moyen;ressemble à Glenniea, mais les repousses sont vert-clair et les inflorescences non terminales	fleurs	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
					fruits	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-		x	
					repousses			+	+	+	+							x	x	
Sapindus emarginatus Vahl. (649-666-798)	1,4	0,4	2(4)	Petit arbre decidu; les fruits ont une odeur très forte	fleurs	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-				
					fruits	-	-	+	+	±	±	-	-	-	-	-	-		x	
					repousses		+	+		+	+		+					x	x	
					feuilles	±	±	±	-	±	±	±	+	+	+	+	+			

Schleichera oleosa (Lour.)Oken (606-653-654-661-678-	2,0	1,0	2(4)	Très grand arbre dioïque Quelques individus ont fleuri apres les autres fruits à pulpe acidulee	fleurs	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	x	x	x
					fruits	-	-	+	+	+			+					x	x	x
					repousses	+	+	+	+		+		+		+			x	x	x
SAPOTACEAE																				
Madhuca longifolia (L.) J.F. Macbr. (1049-1050)				Très grand arbre rare; nourriture occasionnelle pour les Entelles	fruits							+	+						x	
Manilkara hexandra (Roxb.)Dubard (682-1044)	0,7	0,2	6(8)	Grand arbre donnant des fruits recherches par tous les Mammifères (les fleurs auraient avorté en 1969)	fleurs		+	-	-	-	-	-	+		+			x	x	
					fruits	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			x	x	x
					repousses		+						+		++			x	x	
					feuilles	±	±	±	±	±	+	±	±	+	±	+	+			
SOLANACEAE																				
Solanum sp.	-	-	-	Plante herbacee	fleurs		+													x
STERCULIACEAE																				
Sterculia foetida L. (615-692-857)	0,1	0	-	Tres grand arbre, dioïque dont les fleurs ont une odeur nauséabonde?? L'ecorce de ses gros fruits remarquables est consommée par les Entelles	fleurs	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-				x	
					fruits	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+				x	
					repousses				+	+	+		+					x	x	
					feuilles	±	±	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+			
TILIACEAE																				
Grewia polygama (Roxb.) (611- 616-950)	1,8	2,8	24(42)	Arbre moyen, decidu, commun fleurs jaunes et oranges; fruits constitué surtout de 2 grosses graines dures	fleurs	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	x	x	
					fruits	+	+	-	-	-	-		+	+	+	+	+	x	x	x
					repousses					+	+		+		+			x	x	x
					feuilles	±	+	±	±	-	+	±	±	±	±	+	+	x		
ULMACEAE																				
Holoptelea integrifolia (Roxb.) Planck (916-923)	0,4	8,4	-	Très grand arbre decidu Graines ailées (comme l'Orme) très remarquables	fleurs				+	+	-	-	-	-	-	-	-		x	
					fruits		+	?	+	+	+	+	-	-	-	-	-	x	x	x
					repousses					+	+		+		+				x	
					feuilles		±	±	-	±	±	+-	+	±	+	+	±	x	x	
VERBENACEAE																				
Premna tomentosa Willd (645-917-929)	0,3	0	22	Petit arbre, souvent avec plusieurs tronc dès la base decidu pendant 2 mois environ	fleurs	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	x	x	x
					fruits	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-		x	x
					repousses					+	+									x
					feuilles	+	+	±	-	-	+	+	+	+	+	+	+		x	
Vitex pinnata L. (650)	5,6	3,2	2(6)	Grand arbre abondant; ne semble pas être beaucoup consomme par aucune des espèces de Primates	fleurs	-	-	-+	+	+	+	-	-	+	+	-	-			
					fruits	±	-	-	-	-			+	+	+		-	x	x	x
					repousses				+	+	+									
					feuilles	±	±	±	+	+	+	±	±	±	+	+	+	x	x	

genres *Ventilago* et *Tylophora*, dans les parties où le sous-bois est resté intact. Cette formation végétale se classe dans la série à *Chloroxylon-Berrya-Vitex-Schleichera*, définie par Gaussen *et al.* (1965) avec toutefois les particularités d'une « forêt alluviale » dûes à la proximité du lac artificiel.

Le sous-bois, relativement dense mais de pénétration facile, est formé de petits arbres et arbustes des genres *Glycosmis*, *Polyalthia*, *Mallotus*, *Canthium*, etc., de quelques plantes lianescentes, ainsi que de quelques plantes herbacées, Graminées et Cypéracées.

Dans les parties dégagées du site archéologique, la strate herbacée qui s'étend sous les grands arbres est fréquemment utilisée par le bétail d'une ferme voisine. C'est le « terrain de chasse » des Macaques qui y recherchent divers Invertébrés et utilisent aussi plusieurs espèces de Graminées et autres plantes herbacées. Notons également la présence au sol d'une espèce très appréciée du *Presbytis entellus* : la Sensitive *(Mimosa pudica)*, petite Légumineuse rampante à tige ligneuse et bardée d'épines.

Nous présentons dans le tableau I la liste des espèces végétales de Polonnaruwa, utilisées par les Primates (1), ce qui représente la presque totalité des végétaux arborescents inventoriés. La densité de ces espèces par hectare est indiquée en tenant compte de l'hétérogénéité du terrain : Pour les transects d'étude effectués dans les parties intactes de la forêt, nous avons donné les moyennes de chacun d'eux ; pour les surfaces où le sous-bois a été dégagé, nous nous référons aux deux parcelles (2 et 3) étudiées et qui présentaient une différence de composition floristique bien nette. Les cycles de production mentionnés sont ceux de notre période d'étude (1969-1970). Ils sont en corrélation évidente avec les cycles climatiques, mais il faut se souvenir que l'amplitude des variations annuelles de ces derniers est grande.

Le régime des pluies, exprimé en moyennes mensuelles sur dix ans, est présenté sur la figure 2. Il existe à Polonnaruwa une saison sèche bien nette au cours de laquelle l'ensoleillement est à son maximum. L'année 1969 a été marquée par une sécheresse relative dès le mois de février, se traduisant par un « clocher » dans le graphique ombrothermique, très comparable à celle des régions plus arides comme Wilpattu (cf. Mueller-Dombois, 1968). Les fortes précipitations de juillet-août, qui viennent ensuite, ont modifié l'aspect de la saison sèche et cela a retenti sur la phénologie des espèces étudiées. Plusieurs repousses de feuillage ont eu lieu à la suite de ces pluies : ces repousses ayant une grande importance dans l'alimentation des deux espèces de *Presbytis*, nous

(1) Les numéros indiqués dans le tableau sont ceux des échantillons de A. Hladik déposés dans les herbiers de Peradeniya (Ceylan), de Washington (Smithsonian Institution), et de Paris (Muséum National d'Histoire Naturelle).

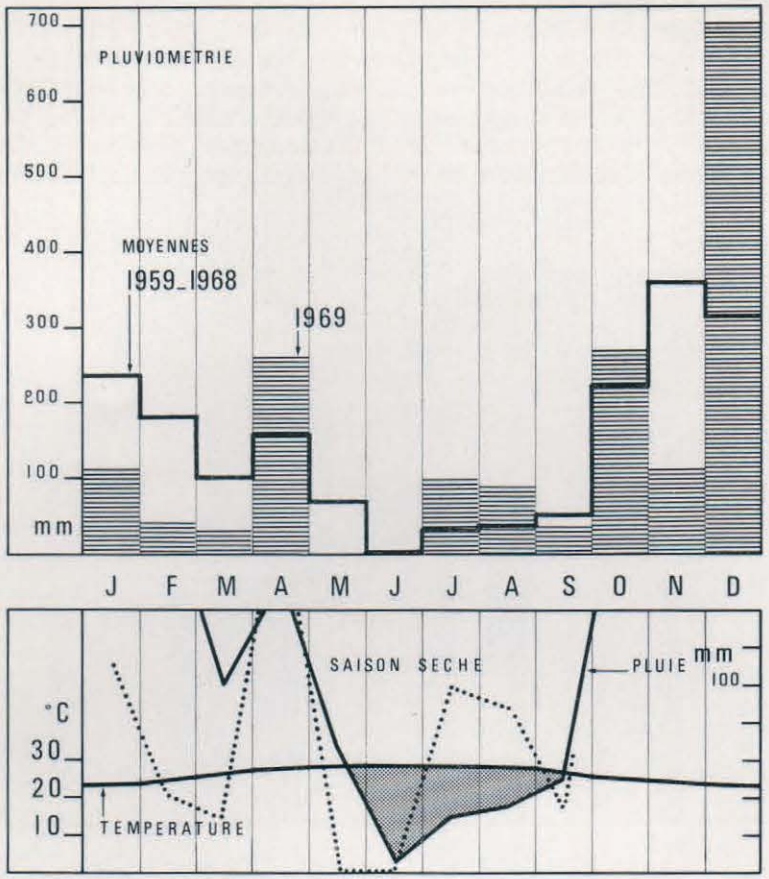


Figure 2. — Données climatiques concernant le site de Polonnaruwa.
Les pluviométries mensuelles pour l'année 1969 sont comparées aux moyennes calculées sur 10 ans (de 1959 à 1968), d'après les relevés de la Ferme Expérimentale de Riziculture de Polonnaruwa.

A partir de ces données, nous reproduisons le graphique ombrothermique d'après Gaussen (1965), sur lequel les surfaces délimitées par la courbe des pluviométries moyennes et situées au-dessous de la courbe des moyennes mensuelles des températures déterminent les mois de la « saison sèche ».

Nous pouvons caractériser notre période d'étude (1969) comme une année moyenne en ce qui concerne la pluviosité globale. Mais si l'on reporte sur le graphique ombrothermique la courbe des précipitations mensuelles de 1969 (en pointillés), on remarque une sécheresse relative dès le mois de février, compensée par la remontée de juillet-août. Les violents orages de cette dernière période ont amené certains changements dans la phénologie des espèces arborescentes : repousse du feuillage et seconde ou troisième floraison, notamment pour *Adina cordifolia* (voir Tableau I).

devons considérer la production, pendant la période étudiée, comme proche d'un maximum.

La figure 3 montre le nombre d'espèces produisant des éléments consommables (fruits, fleurs et repousses de feuilles) au cours de l'année 1969. La saisonnalité est nette : le maximum de floraison se situe en saison sèche. Les particularités de l'année que nous venons de mentionner se traduisent par plusieurs périodes de repousses des feuilles, ce qui n'est pas un phénomène exceptionnel.

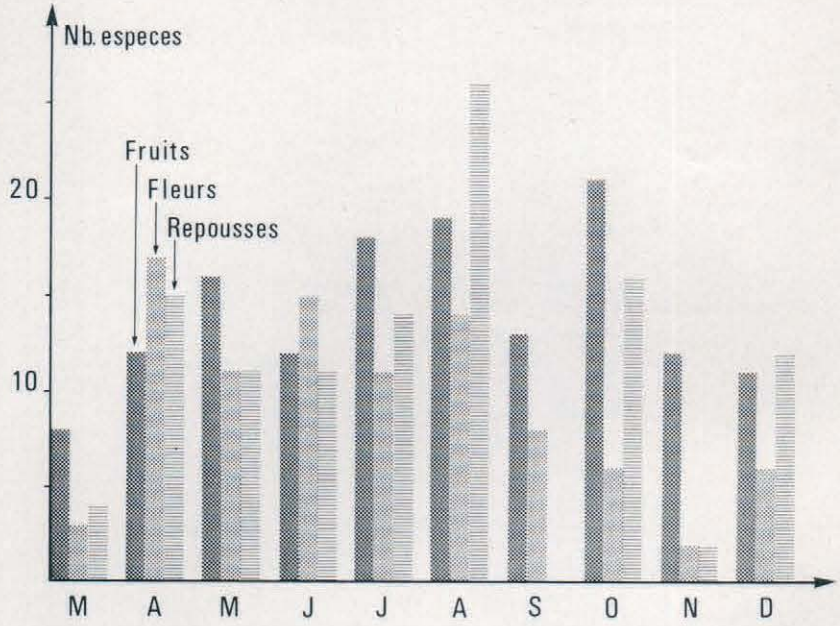


Figure 3. — Phénologie de l'ensemble des espèces mentionnées au tableau I, en 1969, à Polonnaruwa. Le nombre d'espèces en cours de production des diverses parties consommables (fruits, fleurs et repousses de feuilles), est figuré par la hauteur de la colonne correspondante. Le tracé général du graphique est fonction de la pluviométrie (cf. figure 2).

La comparaison avec la phénologie des espèces de Ceylan regroupées par Koelmeyer (1960) est difficile à établir, cet auteur ayant mélangé les résultats de plusieurs années d'observations faites en différentes stations. Comme c'était déjà le cas pour les végétaux utilisés par les Primates de Barro-Colorado (Hladik et Hladik, 1969), nous constatons que certaines espèces ont des périodes de production très prolongées, (parfois dûe à l'irrégularité des cycles individuels), ou bien, comme pour les *Ficus*, présentent plusieurs périodes de production par an, ce qui a pour effet d'étaler la période de disponibilité des aliments.

Données quantitatives sur la production de matière alimentaire par les espèces végétales de Polonnaruwa.

Dans notre étude sur l'alimentation des Primates de Barro-Colorado, à laquelle nous venons de faire allusion, nous avions tenté une estimation des disponibilités alimentaires en utilisant diverses méthodes adaptées aux différentes espèces.

A Ceylan, et, en particulier à Polonnaruwa, nous avons fait de même ; mais les conditions d'observation plus favorables et surtout une meilleure connaissance du terrain leur donnent un intérêt accru, car elles permettent de faire un inventaire presque complet des disponibilités alimentaires. En voici les principaux résultats.

Production annuelle de pulpe du fruit de *Drypetes sepiaria*.

Cet arbre dioïque est dominant par sa densité dans la zone de végétation étudiée (notons qu'il est devenu rare sur la parcelle n° 3). Les arbres femelles (en proportion de 2 femelles pour 3 mâles) produisent durant quatre mois des fruits rouges comestibles, tant pour les Primates que pour l'Homme. Un fruit pèse 0,57 g en moyenne (n = 350), en poids frais, avec environ 0,48 g de pulpe autour du noyau.

Les premiers comptages ont été effectués en début de période de production. Nous avons défini une unité adaptée (ensemble d'une grosse branche et de ses rameaux), permettant de décomposer l'arbre, dont tous les fruits ont été dénombrés, soit dans un exemple : 54 unités de 977 fruits. Ainsi, l'arbre mesuré dont la couronne couvrait 40 m², portait environ 53 000 fruits représentant un peu plus de 25 kg de pulpe fraîche (0,6 kg de pulpe par m² de couverture).

La production d'un autre arbre de 25 m² de couronne, estimée de la même manière, était de 41 000 fruits, soit 0,7 kg de pulpe fraîche par m².

Au cours d'une seconde estimation de la production de ce même arbre, par comptage, au sol, dans un quadrat de 1 m² représentatif de la surface couverte par la couronne, nous avons dénombré en fin de période de fructification : 1 407 fruits secs de l'année 1969 (et, en plus, 600 restes de fruits qui semblaient dater de l'année 1968 ou correspondaient à des fruits plus ou moins avortés). Cela équivaut à un total de 35 000 fruits pour les 25 m² de couverture. Les graines de 6 000 fruits auraient donc été dispersées, la plupart d'entre elles par les Entelles.

Production des *Ficus* sauvages.

La production des différentes espèces de *Ficus* s'est étalée sur toute l'année 1969. Presque tous les individus fructifient au moins deux fois par an.

Production annuelle des fruis de *Ficus amplissima*.

C'est un des *Ficus* les plus communs, avec des fruits violet-noirs de petite taille, pesant en moyenne (n = 40) 0,6 g (poids frais). Le comptage a été effectué sur un arbre situé sur notre transect d'étude. Nous avons récolté 630 fruits dans l'un des paniers collecteurs, de 0,90 m² de surface, qui jalonnait le transect, pendant le mois de production. D'après la surface calculée (260 m²), l'arbre a produit un total de 180 000 figues (108 kg de

poids frais), soit, en admettant que les deux productions annuelles sont approximativement égales : 0,8 kg par m² de couverture et par an.

Production des fruits de *Ficus benghalensis*.

Cette espèce, appelée communément banian, produit de grosses figues rouges qui pèsent 6,0 g en moyenne (n = 16), avec 2,5 g de jus et de chair comestible à la manière dont les mangent les Macaques.

L'estimation de la production a été faite par comptage des fruits compris dans une unité de branchages définie comme dans le cas de *Drypetes*. Nous avons dénombré 40 unités de 1 270 figues, soit 100 000 figues pour un arbre de 600 m² de couverture. Dans ce cas, chaque production correspond à 1,0 kg de fruits entiers par m² et la production annuelle estimée serait de 2,0 kg par m². Pour les Macaques, la production effective de matière alimentaire est réduite puisqu'ils recrachent les graines et une partie de la pulpe de ces figues ; elle serait égale à 0,8 kg par m² de couverture.

Production des fruits de *Ficus racemosa*.

Ce *Ficus* donne les plus gros fruits, mais il est assez rare. Une figue pèse en moyenne (n = 91) 13,0 g. Les fruits s'attachent, non point à l'aisselle des feuilles comme les autres espèces, mais sur des rameaux fructifères portés par les branches et par le tronc. Leur production a été évaluée en comptant les fruits sur ces rameaux (35 000 figues pour un arbre de 175 m² de couverture). Elle correspond à 2,6 kg par m², ce qui, sans doute, est proche du total annuel, le cycle de production n'ayant pas été parfaitement défini.

Production des fruits de *Ficus retusa*.

Ce sont de petites figues jaunes. La production du même arbre a été calculée au moment des deux périodes de production, par la méthode d'estimation des unités de branchage, soit :

1) en avril, 300 000 figues (1 200 unités de 258 figues),
2) en octobre, 320 000 figues (184 unités de 1 733 figues).

En avril, les figues étaient plus grosses qu'en octobre : 0,39 g (n = 146) contre 0,22 g (n = 38) ; la première production est de 120 kg, la deuxième production est de 70 kg. Pendant l'année 1969, l'arbre a donc produit 1,25 kg de figues par m² de couverture.

Production des fruits de *Schleichera oleosa*.

Ce grand arbre a l'allure d'un chêne ; les repousses rouges de ses feuilles, ainsi que ses inflorescences sont abondamment consommées par les Primates ; mais surtout, la pulpe du fruit des arbres femelles, très juteuse et d'un agréable goût acidulé, constitue un aliment des plus importants au milieu de la saison sèche.

L'estimation de la production a été faite par comptage au sol, en fin de période de production, des coques des fruits (1) sur 3 m² de quadrats

(1) Il s'agit souvent de demi-coques franchement cassées ; lorsque les morceaux étaient plus fins, nous nous sommes efforcés de reconstituer fruit par fruit

répartis sous la couronne d'un arbre de 200 m² de couverture. Nous obtenons en moyenne 160 fruits par m², ce qui correspond à une production totale de 0,50 kg (3,4 g par fruit dont 1,35 g de pulpe comestible).

L'écorce du fruit est toujours rejetée : les Primates consomment soit la pulpe et l'amande quand le fruit est jeune, soit la pulpe seule du fruit mature. Cela donne une disponibilité effective correspondant à 0,3 kg par m² de couverture dans le premier cas, et dans le second cas, à 0,2 kg par m² et par an de production de pulpe comestible.

Production des repousses de feuilles de *Walsura piscidia*.

Cet arbre a une densité assez importante sur le site archéologique ainsi qu'en forêt. Ses fruits, petits, sont consommés comme ses repousses, fort appréciées des Entelles. De même que pour beaucoup d'autres espèces, nous avons noté sur les douze mois d'étude quatre périodes importantes de repousse du feuillage dont nous avons voulu estimer la production.

Nous l'avons calculée sur un arbre de 120 m² de couverture, lors des premières grandes pluies d'octobre : 70 unités de volume de feuillage ont été dénombrées, comptant 327 jeunes feuilles ou apex qui correspondent, en poids moyen (0,3 g), aux bouchées que prélèvent les Entelles. En octobre, la production était donc de 0,07 kg par m² de couverture. En supposant que les trois périodes de l'année sont aussi productives, la production annuelle serait de 0,3 kg par m² de couverture.

Production de fleurs de *Adina cordifolia*.

Les inflorescences de ce grand arbre, très abondant à Polonnaruwa, jouent un rôle important dans l'alimentation de *Presbytis senex*. Au cours de l'année 1969, il y a eu trois périodes de floraison et les calculs de production ont été effectués lors de la seconde floraison. La production d'un arbre de 300 m² de couverture a été calculée par la méthode d'estimation des unités de branchages : 414 unités de 237 inflorescences capitées, pesant au total 28 kg. Les deux autres périodes de floraison amènent une production comparable, soit, approximativement, une production annuelle de 0,3 kg par m² de couverture. Ce chiffre, élevé pour une production de fleurs, s'explique par la forme de l'inflorescence de l'*Adina* (fig. 4-A) comprenant un gros réceptacle charnu où s'insèrent les fleurs.

Production en feuilles de *Adina cordifolia*.

Tous les résultats précédents correspondent à des calculs directs sur des arbres choisis représentatifs des populations. Nous avons utilisé une autre méthode d'estimation pour les feuilles matures en mesurant les chutes continues de la matière végétale qui forme la litière. Des paniers collecteurs de 1 m² de surface ont été disposés le long des transects d'étude. Après séchage, chaque collection a été triée et les feuilles pesées séparément, espèce par espèce. D'après les résultats obtenus sous la canopée des *Adina* (compte tenu de la dispersion des feuilles), le poids sec produit par m² de couverture est de 0,63 kg, ce qui correspond à 2,2 kg en poids frais.

Nous avons regroupé dans le tableau II tous les résultats des estimations ci-dessus, exprimées en poids frais de matière alimentaire consommable par m² de couverture. Ce mode d'expression

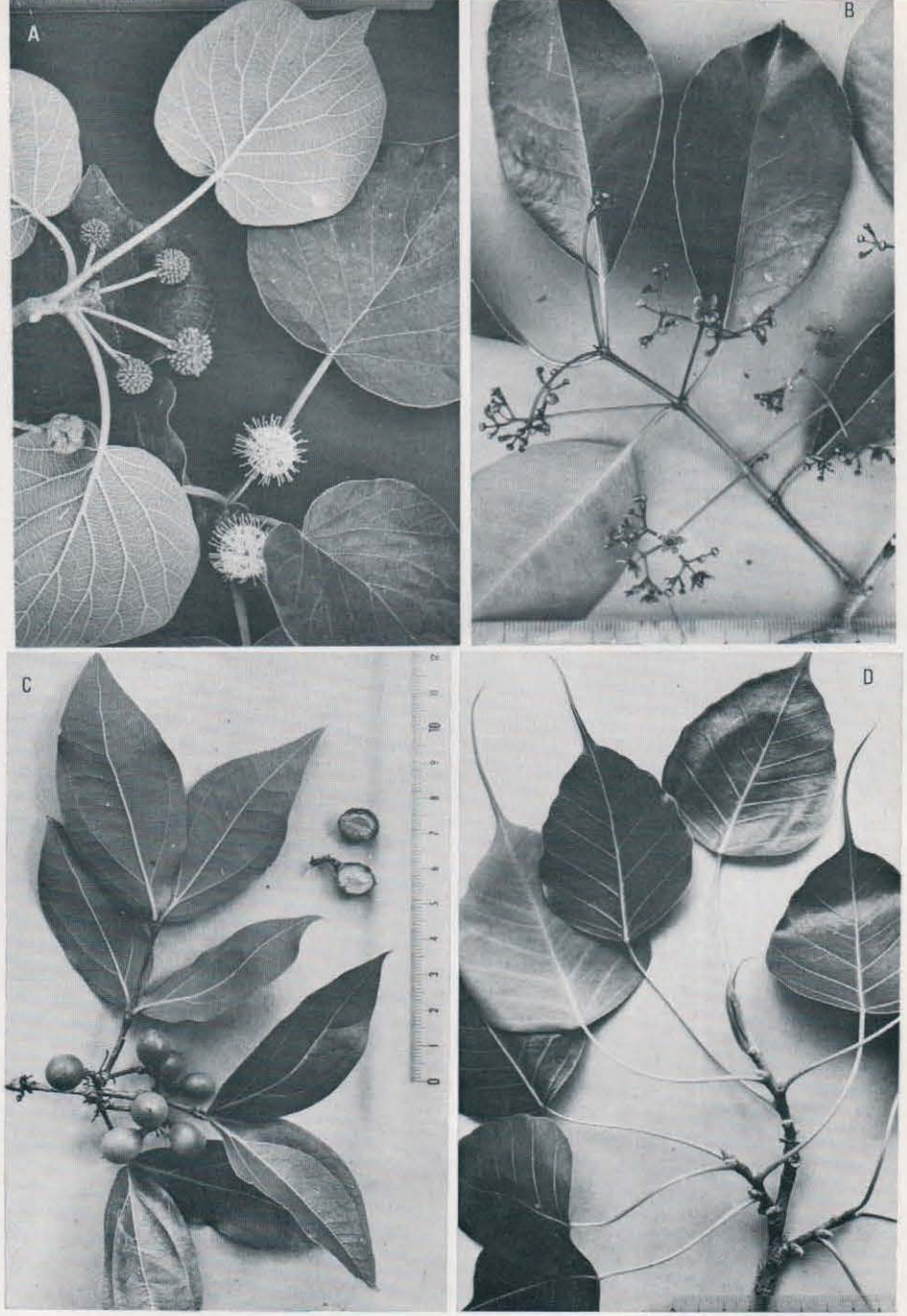


Figure 4. — Exemples d'échantillons alimentaires recueillis à Polonnaruwa :
A - *Adina cordifolia* : les feuilles, les boutons floraux et les fleurs de ce grand arbre constituent une importante fraction de l'alimentation du *Presbytis senex*. On distingue, à gauche, un fruit de la dernière période de production.
B - *Elaeodendron glaucum* : les feuilles et les fleurs sont utilisées par le *Presbytis entellus* et occasionnellement par *P. senex*.
C - *Strychnos potatorum* : fruits à saveur très astringente abondamment consommés par *P. entellus* ; la feuille est également mangée par le Macaque.
D - *Ficus religiosa* : repousses jeunes très appréciées des Entelles ; on remarque les fruits qui commencent à se développer par paires, à l'aisselle des feuilles.

est utilisé pour le calcul des disponibilités alimentaires à partir de la photographie aérienne sur laquelle nous avons mesuré les surfaces des couronnes des espèces les plus importantes.

TABLEAU II

Production comparée de quelques espèces végétales à Polonnaruwa.

Espèces	Production par mètre carré de couverture et par an	Production moyenne par hectare et par an en fonction de la répartition des espèces dans les parcelles étudiées		
		1 (forêt)	2	3
Drypetes sepiaria	0,6 kg de pulpe de fruit	320 kg	80 kg	11 kg
	1,5 kg de feuilles	800 kg	—	—
Ficus amplissima	0,8 kg de figues	330 kg	150 kg	40 kg
Ficus benghalensis ...	2,0 kg de figues	—	120 kg	—
Ficus racemosa ..	2,6 kg de figues	—	—	270 kg
Ficus retusa	1,25 kg de figues	380 kg	38 kg	114 kg
Schleichera oleosa	0,5 kg de pulpe de fruit (0,2 kg de disponibilité lorsque les fruits sont immatures)	200 kg (80 kg)	200 kg (80 kg)	100 kg (40 kg)
Walsura piscidia .	0,3 kg de repousses de feuilles	225 kg	140 kg	—
Adina cordifolia .	0,3 kg de fleurs	180 kg	930 kg	980 kg
	2,2 kg de feuilles	1 300 kg	6 800 kg	7 100 kg
Grewia polygama	feuilles	1 300 kg	—	—

Dans ce même tableau, la production par hectare, compte tenu de la densité de ces arbres, est exprimée d'après les moyennes du tableau I pour les parcelles 2 et 3, et, pour la forêt intacte, calculée d'après la surface de la couronne mesurée par projection au sol sur un relevé complet de 1 000 m².

Pour *Drypetes sepiaria* et *Grewia polygama*, présents en grand nombre le long de notre transect d'étude, la production en feuilles a pu être calculée plus précisément par triage et pesée de la litière collectée, ainsi que nous le définissons ci-dessus pour *Adina cordifolia*. D'après la teneur en eau d'échantillons collectés, nous avons pu passer du poids sec de la litière au poids frais en aliments.

D'autre part, d'après le rapport du poids des feuilles matures au poids des repousses, nous obtenons deux données importantes complétant le tableau II : les disponibilités alimentaires offertes annuellement par les repousses de *Drypetes* (260 kg/ha) et de *Grewia* (750 kg/ha). Il est évident que ce type de « disponibilités » ne peut être utilisé que très partiellement par les Mammifères.

Sur la figure 5, nous mettons en évidence les variations saisonnières dans la production de litière, en fonction de la pluviométrie, calculée sur des périodes correspondant à celles de nos opérations de collecte de litière. Avec un certain décalage dans le temps (délai entre la période de disponibilité et celle de la chute), cette courbe exprime quantitativement la variation saisonnière des disponibilités alimentaires, en relation avec le caractère saisonnier des pluies.

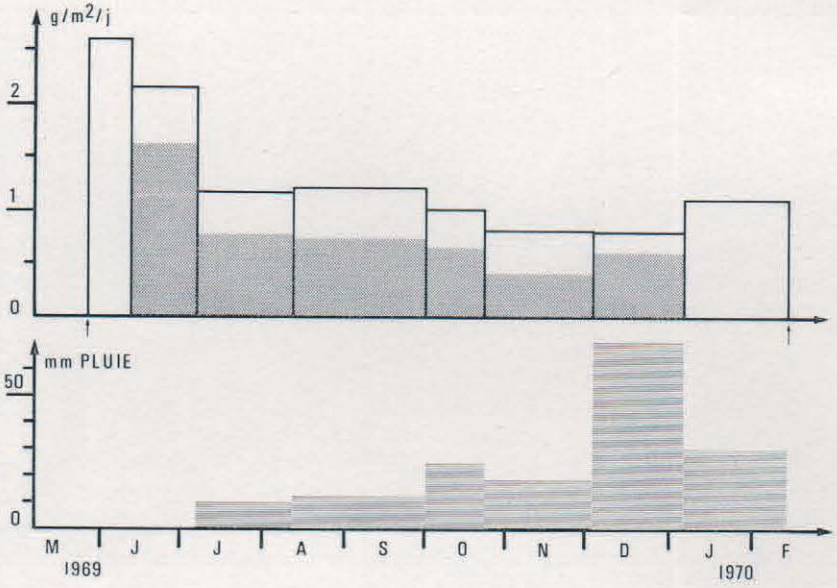


Figure 5. — Production de litière à Polonnaruwa. La production en feuilles (parties en grisé sur le graphique du haut) est mise en évidence pour les collections dont nous avons pu effectuer le tri complet, espèce par espèce. Les moyennes totales de production, exprimées en gramme par m² et par jour (poids sec) ont été établies par périodes de longueur variable, selon les récoltes des panniers-collecteurs de 1 m², placés tous les 10 m le long d'un transect de 600 m. Moyenne annuelle : 4,56 tonnes par hectatre (poids sec).
Nous avons exprimé l'importance des précipitations sur les périodes correspondant à celles des collections de litière (graphique du bas ; même référence que figure 2). Les chutes les plus importantes ont lieu en début de saison sèche.

La production globale de litière de la forêt de Polonnaruwa (4,56 tonnes par hectare et par an, en poids sec) est relativement faible pour une région tropicale, si l'on se réfère aux données de

Bray et Gorham (1964) : 7,2 et 5,5 tonnes par hectare et par an, dans deux forêts à Diptérocarpacées en Malaisie ; 10,2 dans une forêt dense sempervirente de Colombie. En Côte-d'Ivoire, F. Bernhard (1970) a obtenu des productions de litière variant entre 7,2 et 13,4 tonnes par hectare et par an, selon l'année et l'emplacement choisi, Dans les régions tempérées, les chiffres sont moins élevés : par exemple, dans une forêt de Chênes verts *(Quercus ilex)* : 3,9 tonnes par hectare et par an (Rapp, 1969).

Comparaison avec une forêt dense sèche semi-décidue située a la limite de la zone aride : la réserve de Wilpattu.

L'intérêt de Wilpattu réside essentiellement dans le fait que les populations animales y sont apparemment en équilibre avec leurs prédateurs et que l'on y trouve les mêmes espèces de Primates qu'à Polonnaruwa.

La description du biotope a déjà été esquissée dans une étude générale des Mammifères de Wilpattu (Hladik et Dubost, 1971), à laquelle on peut se référer. La végétation, relativement basse avec quelques grands arbres comme le Palou *(Manilkara hexandra)* et un sous-bois fermé riche en buissons épineux, est interrompue autour des points d'eau par une forêt plus haute, assez comparable à celle de Polonnaruwa.

Cette formation se classe dans la série à *Manilkara-Chloroxylon* définie par Gaussen *et al.* 1965 ; la carte détaillée de Wilpattu établie par Mueller-Dombois (1969) permet de préciser la répartition des formations locales que nous mentionnons.

Nous avons établi un transect d'étude de 1 000 m de longueur englobant toutes ces formations, pour obtenir des données comparatives sur la production des forêts de Ceylan. Nous indiquons, ci-dessous, la liste des principales espèces observées dont la plupart sont, comme à Polonnaruwa, consommées par les Singes :

Forêt saisonnière aride (production annuelle de litière : 3 t (1) par hectare).	Anneau de végétation autour des étangs temporaires ou permanents (production annuelle de litière : 5 t (1) par hectare).
Manilkara hexandra	*Terminalia arjuna*
Chloroxylon swietenia	*Diospyros malabarensis*
Drypetes sepiaria	*Schleichera oleosa*
Sapindus emarginatus	*Syzygium cumini*
Mischodon zeylanicus	*Pleiospermum alatum*
Maba buxifolia	*Diospyros ovalifolia*
Memecylon umbellatum	*Ventilago maderaspatana*
Randia dumetorum	

(1) En première approximation des résultats obtenus, poids sec.

Le climat de Wilpattu se caractérise par une saison sèche de six mois qui commence dès le mois de février (cf. Mueller-Dombois, 1968), coupée par les pluies de convection de mars-avril ; il est semblable à celui de Polonnaruwa lors des années les plus sèches.

Données comparatives sur les forêts sempervirentes de la zone humide de Ceylan.

Des observations de terrain ont été menées, à intervalles réguliers, dans deux types de forêt très différents de ce que nous venons de décrire : une forêt de montagne et une forêt dense humide de basse altitude. Mis à part le *Presbytis entellus* qui peuple exclusivement la zone sèche, chacune des espèces de Primates y est représentée par une forme propre aux diverses parties de cette zone humide.

* *Horton Plains* : A plus de 2 000 m d'altitude, la forêt se situe sur un plateau au relief vallonné. Formée de petits arbres (moins de 10 m), très serrés avec des émergents à 15 m, elle s'étend par taches très compactes séparées par de grandes prairies : les « Patanas ». L'origine de ces étendues herbeuses entrecoupant les blocs de forêt est encore discutée, mais, sur les parties humides, il semble bien que la forêt n'ait jamais pu s'établir (Blasco, comm. pers.). Les arbres sont fréquemment dans la brume ou dans les nuages. L'humidité, presque toujours à saturation, favorise le développement de nombreuses épiphytes. Cette formation végétale appartient à la série à *Syzygium-Gordonia-Michelia-Elaeocarpus* de Gaussen *et al.* (1965).

Notre étude floristique a porté sur un transect de 700 m de long dans la forêt dont voici la liste des principales espèces arborescentes, presque toutes consommées par *Presbytis senex* :

Calophyllum walkeri	*Glochidion pycnocarpum*
Syzygium rotundifolium	*Meliosma symplicifolia*
Syzygium revolutum	*Symplocos spp.*
Neolitsea fuscata	*Michelia nilagirica*
Cinnamomum ovalifolia	*Rhododendron ceylanica*
Photinia notoniana	*Ilex walkeri*

Le sous-bois est composé de bambous du genre *Indocalamus* ou de diverses espèces de *Strobilanthes*.

Les moyennes trouvées pour la production de litière sont légèrement supérieures à celle de Polonnaruwa (5 tonnes par hectare et par an de matière sèche), malgré une température ne dépassant pas 20° C.

* *Forêt de la Sinharadja* : Cette grande réserve forestière est un très beau reste de la forêt sempervirente qui couvrait le Sud-Ouest de Ceylan avant l'introduction de la riziculture et la

création des plantations d'Hévéas. Située à environ 700 m d'altitude sur un relief accidenté qui lui vaut de ne pas avoir été exploitée, elle est sur certains points comparable à la forêt de Barro-Colorado (Panama) avec laquelle nous pourrons la comparer en ce qui concerne l'action des Primates.

Comme toute forêt sempervirente, elle est complexe (très grand nombre d'espèces végétales irrégulièrement dispersées) et c'est la formation végétale la moins connue dans son ensemble : série à *Doona-Dipterocarpus-Mesua* de Gaussen *et al.* Les espèces les plus communément observées sont :

Dipterocarpus spp.	*Semecarpus spp.*
Doona spp.	*Mesua ferrea*
Vitex pinnata	*Cyathocalyx zeylanicus*
Cullenia ceylanica	*Garcinia spp.*

Il faudrait leur ajouter une longue liste d'espèces dont certaines restent encore indéterminées.

La production de litière calculée le long d'un transect d'étude de 700 m est au minimum de 6,4 tonnes de matière sèche par hectare et par an.

Observations concernant les primates des différentes stations et leur alimentation.

Les habitudes alimentaires de chaque espèce ont été étudiées avec des méthodes très comparables à celles que nous avons employées au cours de notre précédent travail concernant les Singes de Panama. Il s'agit essentiellement de maintenir un contact visuel permanent avec le groupe, et, si possible, avec le même individu (en nous relayant, si nécessaire), pendant une journée complète. Tout ce qu'il mange est quantifié : cela est simple lorsqu'il s'agit de fruits ou de feuilles bien individualisés, que l'on compte et dont le poids moyen est ensuite calculé sur une série d'échantillons. Lorsque l'animal se nourrit sur des repousses ou des inflorescences formées de très petits éléments, il devient nécessaire de faire une estimation moyenne du poids de chaque bouchée sur l'échantillon récolté. Le nombre total de « bouchées » a été calculé, pour les périodes d'alimentation les plus longues, d'après la moyenne par minute, les observations étant enregistrées sur magnétophone lorsque les rythmes étaient trop rapides pour permettre en même temps de prendre des notes et d'observer les animaux à la jumelle.

Tous les échantillons alimentaires ont été récoltés à l'état frais et fixés immédiatement (par l'alcool bouillant ou par séchage à 70° C) en vue d'une analyse des principaux constituants. Les analyses sont en cours au Laboratoire d'Analyse et d'Essai des Aliments (I.N.R.A.). Les résultats en seront publiés ultérieurement

Certains problèmes se posent d'emblée au point de vue des adaptations nutritionnelles des Primates, notamment à propos de *Strychnos potatorum* (Fig. 4-C) très apprécié de l'Entelle (la feuille est également consommée par le Macaque). Les analyses pourront donner des informations précises quant à la tolérance des Primates aux alcaloïdes que cet aliment est susceptible de renfermer. De même, les diverses parties de *Drypetes sepiaria* et de *Bridelia retusa* sont consommées en abondance par les deux espèces de *Presbytis* alors que la toxicité des Euphorbiacées est bien connue. Kuhn (1964) signale à ce sujet les effets « détoxifiants » dûs à l'action bactérienne au niveau de l'estomac, chez un Colobe africain, *Colobus guereza*. Des études récentes ont montré que même chez des formes moins spécialisées comme le Macaque, la possibilité de l'action d'une flore associée à la muqueuse stomacale n'est pas à exclure.

Nous donnons ci-après le résultat des observations faites sur chaque espèce de Primate. L'essentiel provient de Polonnaruwa où 268 heures d'observations « continues », réparties sur les différentes saisons, ont été consacrées à l'alimentation et ont été complétées par de nombreuses observations ponctuelles, ainsi que par le résultat des dissections de quelques animaux prélevés dans leur milieu naturel. A cela s'ajoutent certaines observations de nos collègues étudiant d'autres aspects du comportement des Singes de Ceylan.

II — *PRESBYTIS SENEX*

Ce Semnopithèque d'assez forte taille (son poids peut atteindre 12 kg) au pelage sombre sur lequel contrastent de longs favoris blancs, forme de petits groupes discrets, habitant la couronne des grands arbres (Fig. 6). Il y passe fréquemment inaperçu grâce à son comportement de camouflage et d'immobilisation (d'autant plus que l'attention d'un observateur est toujours attirée en premier lieu par les autres Primates, Entelles et Macaques qui forment des bandes plus nombreuses et bien visibles au sol).

Le *Presbytis* de Ceylan était relativement peu connu avant les études de G. Manley (en prép.) et R. Rudran (1970). Une espèce très voisine peuplant la péninsule indienne : *Presbytis johnii*, vient également de faire l'objet d'études éco-éthologiques approfondies exposées dans la série des travaux de Poirier (1969 et 1970). Ces auteurs ont montré que la troupe était, chez ces Singes, typiquement dominée par un seul mâle adulte (« one male group ») et comprenait généralement 3 à 5 femelles et quelques juvéniles. Il existe aussi des mâles célibataires errants pouvant former des groupes séparés (« all male groups »).

Figure 6. — Groupe de *Presbytis senex* sur un *Grewia* du site archéologique de Polonnaruwa. Il s'agit du « Royal Bath Group » (nomenclature de G. Manley) localisé dans un très petit territoire situé en H sur la figure 7.

A Ceylan, plusieurs sous-espèces ont colonisé les divers habitats : *Presbytis senex senex* (1) est typique des zones sèches de Polonnaruwa et de Wilpattu ; *P. senex monticola* vit dans la chaîne centrale de Ceylan, jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude. Cette forme au long pelage se rapprocherait beaucoup du *P. johnii* étudié dans les Nilgiris par Poirier. Manley et Rudran ont recueilli de précieuses données sur les groupes vivant à Horton Plains et nous avons effectué nos observations sur leur alimentation à ce même endroit. Deux autres formes se rencontrent en zone humide, à plus basse altitude : *P. senex vetulus* que nous avons observé dans la forêt de la Sinaradja et *P. senex nestor*.

Certains aspects du comportement du *P. senex* peuvent se comparer à ceux des Singes hurleurs d'Amérique (genre *Alouatta*) : Le système d'espacement entre les groupes est basé sur l'échange de cris territoriaux très puissants par les mâles de ces deux genres. Les territoires sont de petite taille et bien défendus contre l'intrusion des groupes voisins. Enfin, le comportement alimentaire est très semblable : le *P. senex* peut se contenter d'un nombre limité d'espèces végétales et mange surtout en début et en fin de journée, (comme le *P. johnii*, Poirier, 1970) ; le temps qu'il y consacre est également comparable à ce qui a été décrit chez le Hurleur (Chivers, 1969).

Poirier (1969) insiste sur la grande « flexibilité » du régime des *Presbytis* arboricoles qu'il a étudiés. Bien que ses descriptions soient précises et particulièrement intéressantes, nous pensons qu'il s'agit là d'une interprétation excessive ; certains des groupes qu'il a étudiés vivent sur des terrains déboisés et se sont adaptés à des plantes cultivées comme la pomme de terre et le choux-fleur. D'autres Mammifères en font autant et cet argument ne plaide pas en faveur d'une adaptabilité alimentaire particulière aux Primates. Ces *Presbytis* sont au contraire très spécialisés quant à leur régime et les difficultés que l'on éprouve à les maintenir en captivité en est une confirmation supplémentaire. Par contre, cette spécialisation alimentaire leur a permis d'exploiter des niches écologiques accessibles à peu de lignées mammaliennes et d'être présents dans des milieux où ils se contentent notamment de feuillages plus ou moins coriaces que leur estomac à plusieurs poches et à flore symbionte leur permet de digérer. Leur tractus digestif dans son ensemble montre également de grandes différences par rapport aux formes plus « classiques » décrites chez les autres genres (Amerasinghe, Van Cuylenberg et Hladik, 1971).

(1) Pour la nomenclature des espèces, nous nous référons à la « Checklist » publiée par Eisenberg et Mckay (1971).

PARTICULARITÉS DU RÉGIME ALIMENTAIRE.

Le « régime naturel moyen » de *Presbytis senex* est formé de 60 % en poids de feuilles matures et de repousses (dont 20 % de repousses), 12 % de fleurs et 28 % de fruits. Ces pourcentages ont été calculés après 96 h 30 d'observation de cette espèce à Polonnaruwa. Elles sont confirmées par de nombreuses observations ponctuelles non quantifiées, notamment celles de R. Rudran (1970) et celles de deux étudiants de l'Université de Ceylan (Peradeniya) qui ont collaboré avec nous : F.P. Amerasinghe et B.WB. Van Cuylenberg.

Plus de 90 % du total ingéré (au cours de la période d'étude) provient uniquement des espèces suivantes :

Adina cordifolia	*Syzigium cumini*
Schleichera oleosa	*Holoptelea integrifolia*
Drypetes sepiaria	*Garcinia spicata*
Alangium salvifolium	*Walsura piscidia*
Elaeodendron glaucum	*Ficus spp.*
Grewia polygama	*Sapindus emarginatus*

Les deux premières (*Adina* et *Schleichera*) constituent à elles seules plus de 50 % du total ingéré (1), dont environ 40 % pour les feuilles, les fleurs (2) et les fruits d'*Adina cordifolia*, arbre le plus commun sur le site archéologique de Polonnaruwa (avec *Drypetes sepiaria*) et fort peu utilisé d'ailleurs par les autres Singes : les fruits de l'*Adina* ne sont pas charnus mais formés d'une sphère sur laquelle se dessèchent des petites graines, rappelant la structure du fruit de Platane (voir fig. 4-A).

D'autres espèces végétales sont utilisées (cf. tableau I : total de 26 espèces), mais en très faible quantité et la caractéristique la plus nette du comportement alimentaire de *P. senex* est donc le peu de variété dans son choix, avec une proportion de feuilles matures extrêmement élevée (en moyenne, 40 % du total ; cf. diagramme comparatif, fig. 16, mettant en évidence la variabilité des proportions des éléments du régime).

(1) Le décompte des observations « ponctuelles » de R. Rudran (1970) effectuées à Polonnaruwa en 1968 et 1969 semble confirmer cette proportion si l'on tient compte des temps plus longs et des plus grosses fractions d'aliments que *P. senex* prélève sur *Adina cordifolia* et sur *Schleichera oleosa* : 129 observations de ces deux espèces sur un total de 330.

(2) Au cours d'une expérience dont les résultats ne sont pas encore publiés, nous avons pu nourrir un *P. senex* subadulte pendant six jours uniquement avec des fleurs d'*Adina cordifolia*. Le but était alors de mesurer le coefficient d'assimilation et la valeur énergétique de ce type d'aliment ; mais l'expérience a également montré que l'animal pouvait s'accommoder plusieurs jours d'un seul et unique type d'aliment ; ce comportement n'est pas courant chez la plupart des Primates.

Deux exemples choisis dans nos notes de terrain de Polonnaruwa, après calcul des poids frais, illustrent ce régime « folivore ».

8 avril 1969, de 6 h 32 à 18 h 30 :

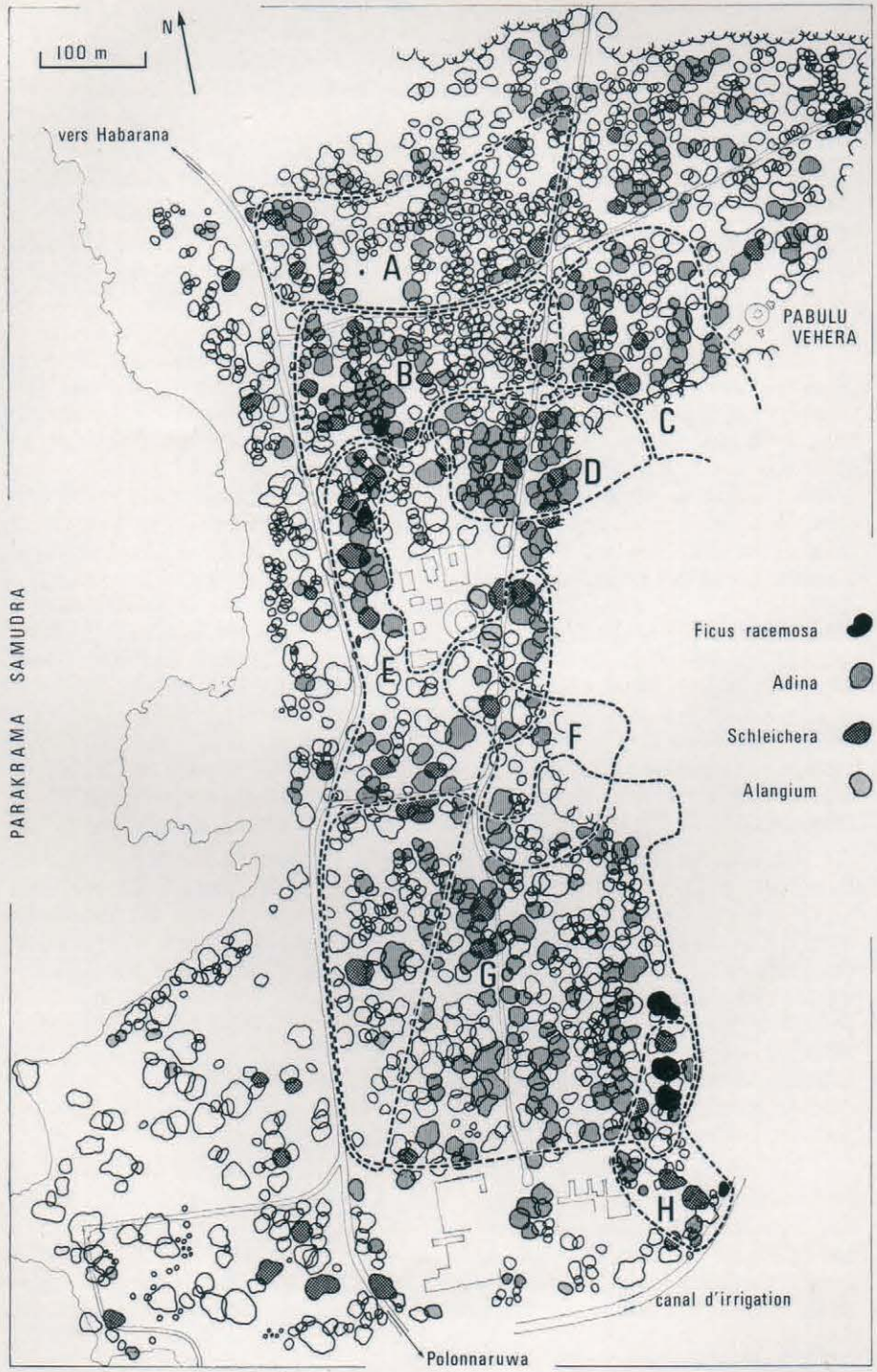
165 g de feuilles d'*Adina*,	20 g de fruits d'*Adina*.
115 g de repousses de feuilles de *Schleichera*,	
150 g de feuilles matures de *Schleichera*,	
70 g de jeunes feuilles de *Garcinia*,	
30 g de repousses et fleurs de *Walsura*,	
530 g de feuilles et repousses +	20 g de fruits fibreux.

9 août 1969, de 6 h 07 à 18 h 47 :

150 g de feuilles d'*Adina*,	130 g de jeunes fruits et fleurs d'*Adina*,
100 g de jeunes feuilles de *Ficus*,	25 g de fruits d'*Adina*,
35 g de repousses de *Drypetes*,	70 g de fleurs de *Grewia*.
35 g de repousses de *Walsura*,	
30 g de feuilles de *Schleichera*,	
10 g de feuilles de *Glycosmis*,	
10 g de feuilles d'*Holoptelea*.	
370 g de feuilles et repousses +	225 g de fruits et de fleurs.

Figure 7. — Vue aérienne de la voûte forestière sur le terrain d'étude de Polonnaruwa. En pointillés sont figurées les limites des domaines vitaux de huit groupes de *Presbytis senex* (d'après les premières données de G. Manley pour le Sud de cette carte et les observations de R. Rudran, 1970, pour la partie Nord où les territoires adjacents de deux autres groupes ne sont pas figurés.) Cette forêt, située en bordure d'un lac artificiel (Parakrama Samudra), a été dégagée de son sous-bois pour mettre en valeur les ruines d'une ancienne cité bouddhique dont nous avons figuré quelques contours. Dans la partie Est et au Sud d'une ruine (Pabulu Vehera), la forêt est encore intacte mais la couronne des différents arbres qui ne pouvait pas être délimitée sur la photo aérienne, n'a pas été représentée. Cette partie intacte a été étudiée séparément par des transects. La partie la plus dégradée, au Sud-Ouest, très pauvre en *Adina*, n'est utilisée par aucun groupe de *Presbytis senex*.

Chaque arbre a été spécifiquement déterminé sur le terrain et nous avons représenté sur cette carte les espèces les plus importantes pour l'alimentation du *Presbytis senex* : *Adina cordifolia*, Rubiacée dont les feuilles et les fleurs forment 40 % du total ingéré par les animaux observés ; *Schleichera oleosa*, Sapindacée dont il consomme surtout les repousses et les fruits ; *Alangium salvifolium*, Alangiacée dont il se nourrit des feuilles et des fleurs. Le *Ficus racemosa* semble tenir le rôle de principal aliment sur le territoire du groupe le plus au Sud (H). D'autres espèces, non figurées sur cette carte, ont été dénombrées dans les différents territoires (voir tableau II). Les calculs des disponibilités alimentaires tiennent compte des dernières conclusions de G. Manley, certaines limites territoriales ayant changé au cours de l'année 1969, notamment pour le groupe E qui empiète davantage sur le territoire de G ainsi que pour le groupe F qui s'étend davantage dans la forêt. Les limites des « surfaces exploitées » ainsi définies ne correspondent donc pas exactement aux territoires et domaines vitaux décrits par Manley et Rudran.



(Lire la légende du cliché page ci-contre.)

Les proportions relatives de fruits et de feuilles inclus dans ces moyennes quotidiennes varient en fonction des disponibilités : dans un cas, nous avons trouvé 60 % de fruits, ce qui semble être un maximum pour la saison sèche.

L'eau n'est bue que très rarement (les aliments en renferment environ 75 % de leur poids frais) ; elle est occasionnellement léchée sur les feuilles après la pluie.

Détail intéressant, il arrive que *P. senex* prélève et mange un peu de la terre des termitières (W. Dittus, comm. pers.) ; Poirier (1970) a également noté la consommation occasionnelle de terre par le *P. johnii*.

Les contenus stomacaux, obtenus lors de l'étude du tractus digestif ont permis de compléter ces données (les animaux ont été évidemment prélevés hors des réserves, mais dans une forêt située non loin de Polonnaruwa). Pour un jeune mâle de 7 600 g, le contenu stomacal pèse 1 256 g (animal abattu à 17 h 35) dont 1 006 g dans la première poche de l'estomac. Les chiffres indiqués dans les deux exemples précédents semblent donc constituer un minimum (notons qu'ils n'incluent pas la totalité de la journée, l'animal s'alimentant souvent dès l'aube, alors qu'il est encore difficile à voir et il continue souvent à manger le soir : dans l'exemple du 9 août, les observations ont été terminées de nuit et seule la silhouette de l'animal cueillant les feuilles d'*Adina* était alors visible). Cependant la durée du séjour de la nourriture dans l'estomac n'est pas connue avec précision et il semble qu'elle puisse excéder 24 heures dans la seconde et dans la troisième poche stomacale (un animal abattu à 8 h 00 avait déjà 518 g d'aliments dans son estomac). En moyenne, le *P. senex* peut donc consommer chaque jour un peu plus de 10 % de son poids.

Cela nous amène à une nouvelle comparaison avec le Hurleur *Alouatta palliata* (Hladik et Hladik, 1969), le plus folivore des Singes du Nouveau Monde, qui absorbe chaque jour un poids de nourriture relativement plus important que *P. senex*. Comme ce dernier, il se contente d'une faible variété d'aliments mais, soulignons-le, dans une moindre mesure que *P. senex* : en effet, la liste des plantes que mangent les Hurleurs vivant en forêt dense humide est plus longue que celle du *Presbytis senex*. La spécialisation moindre du tractus digestif des *Alouatta* explique aisément que leur régime soit plus varié que celui des *P. senex* et que le quotient d'utilisation soit plus faible.

Le cas d'un Lémurien dont l'alimentation a pu être étudiée avec une précision suffisante (Charles Dominique et Hladik, 1971) est également intéressant à rappeler : chez le Lépilémur qui, comme le *P. senex*, absorbe quotidiennement environ 10 % de son poids, la flore intestinale joue un rôle primordial dans la dégradation des aliments de nature cellulosique. Cette flore qui est

localisée dans le cæcum et le côlon chez les Lémuriens et les Platyrhiniens se situe dans les poches stomacales chez les Colobinae ; il y a là une intéressante convergence avec ce qui se passe chez les Ongulés (voir la discussion à ce sujet *in* Moir, 1967 et la description de Kuhn, 1964).

Répartition des disponibilités alimentaires a Polonnaruwa.

Nous avons établi la carte des disponibilités alimentaires du *Presbytis senex* (Fig. 7) en superposant à la carte de répartition des espèces végétales le tracé des domaines vitaux des divers groupes, tels qu'ils ont été observés par G. Manley (comm. pers.) et R. Rudran (1970). A partir de cette carte et des données sur la production exposées au cours du précédent chapitre, nous avons calculé les disponibilités annuelles par individu, résumées dans le tableau III.

Ces disponibilités annuelles ne sont pas utilisables dans leur totalité ni même en trop grande quantité. En effet, il est évident que les feuilles des arbres et surtout leurs repousses ne peuvent être exploitées à fond sans entraîner la mort des arbres et, d'une façon plus générale, affecter l'équilibre du milieu. Par ailleurs, nous devons tenir compte de la présence de toutes les autres espèces animales, et notamment du *Presbytis entellus* qui, comme nous le verrons, utilise une fraction des mêmes ressources que le *P. senex*. Compte tenu de la densité de ces deux espèces, on peut estimer à 50 % la part de disponibilités alimentaires que chacune peut utiliser.

La notion de domaine vital ne doit pas être considérée de façon statique, les zones fréquentées par les groupes changeant plus ou moins au cours de l'année. Certains mâles dominants arrivent à maintenir un très vaste territoire, comme celui du groupe situé en G sur la fig. 7 (correspondant au « Palace Park Group » de G. Manley). Au contraire, un groupe situé en H sur la fig. 7 (« Royal Bath Group ») est refoulé sur un très petit territoire par le mâle dominant de G. L'effectif de la troupe de « mâles célibataires » localisée en E, est très variable, puisqu'elle peut inclure des individus errants.

Les limites des domaines indiquées sur la figure 7 correspondent à l'une des situations observées pendant la période d'étude ; pour le calcul des disponibilités (Tableau III), nous avons tenu compte des données plus récentes de G. Manley. La notion de « surface exploitée » ne correspond évidemment pas à la notion de « territoire » qu'emploie cet auteur : les portions qui se chevauchent seraient à attribuer au groupe qui s'y trouve dominant ; mais les disponibilités alimentaires y sont pratiquement parta-

gées, car le groupe « envahisseur » peut y passer assez de temps pour se nourrir lorsque les végétaux sont en pleine production.

Tableau III

Disponibilités alimentaires dans les domaines vitaux des groupes de Presbytis senex.

Les autres espèces de Primates consommant également certains de ces végétaux dont nous calculons la production totale, ce tableau a essentiellement une valeur comparative intraspécifique. La surface exploitée (*) est calculée en comptant arbitrairement la moitié des surfaces lorsque les domaines vitaux de deux groupes se chevauchent. Lorsque cette surface compte une portion de forêt (de type 1), le nombre d'arbres est augmenté du chiffre indiqué entre parenthèses.

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoire)	Surface des couronnes (en m²)	Production annuelle	Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an		
			Fleurs	Fruits	Repousses et feuilles
A - GROUPE DE SIX INDIVIDUS ADULTES ET SUBALDUTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 3 ha env.					
Adina 17	3 500 m²	fleurs : 350 kg feuilles : 8 000 kg	60 kg		1 300 kg
Schleichera 7	1 820 m² dont 800 pour les arbres femelles	repousses : 1 450 kg fruits (pulpe) : 400 kg		65 kg	240 kg
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 44, *Elaeodendron* 3, *Grewia* 2, *Garcinia* 5,5, *Walsura* 14,5, *Ficus* 3, *Sapindus* 8).	3 000 m² environ	feuilles : 7 000 kg			1 100 kg
B - GROUPE DE QUATRE INDIVIDUS ADULTES ET SUBALDUTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 2,5 ha env.					
Adina 39	6 400 m²	fleurs : 640 kg feuilles : 14 000 kg	160 kg		3 500 kg
Schleichera 9	1 910 m² dont 850 pour les arbres femelles	repousses : 1 500 kg fruits : 425 kg		105 kg	380 kg

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoire)	Surface des couronnes (en m²)	Production annuelle	Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an		
			Fleurs	Fruits	Repousses et feuilles
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 27, *Elaeodendron* 7, *Grewia* 6,5, *Holoptelea* 3, *Garcinia* 5,5, *Walsura* 4, *Ficus* 4, *Sapindus* 4,5).	4 000 m² environ	feuilles : 9 000 kg			2 200 kg
C - GROUPE DE SEPT INDIVIDUS ADULTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 2,5 ha (incluant env. 1 ha de forêt type 1).					
Adina ... 26 (+ 10)	4 800 (+ 2 000 m²)	fleurs : 680 kg feuilles : 15 000 kg	100 kg		2 100 kg
Schleichera 6,5 (+ 4)	2 560 m² (+ 1 100) dont 1 650 pour les arbres femelles	repousses : 3 000 kg fruits : 825 kg		115 kg	420 kg
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 8, *Elaeodendron* 8, *Grewia* 2,5, *Garcinia* 4, *Walsura* 7, *Ficus* 2, *Sapindus* 1,5). + les arbres de la forêt type 1.	7 500 m² environ	feuilles : 16 000 kg			2 200 kg
D - GROUPE DE QUATRE INDIVIDUS ADULTES ET SUBADULTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 1,5 ha (incluant env. 0,4 ha de forêt type 1).					
Adina .... 41 (+ 5)	7 600 m² (+ 1 000)	fleurs : 860 kg feuilles : 10 000 kg	215 kg		4 700 kg
Schleichera 4 (+ 1,6)	1 330 m² (+ 440 m²) dont 800 pour les arbres femelles	repousses : 1 400 kg fruits : 400 kg		100 kg	350 kg

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoire)	Surface des couronnes (en m²)	Production annuelle	Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an		
			Fleurs	Fruits	Repousses et feuilles
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 2, *Elaeodendron* 2, *Grewia* 1, *Garcinia* 2, *Walsura*, *Ficus* 2, *Sapindus* 4 + les arbres de la forêt type 1).	4 000 m² environ	feuilles : 8 000 kg			2 000 kg
E - GROUPE DE SEPT INDIVIDUS ADULTES. SURFACE EXPLOITEE (*) 4 ha env.					
Adina 38	11 200 m²	fleurs : 1 220 kg	160 kg		
		feuilles : 25 000 kg			3 500 kg
Schleichera 14	5 050 m² dont 2 250 pour les arbres femelles	repousses : 3 600 kg			510 kg
		fruits : 1 125 kg		160 kg	
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 8, *Elaeodendron* 1, *Grewia* 3,5, *Holoptelea* 10, *Ficus* 6,5, *Sapindus* 5,5).	6 000 m² environ	feuilles : 14 000 kg			2 000 kg
F - GROUPE DE SEPT INDIVIDUS ADULTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 2 ha (incluant env. 1,5 ha de forêt de type 1).					
Adina .... 5 (+ 10)	1 400 m² (+ 2 000)	fleurs : 340 kg	50 kg		
		feuilles : 7 200 kg			1 000 kg
Schleichera 1 (+ 6)	150 (+ 1 650 m²) dont 800 pour les arbres femelles	repousses : 1 500 kg			
		fruits : 400 kg		55 kg	
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 1,5, *Grewia* 3,5, *Garcinia* 2, *Ficus* 1, *Sapindus* 1, + les arbres de la forêt type 1).	8 000 m² environ	feuilles : 20 000 kg			2 800 kg

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoires)	Surface des couronnes (en m²)	Production annuelle	Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an		
			Fleurs	Fruits	Repousses et feuilles
G - GROUPE DE SIX INDIVIDUS ADULTES ET SUBADULTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 7,5 ha (incluant env. 0,5 ha de forêt type 1).					
Adina .... 76 (+ 4)	17 000 m² (+ 1 000 m²)	fleurs 1 800 kg	300 kg		6 500 kg
		feuilles : 40 000 kg			
Schleichera 6 (+ 2)	1 600 + 550 m²) dont 1 000 pour les arbres femelles	repousses : 1 730 kg			300 kg
		fruits : 500 kg		85 kg	
Ficus racemosa 2	500 m²	fruits : 1 300 kg		215 kg	
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 16,5, *Grewia* 20, *Garcinia* 1, *Holoptelea* 40, *Ficus* [autre que *racemosa*] 6, *Sapindus* 11,5, + les arbres de la forêt type 1).	16 000 m²	feuilles : 35 000 kg			5 800 kg
H - GROUPE DE CINQ INDIVIDUS ADULTES ET SUBALDUTES. SURFACE EXPLOITEE (*) : 1 ha env.					
Adina 9	1 400 m²	fleurs : 140 kg	30 kg		
		feuilles : 3 000 kg			600 kg
Schleichera ... 3,5	800 m² dont 360 pour les arbres femelles	repousses : 640 kg			130 kg
		fruits : 180 kg		35 kg	
Ficus racemosa 2	300 m²			160 kg	
+ autres producteurs de feuilles : (*Drypetes* 4, *Grewia* 8, *Holoptelea* 2, *Garcinia* 2).	2 200 m²	feuilles : 4 900 kg			1 000 kg
I - GROUPE « MOYEN » DE SIX INDIVIDUS sur 4 ha de forêt type 1.					
Adina 8	1 600 m²	fleurs : 160 kg	25 kg		
		feuilles : 3 500 kg			700 kg

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoires)	Surface des couronnes (en m²)	Production annuelle	Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an		
			Fleurs	Fruits	Repousses et feuilles
Schleichera 12	3 300 m² dont 1 500 pour les arbres femelles	repousses : 2 650 kg fruits : 750 kg		125 kg	440 kg
+ autres producteurs de feuilles dans la forêt.	10 000 m² environ	feuilles : 23 000 kg			3 500 kg

Compte tenu de ces remarques, nous trouvons des disponibilités qui varient entre des limites relativement faibles d'un groupe à l'autre et qui restent proches de celles calculées pour un groupe « moyen » (groupe I) qui utiliserait la forêt de type 1.

Alors que le total fruits + fleurs disponibles annuellement par individu est au minimum de 100 kg, les disponibilités en feuilles dépassent toujours 1 tonne pour les feuilles d'*Adina* qui est l'arbre le plus utilisé. Par ailleurs nous savons que la consommation totale annuelle est le l'ordre de 300 à 400 kg d'après nos observations de consommation journalière (environ 1 kg) mentionnées au chapitre précédent. Il s'avère donc que la densité de population des animaux est proche du maximum pour la plupart des groupes. L'occupation de petits domaines vitaux est rendue possible par l'utilisation d'espèces végétales réparties de façon assez homogène comme l'*Adina* qui, d'après le tableau III est disponible à raison de plus de 500 m² de couverture par individu par tous les groupes de A à G. Mais, dans le cas extrême du « Royal Bath Group » (en H), nous avons constaté que certains arbres, notamment un *Alangium* situé aux limites territoriales, étaient en cours de dépérissement à la suite de trop fréquentes visites des *P. senex* qui venaient les dépouiller de leurs feuilles. Pour ce dernier groupe, malgré l'abondance des fruits de *Ficus racemosa* (les plus grosses des figues de Polonnaruwa), la production en feuilles n'est sans doute pas suffisante (deux fois seulement la consommation pour l'*Adina*) et l'implantation du groupe ne peut pas être considérée comme stable. Pour les autres groupes la différence est couverte, lorsque l'*Adina* n'est pas abondant, par le *Schleichera* et quelques autres espèces (c'est le cas pour le groupe F). Le dépassement de la moyenne de consommation par le groupe G est en rapport avec sa « dominance » comportementale.

Comparaison avec les *Presbytis senex* vivant dans les autres types de forêt.

Dans les forêts sempervirentes et en haute montagne, l'écologie des formes de *P. senex* observées plus brièvement ne diffère pas très sensiblement du type que nous venons de décrire à Polonnaruwa. Les densités de population semblent cependant plus faibles en forêt dense humide ; mais il en est de même à Wilpattu, biotope le plus sec que nous ayons prospecté : les fortes densités observées à Polonnaruwa sont dûes aux conditions exceptionnelles de cette localité où les prédateurs font défaut. Les conditions d'observation étant infiniment moins bonnes à Wilpattu nous n'avons pas pu suivre les Singes pendant la journée, mais leur régime semble comparable à celui de Polonnaruwa.

A Horton Plains, où des groupes ont pu être régulièrement suivis par Manley et Rudran, les données sur l'alimentation de *Presbytis senex monticola*, recueillies au cours de six séjours d'une semaine environ au cours desquelles nous avons pu avoir quelques contacts assez longs avec ces mêmes groupes, permettent une intéressante comparaison. Le *P. senex* consomme dans la forêt humide de haute montagne beaucoup plus de repousses de feuilles (75 % environ, estimation faite après 25 heures de contact avec les animaux). Les feuilles adultes qui, d'une façon générale, sont petites et très coriaces, semblent moins utilisées (16 %) dans ce milieu. La proportion de fruits et fleurs consommés (10 %) est également beaucoup plus faible qu'à Polonnaruwa.

Les espèces les plus utilisées sont aussi les plus communes, notamment *Syzygium rotundifolium* et *Symplocos furcata*, ainsi que quelques plantes du sous-bois du genre *Strobilanthes* ; les Bambous du genre *Indocalamus* ne sont pas utilisés bien que très abondants. L'un des groupes mange aussi quelques plantes introduites, surtout les inflorescences mâles du *Cupressus macrocarpa* disponibles sur de longues périodes.

Poirier (1970) fait état d'observations très voisines sur l'alimentation du *Presbytis johnii* vivant à haute altitude dans les Nilgiris et se nourrissant d'espèces voisines ou identiques, notamment *Michelia nilagirica, Photinia lindleyana, Litasae* (*Litsea* ?) *ligustrina*, etc.

Dans la forêt dense humide de basse altitude (forêt de la Sinaradja), nous n'avons pas pu obtenir d'informations précises sur l'alimentation du *Presbytis senex vetulus*, si ce n'est la confirmation qu'il mange les repousses de feuilles en grande quantité. Les domaines vitaux des groupes y sont beaucoup plus vastes qu'ailleurs, ce qui équivaut à des disponibilités alimentaires au moins 10 fois supérieures à celles que nous avons calculé pour Polonnaruwa. Il n'est pas exclu qu'en dehors de la prédation natu-

relle, des chasseurs aient fait sentir leurs méfaits (nous n'en avons toutefois aucune preuve).

Une estimation grossière de la surface du domaine vital a été faite en localisant, d'après leurs cris, les divers groupes, sur la photographie aérienne qui nous servait de carte. Autour de la clairière de Denihena, 3 groupes se déplaçaient chacun sur 12 hectares environ. La surface utilisée par individu serait donc d'environ 3 hectares alors que les moyennes, d'après les données de Manley et Rudran, sont de 0,65 ha par individu à Horton Plains et 0,50 ha à Polonnaruwa. Dans les forêts humides, la plus grande dispersion d'un nombre limité d'espèces utilisées pourraient éventuellement expliquer cette différence. Même entre les deux dernières stations, la différence est, en effet, encore plus grande que les chiffres ne l'indiquent, les disponibilités d'Horton Plains n'étant pas partagées avec d'autres Primates folivores comme à Polonnaruwa.

III — *PRESBYTIS ENTELLUS*

Parmi les Semnopithèques d'Asie, l'Entelle, *Presbytis entellus*, est sans doute celui dont l'écologie et l'éthologie *(in natura)* sont les mieux connues. C'est, en effet, un Singe très commun, vivant en grandes troupes dont la structure sociale complexe a retenu l'attention de plusieurs éthologistes. Généralement peu farouche, il fréquente des emplacements bien dégagés où son observation est facile.

A Ceylan, une seule forme : *Presbytis entellus thersites* (Fig. 8) est abondante dans toute la zone sèche. C'est un très gros Singe (10 à 15 kg ; certains mâles pouvant même dépasser 20 kg) au pelage gris perle dont la face noire est surmontée d'une houppe de longs cheveux dressés, très caractéristique de l'espèce.

Le groupe d'Entelles offre une bonne cohésion sans que les relations entre individus soient pour autant contraignantes ou tendues : Jay (1965) parle d'un comportement très « relaxé » par opposition à celui observé chez d'autres sociétés de Primates où la hiérarchie s'exprime par une série d'agressions et de soumissions plus ou moins ritualisées. Il apparaît d'ailleurs que ces relations assez subtiles entre les mâles et les femelles ne sont pas exactement les mêmes chez les différentes sous-espèces observées par divers auteurs. Sugiyagama *et al.* (1965) ont décrit des troupes avec un seul mâle adulte (one male group) avec formation de groupes de mâles indépendants, ce qui serait assez comparable au type d'organisation du *P. senex* à Polonnaruwa.

Mais les groupes d'Entelles observés à Polonnaruwa par S. Ripley, ainsi que ceux de Wilpattu (N. Muckenhirn, comm. pers.) formés de 20 à 30 individus, comportent tous plusieurs mâles

Figure 8 (en haut). — *Presbytis entellus* sur une branche d'un Palou *(Manilkara hexandra)* dont il cueille les jeunes repousses des feuilles.

Figure 9 (en bas). — Dispersion d'un groupe d'Entelles dans la canopée des grands arbres pour la recherche de la nourriture et le repos.

adultes. La fonction de ces groupes justifie leur taille : une partie de l'activité des animaux a lieu au sol, et, ainsi que le souligne Ripley (1970), la surveillance des prédateurs éventuels est d'autant plus efficace qu'un plus grand nombre d'animaux sont prêts à donner l'alarme ; aussi les groupes sont-ils d'autant plus importants qu'ils vivent dans un biotope sec où ils doivent faire de longs trajets à découvert pour aller boire aux points d'eau (groupes de 60 individus à Yala, au Sud-Est de Ceylan ; Jay avait, de son côté, dénombré un groupe de 120 *P. entellus* dans le Nord de l'Inde).

A Polonnaruwa, c'est au cours de la saison sèche que les Entelles passent beaucoup de temps à terre, à la recherche de fruits secs de *Drypetes sepiaria* et de feuilles de Sensitive (voir Fig. 11). La cohésion est alors très forte. Au contraire, au début de la saison des pluies, alors que les repousses tendres sont très abondantes sur les arbres, ces Entelles tendent à se disperser en plus petites unités dans la voûte des arbres et leur comportement rappelle davantage celui du *P. senex*. Les vocalisations sont alors plus fréquentes, le « morning whoop » ressemblant assez au hurlement sonore émis par *P. senex* une demi-heure avant le lever du jour.

La défense du territoire fait partie des activités du groupe et se traduit par une série de poursuites entre mâles dont Ripley (1967) a analysé les mécanismes. A Polonnaruwa, où la densité de population est très forte, ce territoire semble correspondre au « core area », centre du domaine vital dont parle Yoshiba (1967) dans son étude écologique.

Le comportement alimentaire ne diffère pas beaucoup de celui de *P. senex*, mais il semble que, chez *P. entellus*, la tradition sociale soit plus importante, en rapport avec un régime un peu plus complexe (davantage d'espèces végétales sont consommées dont certaines ne produisent d'aliments que pour de brèves périodes, d'où la nécessité d'un plus vaste domaine vital et de groupes plus importants, Ripley, 1970). La recherche de la nourriture s'effectue tout au long de la journée (avec une accalmie aux heures chaudes), les animaux se dispersant parmi les arbres (Fig. 9).

Caractéristiques du régime alimentaire de l'Entelle.

Les moyennes calculées à Polonnaruwa, sur 118 h 45 d'observations réparties au cours de l'année, correspondent aux proportions suivantes : 48 % de feuilles et de repousses (dont 27 % pour les repousses) ; 7 % de fleurs et 45 % de fruits (principalement pulpe de fruits mûrs).

Ces aliments proviennent, pour plus de 90 % du poids total ingéré, des espèces dont la liste suit :

Walsura piscidia
Drypetes sepiaria
Schleichera oleosa
Adina cordifolia
Ficus benghalensis
Streblus asper
Mimosa pudica
Cassia fistula
Cassia roxburghii
Strychnos potatorum
Elaeodendron glaucum
Sapindus emarginatus
Holoptelea integrifolia
Ficus religiosa
Ficus amplissima
Ficus retusa
Grewia polygama
Sterculia foetida
Tamarindus indica
Vitex pinnata
Lepisanthes tetraphylla
Glenniea unijuga
Bridelia retusa

Les feuilles et les fruits des huit premières espèces de cette liste constituent à eux seuls plus de 65 % de la nourriture. Beaucoup moins limité dans son choix que *P. senex*, *P. entellus* est plus sélectif quant aux fruits qu'il mange. Il consomme moins de feuilles (environ 20 % en moyenne contre 40 % pour *P. senex*) et davantage de repousses tendres.

S. Ripley (1970) a observé certaines espèces, consommées à Polonnaruwa par les Entelles, qui ne figurent pas dans notre Tableau I et dont il n'existe que quelques spécimens sur le site archéologique. Il s'agit essentiellement de plantes introduites, ornementales ou comestibles (*Thevetia peruviana*, *Muntingia calambura*, *Mangifera indica*, etc.) et de quelques plantes et arbustes du sous-bois (*Carmona microphylla* et *Phyllanthus polyphyllus*).

Quelques exemples peuvent illustrer la variabilité du régime quotidien des Entelles à Polonnaruwa :

21 mai 1969, de 5 h 45 à 16 h 25 :

70 g de repousses de feuilles de *Schleichera*,	50 g de jeunes fruits avec amandes de *Schleichera*,
25 g de feuilles de *Mimosa pudica*,	
40 g de feuilles de *Ficus retusa*	5 g de fleurs d'*Elaeodendron*,
60 g de jeunes feuilles d'*Alangium*,	2 g de fleurs de *Cassia fistula*,
20 g de bourgeons de *Sapindus*,	90 g de fruits de *Lepisanthes*,
20 g de bourgeons et repousses de *Peltophorum*,	35 g de fruits de *Bridelia*.
1 g de repousses de *Drypetes*,	
1 g de feuilles d'*Indigofera*.	
267 g de feuilles et repousses +	182 g de fleurs et de fruits.

11 août 1969, de 5 h 40 à 18 h 00 (Amerasinghe, Van Cuylenberg et Hladik) :

30 g de jeunes feuilles de *Walsura*,	425 g de fruits de *Walsura*
65 g de feuilles tendres de *Streblus*,	170 g de fleurs de *Cassia fistula*,
25 g de repousses de *Bridelia*,	10 g de fleurs de *Cassia roxburghii*,
40 g de feuilles de *Cassia roxburghii*,	40 g de fleurs de *Tamarindus*,
120 g de jeunes feuilles d'*Alangium*,	10 g de fleurs de *Glenniea*,
310 g de jeunes feuilles de *Ficus religiosa*,	35 g de fruits d'*Elaeodendron*,
60 g env. de feuilles indéterminées diverses.	70 g de fruits de *Syzygium*,
	50 g env. de fleurs et feuilles de *Tridax*.
650 g de feuilles et repousses +	810 g de fruits et fleurs.

29 octobre 1969, de 5 h 35 à 18 h 10 :

550 g de repousses de *Walsura*,	70 g de fruits de *Strychnos*,
120 g de feuilles matures d'*Elaeodendron*,	5 g de fruits de *Grewia*.
5 g de jeunes feuilles de *Strychnos*,	
3 g de feuilles matures de *Drypetes*,	
30 g d'apex ligneux d'*Adina*,	
60 g de feuilles de *Bridelia*,	
3 g de repousses de *Schleichera*,	
0,5 g de feuilles d'*Alangium*,	
0,5 g de repousses de *Streblus*,	
1 g de feuilles de *Glenniea*.	
873 g de feuilles et repousses +	75 g de fruits.
+	0,1 g de salpètre (?) léché sur un monument de briques.

En saison sèche, lorsque les repousses sont moins abondantes et certains fruits juteux disponibles en grande quantité, le régime est plus « frugivore » que chez *P. senex* (65 % de fruits pour *P. entellus* au cours des observations simultanées réalisées sur les deux espèces au mois de juin, contre 60 % pour *P. senex*, chiffre maximum cité plus haut). La proportion de fruits a même atteint 90 % au cours des quelques observations de juin-juillet, alors que les fruits de *Drypetes* et de *Schleichera* étaient abondamment consommés.

Aucune nourriture animale n'a été ingérée par les Entelles observés (sauf les larves d'insectes que les fruits peuvent accidentellement renfermer ; par contre Yoshiba (1967) signale l'absorption très occasionnelle de Termites, Chenilles et autres larves).

Des éléments minéraux sont absorbés par les Entelles le long des parois des vieux monuments ; ils lèchent des substances dont nous n'avons pas pu obtenir d'échantillon ; ils peuvent aussi manger de petits morceaux de la terre des termitières. Ce dernier comportement, considéré comme courant par S. Ripley (1970), ne semblerait propre qu'à quelques individus (du moins n'en avons-nous pas constaté la grande fréquence) et correspond à ce qui a été observé chez les autres *Presbytis*.

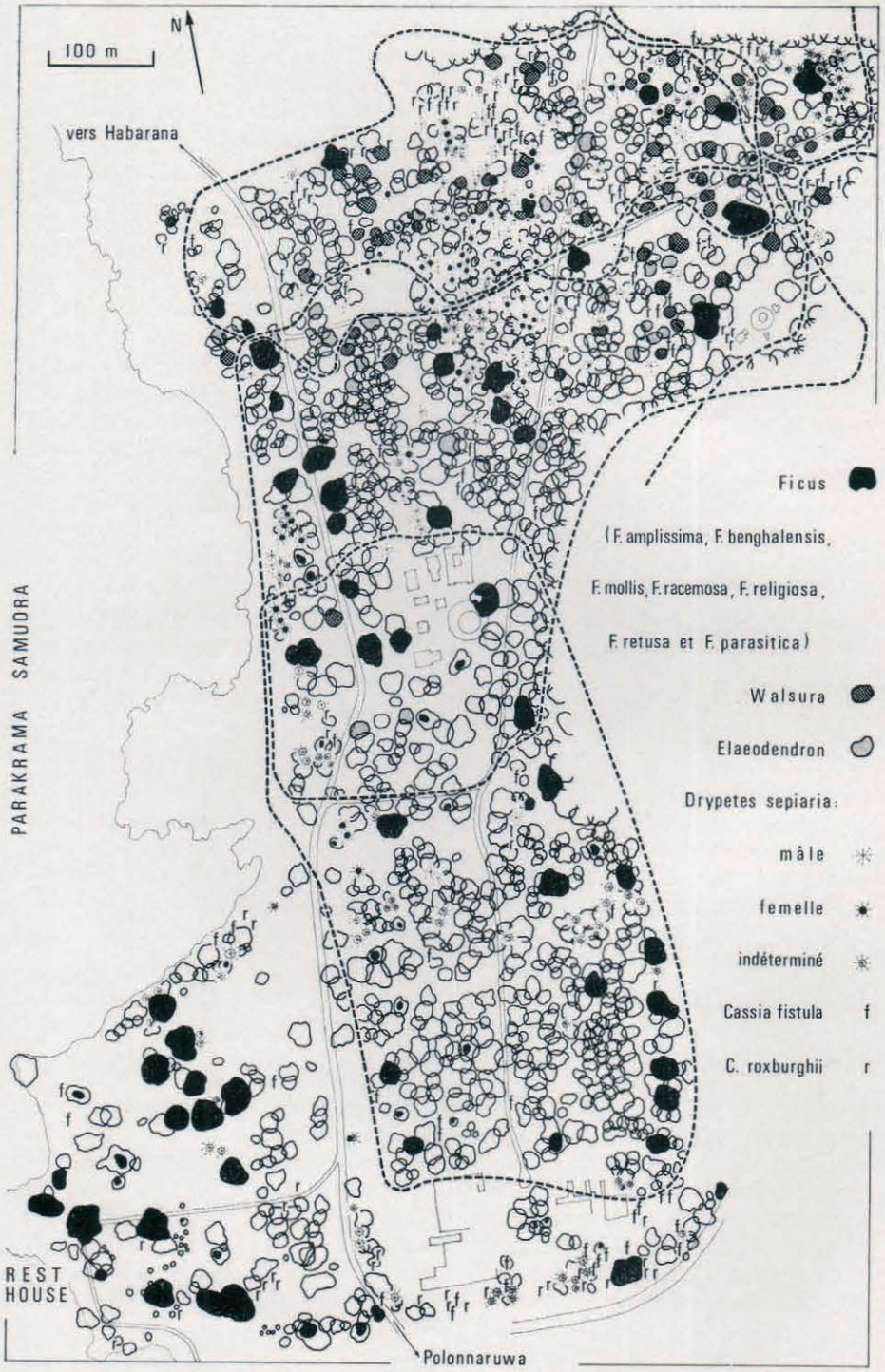
L'eau libre est très recherchée en saison sèche, dans les étangs permanents et dans les creux où elle a pu s'accumuler et persister, mais certains groupes vivent à l'écart des mares et semblent bien pouvoir se contenter de l'eau d'imbibition des aliments. L'eau renfermée dans les feuilles est d'ailleurs absorbée à la fin du séjour dans l'estomac : le contenu de la partie pylorique de celui-ci prend l'aspect d'une pâte fortement déshydratée, alors que la bouillie végétale en cours de formation est très fluide dans les premières poches.

Le contenu stomacal d'un mâle juvénile abattu à 11 h 00 (au mois d'août) était déjà de 742 g, dont 554 g dans la première poche. Le total de la nourriture absorbée quotidiennement par un Entelle de 10 à 15 kg atteint donc 1 à 1,5 kg (environ 10 % du poids, comme chez le *P. senex*).

Il n'y a pas de différence évidente sur le plan morphologique entre les tractus digestifs des deux espèces de *Presbytis*. L'estomac présente exactement le même aspect. Seules des différences dans la structure des muqueuses intestinales ont pu être observées (Amerasinghe, Van Cuylenberg et Hladik, 1971) qui semblent en corrélation avec les différences dans le régime alimentaire naturel moyen.

Répartition des disponibilités alimentaires pour les Entelles a Polonnaruwa.

La carte de la végétation du site archéologique a permis de localiser et de faire un décompte précis des arbres situés sur les domaines vitaux des groupes d'Entelles de Polonnaruwa (Fig. 10). Les limites de ceux-ci ont été tracées essentiellement d'après les observations de S. Ripley, 1970, (en définissant des « surfaces exploitées » qui correspondent grossièrement au domaine vital et non au territoire). Les groupes « Nord » et « Centre » ainsi définis correspondent aux groupes « C » et « C1 » de S. Ripley, 1967, qui se sont sensiblement déplacés au cours des dernières années.



(Lire la légende du cliché page ci-contre.)

L'interprétation du tableau IV où sont totalisées les disponibilités dans les domaines vitaux de ces groupes, doit évidemment se faire, comme nous le mentionnons dans le précédent chapitre, en fonction de la présence des autres espèces animales.

Certaines des denrées alimentaires sont réparties de façon très homogène entre les groupes : la pulpe des fruits de *Drypetes*, très appréciés par l'Entelle, est disponible à raison de 20 kg environ par individu, ce qui est un maximum consommable au cours de la saison de fructification (estimation par défaut, au Sud du terrain d'étude où tous les *Drypetes* femelles n'ont pas été déterminés). En moyenne, 1 arbre ♀ et 1,5 arbre ♂ sont disponibles par individus, ce qui entraîne une répartition homogène des repousses de cette espèce consommée tout au long de l'année. L'équilibre est particulièrement net entre les groupes du Nord et du Centre dont les disponibilités ont été inventoriées dans le détail.

La Sensitive *(Mimosa pudica)*, distribuée sur tous les espaces dégagés, est aussi un aliment très utilisé par les Entelles des groupes étudiés, très friands de ses feuilles (Fig. 11).

Figure 10. — Limites des domaines vitaux de trois groupes de *Presbytis entellus*, sur le terrain d'étude de Polonnaruwa représenté selon les mêmes normes que la figure 7. Ces limites, en pointillés, ont été établies d'après les observations de S. Ripley (1970) pour les deux groupes situés dans la partie Nord et d'après N. Muckenhirn pour la partie Sud. Toutes les superpositions avec les domaines vitaux de groupes voisins (en particulier ceux qui occupent la partie « intacte » de la forêt) ne sont pas figurées. D'ailleurs le tracé précis des portions territoriales disputées entre deux groupes n'a pas ici la signification éthologique que lui attribuent les auteurs cités, mais traduit uniquement l'usage effectif des parties détourées pour l'alimentation pendant la période d'observation, les domaines vitaux se déplaçant sensiblement d'année en année (S. Ripley, 1970 et travaux en préparation.)

La partie la plus dégradée, mais encore boisée, située au Sud-Ouest, près de la « Rest House », était utilisée par un petit groupe de *P. entellus* dont le tracé exact du domaine vital n'a pas pu être figuré. On notera toutefois que la position et le statut de ce groupe sont mal définis (cf. remarques de Ripley, tableau IV.)

Nous avons localisé, sur les domaines vitaux, les couronnes des espèces les plus importantes pour l'alimentation du *P. entellus* : toutes les espèces du genre *Ficus* ; *Walsura piscidia*, Méliacée dont il mange les feuilles et les fleurs ; *Elaeodendron glaucum*, Célastracée également très utilisée ; *Drypetes sepiaria*, Euphorbiacée dioïque dont les individus femelles produisent des fruits très appréciés, mais dont les feuilles et repousses des mâles comme des femelles sont également très exploités ; deux légumineuses du genre *Cassia (C. fistula* et *C. roxburghii)* sont de même très utilisées pour leurs fleurs et leur feuillage : nous en donnons la localisation par des symboles car leur canopée très petite n'est généralement pas discernable sur la photographie aérienne.

Un décompte des arbres disponibles dans ces domaines vitaux, incluant des espèces non repérées sur cette carte, est représenté dans le Tableau IV.

Pour le groupe situé près de la « Rest House », les fruits et les repousses des *Ficus* remplacent un certain nombre d'espèces qui font défaut localement.

Tableau IV

Disponibilités alimentaires dans les domaines vitaux des groupes de Presbytis entellus.

Les autres espèces de Primates consommant également certains de ces végétaux dont nous calculons la production totale, ce tableau a essentiellement une valeur comparative intraspécifique. La surface exploitée (*) est calculée en comptant arbitrairement la moitié des surfaces lorsque les domaines vitaux de deux groupes se chevauchent.

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoires)		Surface des couronnes	Production annuelle		Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an	
					Fruits	Feuilles et pousses
GROUPE NORD DE VINGT-TROIS INDIVIDUS. SURFACE EXPLOITEE (*) : 9 ha (incluant environ 0,2 ha de forêt type 1).						
Ficus amplissima	5	750 m²	figues	600 kg	26 kg	
Ficus benghalensis	1,5	350 m²	figues	700 kg	30 kg	
Ficus retusa	0,5	125 m²	figues	150 kg	6,5 kg	
Drypetes sepiaria (total)	84,5	2 300 m²	feuilles	4 100 kg		180 kg
dont (individus femelles)	33	900 m²	pulpe de fruit ..	540 kg	23,5 kg	
Schleichera (individus femelles) .	5	1 375 m²	pulpe de fruit ..	700 kg	30 kg	
Walsura	35,5	3 000 m²	repousses ..	900 kg		40 kg
+ autres producteurs : *Adina* 63, *Grewia* 11, *Elaeodendron* 7,5, *Cassia fistula* 24,5, *C. roxburghii* 26, *Alangium* 3, *Lepisanthes* 7, *Sapindus* 11, *Strychnos* 12,5, *Holoptelea* 2, *Streblus* 8, etc.						

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoires)		Surface des couronnes	Production annuelle		Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an	
					Fruits	Feuilles et pousses
GROUPE CENTRAL DE VINGT-CINQ INDIVIDUS. SURFACE EXPLOITEE (*) : 14 ha (incluant 0,5 ha de forêt type 1).						
Ficus amplissima	10,5	1 550 m²	figues	1 250 kg	50 kg	
Ficus benghalensis	4	2 200 m²	figues	4 400 kg	175 kg	
Ficus retusa	2,5	700 m²	figues	850 kg	37 kg	
Drypetes sepiania (total)	68,5	2 100 m²	feuilles	3 100 kg		135 kg
dont (individus femelles)	24	750 m²	pulpe de fruits ..	450 kg	20 kg	
Schleichera (individus femelles) ..	14	5 250 m²	pulpe de fruits ..	2 650 kg	115 kg	
Walsura	16,5	1 500 m²	repousses ..	450 kg		20 kg
+ autres producteurs : *Adina* 140, *Grewia* 14, *Elaeodendron* 17,5, *Cassia fistula* 19, *C. roxburghii* 10, *Alangium* 2, *Lepisanthes* 9,5, *Sapindus* 10,5, *Strychnos* 38,5, *Holoptelea* 6, etc.						
GROUPE SUD DE VINGT-QUATRE INDIVIDUS. SURFACE EXPLOITEE (*) : 15 ha (incluant environ 1 ha de forêt de type 1).						
Ficus amplissima .	9,5	1 400 m²	figues	1 100 kg	47 kg	
Ficus benghalensis	0,5	300 m²	figues	600 kg	25 kg	
Ficus racemosa ..	3	700 m²	figues	1 820 kg	75 kg	
Ficus retusa	3	1 000 m²	figues	1 250 kg	50 kg	
Drypetes sepiaria (total)	34,5	850 m²	feuilles	1 250 kg		50 kg
dont (individus femelles)	13	400 m²	pulpe de fruits ..	240 kg	10 kg	
Schleichera (individus femelles) .	7	2 000 m²	pulpe de fruits ..	1 000 kg	40 kg	
Walsura	0,5	50 m²	repousses ..	15 kg		
+ autres producteurs : *Adina* 109, *Grewia* 37, *Elaeodendron* 1, *Cassia fistula* 8,5, *C. roxburghii* 3, *Alangium* 20, *Lepisanthes* 8,5, *Sapindus* 20,5, *Strychnos* 4, *Holoptelea* 55, etc.						

Nombre d'arbres disponibles (compte tenu des superpositions de territoires)		Surface des couronnes	Production annuelle		Disponibilité de matière alimentaire par individu et par an	
					Fruits	Feuilles et pousses
GROUPE « REST HOUSE » (1) DE DOUZE INDIVIDUS. SURFACE EXPLOITEE (*) : 11 hectares environ.						
Ficus amplissima .	7	2 750 m²	figues	2 200 kg	180 kg	
Ficus benghalensis	1	600 m²	figues	1 200 kg	100 kg	
Ficus retusa	7	3 000 m²	figues	3 700 kg	310 kg	
Drypetes sepiaria ((total)	16	450 m²	feuilles	670 kg		55 kg
dont (individus femelles)	6	180 m²	pulpe de fruits ..	110 kg	9 kg	
Schleichera (individus femelles) .	2	550 m²	pulpe de fruits ..	225 kg	18 kg	

D'une façon générale, les disponibilités sont très faibles : 300 à 500 kg par individu et par an, ce qui correspondrait grossièrement au poids consommé. Compte tenu de la fraction prélevée par le *P. senex*, ainsi que des pertes inévitables, il apparaît que l'alimentation du *P. entellus* doit nécessairement inclure un nombre d'espèces végétales plus important pour qu'une quantité suffisante d'aliments soit disponible. Les repousses de feuilles de tous les arbres des listes complémentaires du tableau III (plus les fruits de quelques-uns), forment donc, en fait, une très importante fraction des ressources effectivement utilisées par les groupes d'Entelle.

La variété relative et la variabilité dans les choix alimentaires mises en évidence par notre étude de terrain doivent donc être considérées comme une condition première d'adaptation de l'Entelle à son biotope. Le *P. entellus* montre sur ce point une « flexibilité » plus importante que le *P. senex* sympatrique.

(1) Ce dernier groupe est, en fait, assez mal défini aussi bien en nombre d'individus qu'en ce qui concerne l'étendue de son domaine vital. Il s'agirait en fait d'un sous-groupe issu du groupe Sud, observé par N. Muckenhirn et par nous-mêmes au moment où nous faisions le calcul des disponibilités alimentaires. S. Ripley nous signale qu'elle n'a pas vu de groupe distinct sur ce domaine et qu'en 1971 ces Langours se sont déplacés vers les limites d'urbanisation de Polonnaruwa, ce qui tendrait à montrer que leur emplacement initial, très dégradé et appauvri en nombre d'espèces ne leur était pas favorable.

Figure 11. — Utilisation de la Sensitive, *Mimosa pudica*, par un Entelle qui en maintient la tige épineuse et cueille directement avec la bouche, les feuilles qui se sont repliées dès que la plante a été touchée. Ainsi les Entelles peuvent passer plusieurs heures au niveau du sol à la recherche de ce type de nourriture.

Les groupes d'Entelles peuvent s'adapter à des types d'environnement hostiles comme le bois-fourré saisonnièrement aride. L'exemple de Wilpattu, qui ne constitue pas un extrême, peut servir à compléter les données antérieures.

Dans ces forêts sèches, les domaines vitaux des groupes observés englobent toujours une fraction des rideaux de végétation plus dense qui entourent les étangs permanents (villous).

Un groupe suivi par N. Muckenhirn à Maduru Odai (végétation dense) occupait un territoire de 16 ha (pour 30 individus), mais le territoire d'un groupe adjacent, qui comprenait plus de bois-fourré semblait plus vaste (pour 20 individus). La surface disponible par individu est donc comprise entre 0,5 et 1,5 ha selon le type de terrain, ce qui n'est pas sensiblement différent de la situation à Polonnaruwa et correspond également à la densité du *P. entellus* observé par Yoshiba (1967) dans le Sud de l'Inde : 81 individus au km² (soit 1,2 ha par individu).

On retrouve à Wilpattu un certain nombre d'espèces végétales de Polonnaruwa très utilisées par l'Entelle, notamment le « Vira » *(Drypetes sepiaria)* dans les parties sèches, et, dans les parties denses et plus humides, *Schleichera oleosa.*

Nos observations sur les préférences alimentaires ne couvrent que de courtes périodes de contact effectif avec les animaux, à Maduru Odai et Kali Villou ; nous y ajoutons les données non publiées amassées par l'un d'entre nous en 1960 au cours d'un séjour à Wilpattu (Maradan Maduwa) : au total, une dizaine d'heures de contact effectif dans chacune de ces 3 stations. Ce type d'observation est rendu difficile par la grande méfiance des animaux (Muckenhirn, 1972). En moyennes ingérées, nous obtenons environ 60 % de feuilles (dont 40 % en jeunes repousses) ; 10 % de fleurs et 30 % de fruits.

La plus grande partie provient des espèces suivantes :

Manilkara hexandra (le « Palou » - fleurs et repousses)
Chloroxylon swietenia (fleurs et feuilles)
Schleichera oleosa (feuilles et fruits)
Drypetes sepiaria (feuilles et fruits)
Diospyros malabarensis (repousses)
Mischodon zeylanicus (surtout les fleurs)
Walsura piscidia
Bauhinia racemosa
Strychnos nuxvomica

Pour les groupes de Maradan Maduwa, une grosse fraction des jeunes feuilles tendres utilisées provenait d'*Acacia leucophloea.*

Plusieurs espèces choisies préférentiellement sont les mêmes qu'à Polonnaruwa. Dans la liste des plantes mentionnées dans

l'étude de Yoshiba (1967) sur *P. entellus* du Sud de l'Inde, on retrouve également certaines des espèces de Polonnaruwa et de Wilpattu. Un essai d'estimation de nombre de feuilles mangées a d'ailleurs été fait dans cette étude et l'on ne peut que regretter qu'aucune indication de poids ne soit indiquée.

Il apparaît donc que le degré d'adaptabilité des Entelles reste limité, dans un type précis d'habitat et de nourriture ; et les variations observées à Polonnaruwa ne sont pas loin de représenter les valeurs extrêmes.

IV — *MACACA SINICA*

Le Macaque à toque de Ceylan *Macaca sinica* (Fig. 12) forme des groupes sociaux dont les territoires se superposent à ceux des espèces dont nous venons de parler, sans qu'il y ait pratiquement d'interactions entre espèces. C'est d'ailleurs le cas général pour tous les mammifères sympatriques d'un même niveau trophique qui occupent toujours des niches écologiques différentes et évitent ce faisant toute compétition interspécifique.

On se souviendra que le milieu étudié est déjà « exploité » à Polonnaruwa par 2 espèces de *Presbytis* qui se partagent les aliments végétaux disponibles suivant des modalités assez subtiles.

La niche écologique du Macaque de Ceylan doit donc nécessairement le différencier des *Presbytis* : De fait, c'est un chasseur de petites proies (Invertébrés surtout) ; bien que ces dernières ne constituent qu'une faible partie de son régime, nécessairement complété par des fruits, son comportement s'en trouve marqué par la nécessité de parcourir de vastes terrains de chasse. Il pourra donc prélever sur ces grandes superficies les fruits de végétaux dispersés et n'utiliser qu'une faible partie de leur production. La compétition avec les Semnopithèques disparaît de ce fait.

Le même système de partage des disponibilités alimentaires entre espèces semble exister dans toute la partie sud du continent indien où cohabitent le *Presbytis johnii* et le *P. entellus,* ainsi qu'une forme très voisine de Macaque à toque, le Macaque à bonnet *(Macaca radiata).* Cette dernière espèce forme des groupes atteignant 58 individus (Simonds, 1965) qui vivent sur des territoires dont la superficie peut dépasser 200 hectares.

Chez ces Macaques dont l'activité a lieu en grande partie au niveau du sol, la cohésion du groupe est nette. Il existe une hiérarchie évidente parmi les mâles, moins nette parmi les femelles. La toilette mutuelle (allogrooming) qui, chez les Primates, est d'autant plus apparente que le groupe est plus structuré, n'est pas conditionnée par la dominance et se fait préférentiellement entre individus de même sexe.

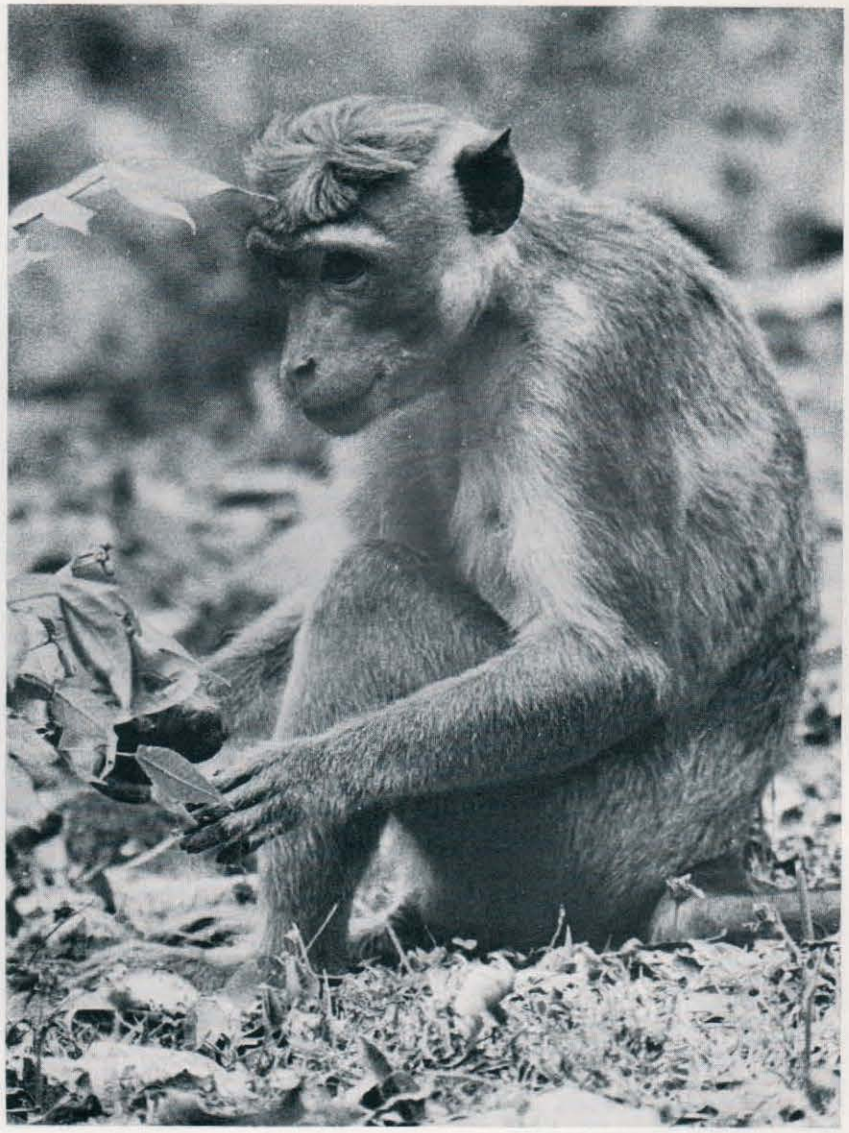


Figure 12. — *Macaca sinica* cherchant au sol et sur les feuilles des plantes basses, les petits invertébrés dont il se nourrit.

L'utilisation des abajoues pour stocker temporairement la nourriture permet aux Macaques d'aller collecter au sol certains fruits tombés, même dans des endroits très exposés, de les ramasser rapidement en prenant le minimum de risques et de remonter sur un arbre pour les manger. Mais les abajoues sont utilisées

même lorsqu'il n'y a pas de danger : dès que l'animal découvre une source de nourriture abondante, il commence systématiquement par les remplir.

L'adaptabilité de ces Macaques, en particulier de ceux qui vivent au voisinage des agglomérations, est bien connue ; leur régime alimentaire, d'un type « omnivore » peut varier considérablement d'un groupe à l'autre. Et la forme voisine, le Rhésus *(Macaca mulatta)* qui vit dans la partie nord du continent indien, a même développé des groupes qui se sont « urbanisés » (Singh, 1969).

L'étude des Macaques de Polonnaruwa entreprise par W. Dittus (1972) se poursuit encore et des comparaisons pourront être faites entre plusieurs groupes de cette forme de forêt sèche *(Macaca sinica sinica)*. Les sous-espèces des forêts humides de Ceylan : *Macaca sinica aurifrons* vivant à basse et moyenne altitude et *Macaca sinica opisthomelas*, forme au pelage plus long adapté aux forêts humides de haute altitude, ont pu être observées brièvement au cours de notre séjour.

Régime alimentaire des Macaques de Polonnaruwa.

Les moyennes que nous donnons ci-dessous sont basées sur les résultats d'un petit nombre d'heures d'observation (52 1/2), mais les données de W. Dittus (102 h d'observations « continues », avec la même technique) permettent une vérification et une bonne estimation de la variabilité du régime (1).

L'alimentation du Macaque à toque est plus délicate à observer que celle des *Presbytis* : ce Singe peut stocker très rapidement de grosses quantités d'aliments dans ses abajoues, et, l'identification des petites proies animales est aléatoire ; les poids que nous indiquons sont donc nécessairement approximatifs.

Les moyennes calculées sur les poids ingérés correspondent à 14 % de fleurs, de repousses ou de parties vertes de végétaux ; 77 % de fruits (graines, pulpe ou extrait, les parties fibreuses de certains fruits étant recrachées) ; 5 % de Champignons et 4 % de proies diverses.

Les fruits des espèces suivantes sont utilisés en quantité importante :

Ficus benghalensis
Schleichera oleosa
Grewia polygama
Glenniea unijuga
Drypetes sepiaria
Ficus amplissima

(1) Un calcul (qui reste encore approximatif, certains échantillons n'ayant pas encore été collectés), donne, pour les plus récentes observations de Dittus : 12 % de fleurs et parties vertes de végétaux ; 85 % de fruits ; 2 % de proies animales et 1 % de champignons. Il semblerait cependant que l'importance des dernières fractions soit sous-estimée.

Ficus retusa	*Alseodaphne semecarpifolia*
Polyalthia sp.	*Walsura piscidia*
Premna tomentosa	*Holoptelea integrifolia*
Garcinia spicata	*Canthium sp.*

Les repousses ou les feuilles (quelquefois le pétiole seul) d'un petit nombre d'espèces sont utilisées, notamment :

Strychnos potatorum	*Diospyros ovalifolia*
Randium dumetorum	*Cassia fistula*
Carissa spinarum	*Premna tomentosa*

Les fleurs de ce dernier petit arbre sont très appréciées. Les repousses de plantes herbacées et des Graminées (genre *Stenotaphrum*) sont également consommées en faible quantité.

Beaucoup de Champignons, notamment les espèces poussant sur les termitières, sont très recherchées pendant la saison des pluies.

Parmi les proies animales, les Chenilles constituent près de la moitié du total. Un Lépidoptère dont les larves se nourrissaient des feuilles d'*Adina* et se laissaient pendre sous les branches à l'extrémité de leur fil de soie était « pêché » par les Macaques qui tiraient très rapidement sur le fil pour remonter la Chenille. Cette collecte demandait chaque jour plusieurs heures aux Macaques qui contribuaient ainsi à la sauvegarde des réserves alimentaires du *Presbytis senex* en détruisant les parasites de l'*Adina* !

Les Termites sont guettés au moment de l'envol des individus ailés : un Macaque a pu ainsi en manger 120 g en 1 h 35, en les attrapant un par un (40 par minute) dès qu'ils sortaient. Ceci constitue la plus grosse fraction de nourriture animale que nous ayons vu absorber au cours d'une journée.

Les nids de Fourmis œcophylles sont dévastés, mais c'est là le fait de quelques Macaques seulement qui utilisent une « technique » particulière : l'animal qui s'approche rapidement sur la branche pour éviter les piqûres des Fourmis, va taper violemment sur le nid pour le faire tomber au sol. Il descend alors, attend que les Fourmis se dispersent, puis, d'un geste vif écarte le nid de feuilles « cousues » contenant le couvain, le reprend plus loin et le dévore entier.

Beaucoup d'Araignées et quelques Orthoptères sont capturés sur les arbres ou au sol ainsi que quelques petits Vertébrés, notamment des Geckos arboricoles et des Lézards (W. Dittus, comm. pers.).

Les Macaques peuvent parfois boire à des points d'eau, au cours de la saison sèche.

Nous les avons observés mangeant un peu de terre de termitière, comme les *Presbytis*, mais il semble bien que celle-ci soit

avalée accidentellement lorsqu'ils recherchent le mycelium des Champignons dans cette terre argileuse rendue meuble par la pluie.

Citons deux exemples de journées d'observation :

Le 7 juillet 1969, de 5 h 35 à 18 h 07 :

300 g de fruits de *Ficus benghalensis*,	
30 g de fruits de *Ficus retusa*,	
100 g de pulpe de fruit de *Schleichera*,	
10 g de pulpe grasse d'*Alseodaphne*,	15 g de chenilles diverses,
50 g de fruits secs de *Drypetes*,	5 g d'araignées et de pontes d'araignées.
40 g de pulpe desséchée du fruit de *Garcinia*.	
540 g de fruits (par excès, une partie des fruits de *Ficus* stockés dans les bajoues ayant été recrachée).	+ 20 g de proies animales.

(+ 10 g de grains de riz ramassés au sol)

Le 19 août 1969, de 8 h 05 à 12 h 00 et de 14 h 50 à 17 h 40 :

(d'après les notes de W. Dittus).

60 g de fleurs de *Premna*,	60 g de fruits de *Polyalthia*,
5 g de feuilles de *Carissa*,	40 g de fruits verts de *Premna*,
20 g d'extrémités de graminées,	2 g de graines sèches de *Drypetes*.
10 g de plantes herbacées diverses,	
2 g de repousses indéterminées.	
87 g de fleurs et feuilles.	+ 102 g de fruits.

+ 2 g de Champignons (*Aliurina ?*)
+ env. 5 g d'insectes divers.

La variabilité du régime est donc très importante, mais la proportion de fruits reste toujours élevée. Les restes de nourriture humaine (riz, noix de coco) sont toujours utilisés lorsque les Macaques ont l'occasion de s'en emparer.

Le Macaque recherche de préférence les fruits mûrs dont il ne prend que le jus en recrachant ce qui reste de la pulpe. Ce comportement, ainsi que la façon de rechercher les insectes dans les feuilles mortes qu'il déroule et dans la litière du sous-bois qu'il remue et examine, correspond très exactement à ce que nous avons observé chez les *Cebus capucinus* de Barro Colorado.

La convergence entre ces deux genres est également nette sur de nombreux autres aspects du comportement.

Pesant 4 à 6 kg, le Macaque utilise quotidiennement 200 à 500 g d'une nourriture assez variable de composition, mais beaucoup plus « riche » que celle des *Presbytis*.

Les disponibilités alimentaires pour le Macaque.

Les domaines vitaux des groupes de Macaques de Polonnaruwa s'étendent sur des surfaces débordant le périmètre où nous avons étudié en détail la répartition des espèces végétales.

La figure 13 montre les limites territoriales entre deux groupes (d'après les observations de Dittus de 1969 : au Nord, « troop A », et, plus au Sud, la « South Gate troop » dans la nomenclature de cet auteur).

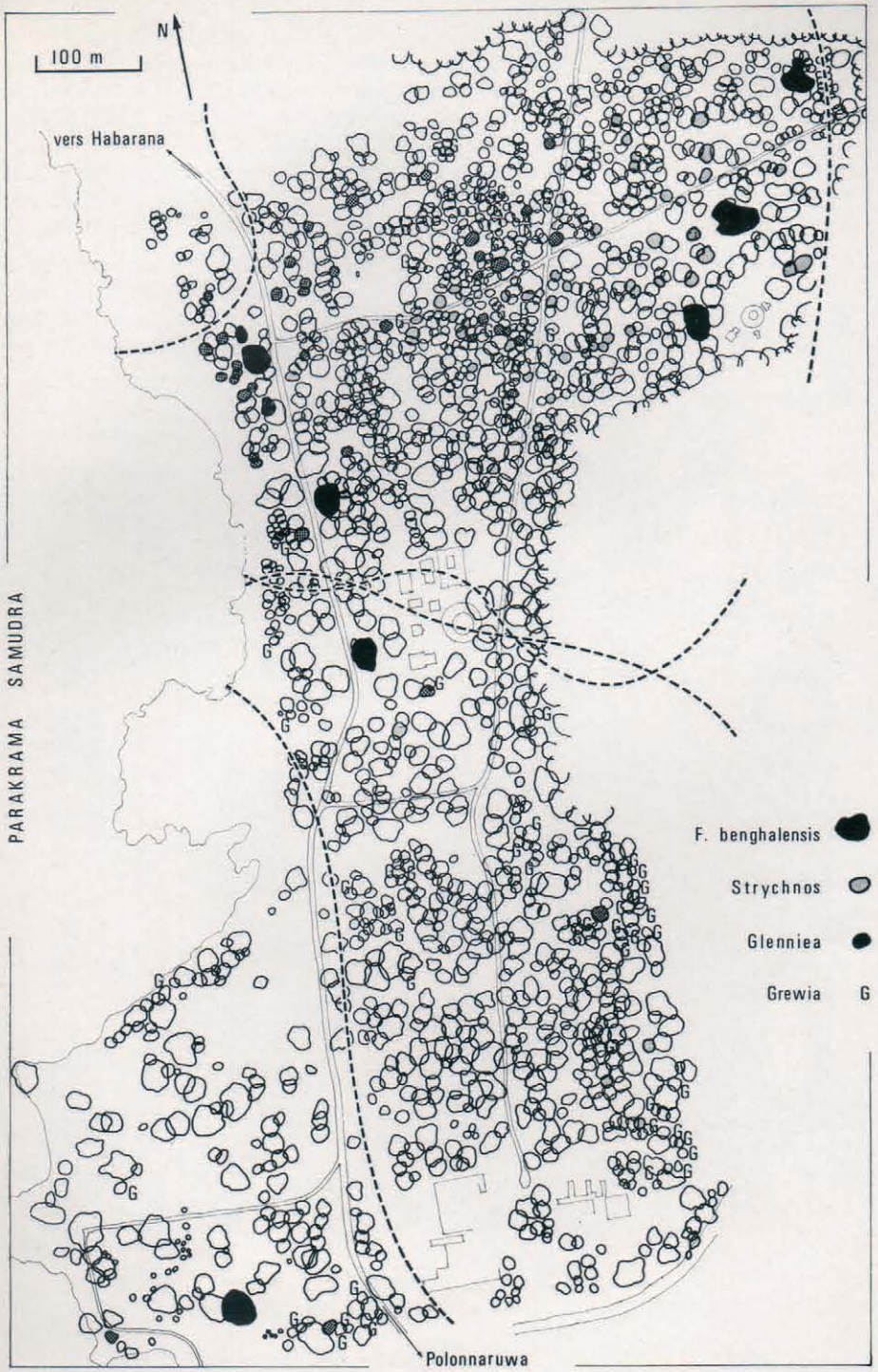
Il n'est pas nécessaire de calculer les disponibilités alimentaires pour voir qu'elles dépassent très largement les besoins, comme dans le cas du *Cebus* de Barro-Colorado. Nous ne parlons ici, bien sûr, que de la production végétale.

Le groupe du Nord (13 individus), dont la surface territoriale atteint 45 ha, avec 30 ha définis comme « surface exploitée » en tenant compte des superpositions avec les territoires voisins, dispose de plus de 2 tonnes de matière alimentaire avec la seule pulpe du fruit de *Schleichera oleosa* et d'un poids beaucoup plus important de *Drypetes* et de *Ficus* (voir les données du Tableau II).

Au Sud, pour le groupe de 12 Macaques qui n'occupe pas plus de 30 ha (1) dont 25 ha de « surface exploitée », les disponibilités en fruits sont encore approximativement 100 fois supérieures à la consommation.

(1) Les limites territoriales ne peuvent être représentées que d'une façon relative à la période d'observation, comme dans le cas des autres espèces. Elles sont assez stables chez les Macaques mais le tracé de la Figure 14 ne montre pas toutes les superpositions entre les territoires observées ensuite par Dittus ; les calculs de superficie que nous en donnons en tiennent compte.

Figure 13. — Limites des territoires de deux groupes de *Macaca sinica* (d'après W. Dittus, 1972) sur le terrain d'étude de Polonnaruwa, où nous avons représenté les couronnes des arbres, en vue aérienne, comme sur les figures 7 et 10. Ces territoires de Macaques englobent de grandes parties de la forêt, hors de la zone étudiée en détail, et leurs limites ont sensiblement varié en cours d'année (voir texte).
Nous mettons en évidence ici la dispersion relative de certaines espèces très utilisée par les Macaques : *Ficus benghalensis* dont les fruits forment une importante fraction du régime alimentaire ; *Strychnos potatorum* (Loganiacée), l'un des rares arbres dont ils consomment les feuilles ; *Glenniea unijuga*, Sapindacée dont ils consomment les fruits, localisée essentiellement dans la partie Nord ; *Grewia polygama*, Tiliacée plus largement distribuée dont les Macaques collectent les fruits petits et nombreux.



(Lire la légende du cliché page ci-contre.)

Cela montre, ainsi que nous le disions plus haut, que les Macaques n'entrent pratiquement jamais en compétition avec les *Presbytis*, d'un point de vue écologique. Mais la faible fraction de la production de leur domaine vital qu'ils utilisent est davantage « choisie », et il n'est pas démontré qu'ils puissent la récolter sur une surface plus petite. La figure 13 montre l'irrégularité de répartition d'espèces végétales très utilisées par le Macaque ; ce Singe ne peut les trouver que sur un terrain suffisamemnt vaste.

C'est cependant la recherche des aliments animaux qui, comme dans le genre *Cebus*, semble conditionner l'étendue de leur domaine vital. Et, ainsi que nous l'avons remarqué au cours de l'étude du *Loris* effectuée à Polonnaruwa en collaboration avec J.J. Petter (1970), le milieu est pauvre en insectes (comparé, par exemple, au même type de forêt à Madagascar).

Figure 14. — Macaque cherchant les fruits d'un arbuste du sous-bois, du genre *Canthium* (Rubiacée), très épineux.

OBSERVATION SUR LES MACAQUES DES FORÊTS HUMIDES.

Comme pour les autres espèces de Primates de Ceylan, les densités de population du Macaque sont nettement plus faibles dans les autres types de forêt qu'à Polonnaruwa.

Nous avons pu voir *M. sinica aurifons*, dans la forêt de Sinharadja, se nourrissant des gros fruits de *Cyathocalyx zeylanicus*. Le groupe, signalé en des points éloignés, semblait se déplacer sur plusieurs centaines d'hectares.

M. sinica opisthomelas était très difficile à suivre et à retrouver dans la forêt proche d'Horton Plains en raison également de l'étendue du domaine vital du groupe. En dehors des insectes impossibles à identifier qu'ils recherchaient dans la litière, ces Macaques mangeaient les boutons floraux d'une composée très commune, *Crassocephalum crepidioides*.

Une étude très précise de Suzuki (1965) fournit l'un des rares points de comparaison que l'on puisse trouver dans la bibliographie. Elle porte sur le Macaque japonais, *Macaca fuscata* qui diffère considérablement des autres Macaques d'Asie. Son régime alimentaire est formé essentiellement des parties vertes de végétaux (Carex, feuilles de nombreux arbres) ou d'écorces, et l'auteur a pu établir un très beau diagramme montrant les changements de régime en cours d'année. La variabilité entre les groupes vivant à différentes altitudes montre dans ce cas le pouvoir d'adaptation d'une espèce qui peut supporter des hivers rigoureux.

V — DISCUSSION

Les liens trophiques et chorologiques de l'ensemble des populations animales avec le milieu végétal doivent être d'abord considérés : la stabilité et l'avenir même des populations en dépend. A Polonnaruwa, l'impact trophique des seuls Primates, est, nous l'avons vu, le facteur le plus important. Un certain nombre de Mammifères (dont les gros prédateurs) ont été évincés par suite des différentes activités humaines et les populations de Singes ont atteint par la suite leur maximum de densité.

Les deux *Presbytis* folivores effectuent une sorte de « taille » permanente des végétaux qui, dans une certaine mesure, peut augmenter la production (de nouvelles repousses apparaissent rapidement après que les Entelles ont « pillé » toutes les jeunes feuilles). Cette action est assez intense pour que la forme des arbres en soit affectée : le *Streblus asper* dont les apex sont régulièrement coupés prend l'allure arrondie d'un arbuste taillé par un jardinier. Oppenheimer (1969) a pu démontrer ainsi que même des arbres de forêt humide pouvaient avoir leur port considérablement modifié par l'action externe des Primates.

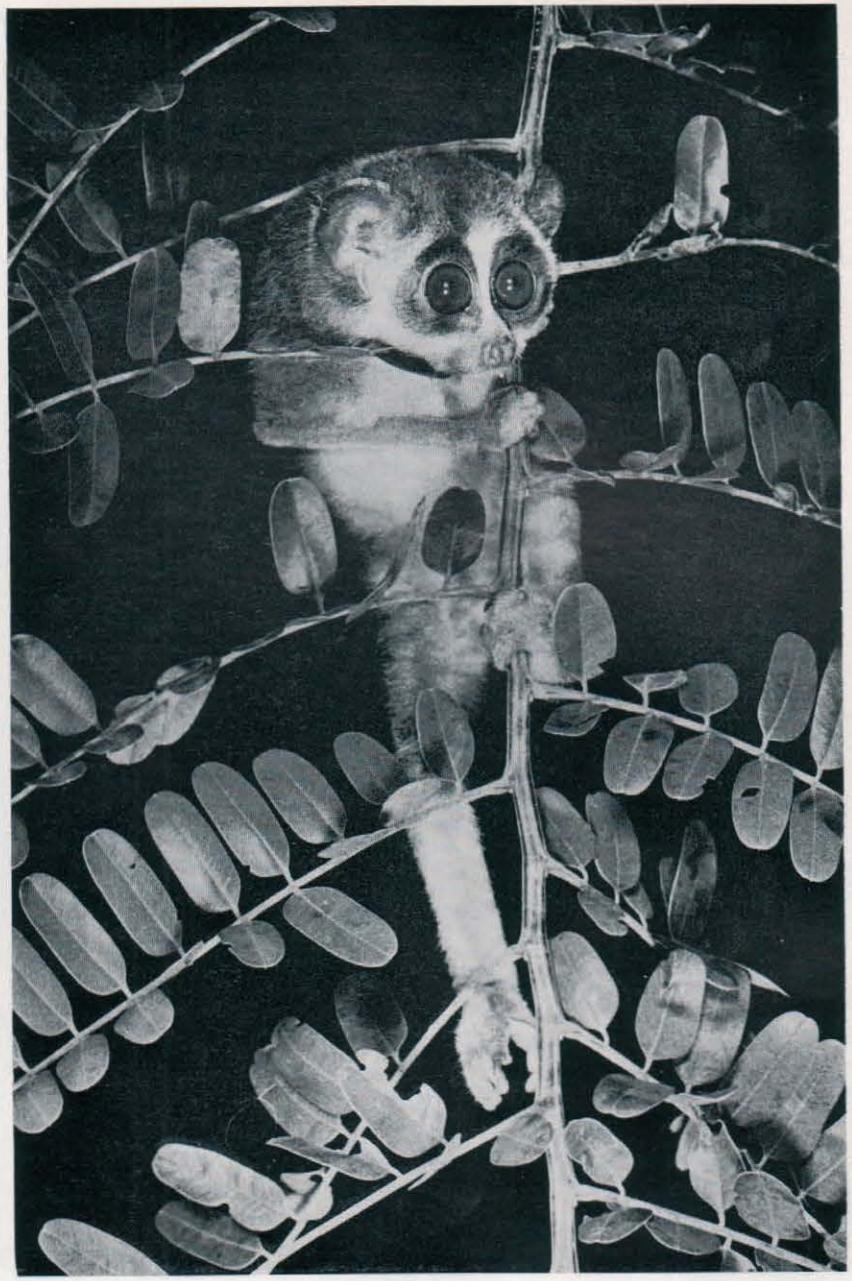


Figure 15. — Loris tardigrade se déplaçant sur une branche de *Cassia roxburghii*.

Les frugivores dispersent les graines. Nous n'avons pas recommencé d'expériences sur ce point précis, bien établi chez les Primates de Barro Colorado (Hladik et Hladik, 1969). Un grand nombre d'espèces d'oiseaux frugivores interviennent également, ainsi que certaines Chauves-souris du genre *Pteropus* que nous avons observées en grand nombre au moment de la fructification de *Ficus religiosa*. La régénération des espèces dont ces Vertébrés se nourrissent se fait normalement par endozoochorie, grâce au flux de dispersion très important de ces semences (1).

Les disponibilités en fruits de la forêt de Polonnaruwa constituent un facteur limitant des populations de Primates. Le comportement intervient dans cette limitation (Watson et Moss, 1970) et les différences subtiles que l'on constate entre les groupes d'une même espèce (surtout l'Entelle) en sont la preuve.

Les préférences spécifiques relèvent du mécanisme écologique habituel de la « niche alimentaire » dont l'existence a été constatée aussi bien à Barro Colorado (voir ci-dessous) que dans les forêts malaises où Chivers (1971) a montré comment le Gibbon se différencie du Siamang par un régime plus folivore (voir aussi Mac Clure, 1964 et Harrison, 1962).

En ce qui concerne l'utilisation des petits Invertébrés et autres proies disponibles, nous avons mentionné la présence du *Loris tardigradus* à Polonnaruwa (Fig. 15). Au cours de l'étude citée plus haut, nous avons pu constater que le Loris était spécialisé dans la recherche de proies négligées par les autres Mammifères : très petits Insectes, Myriapodes ou Arachnides dont beaucoup ont une odeur répulsive. La présence d'une abondante faune d'oiseaux insectivores doit également être notée ; elle entre partiellement en compétition avec le Loris et le Macaque.

Les niches écologiques des quatre espèces de Primates de Ceylan, assez étroitement délimitées, sont évoquées par la fig. 16 où nous avons résumé toutes les informations dont nous disposions concernant leur régime naturel et ses variations.

Comparativement à Barro Colorado, l'exploitation des ressources alimentaires par les Mammifères de Polonnaruwa présente de nombreux points communs. Nous avons déjà mis en lumière certaines convergences, notamment entre le Macaque à toque et le Sajou, qui bien qu'ils se nourrissent essentiellement tous deux de fruits, nomadisent sur de vastes domaines destinés essentiellement à la recherche des petites proies. Le type extrême d'Insectivore qu'est le *Loris* n'a pas son équivalent Primate à Barro Colorado où d'autres Mammifères le remplacent. Les *Pres-*

(1) Sur le site archéologique de Polonnaruwa, la régénération ne se fait plus car les jeunes plantes du sous-bois sont régulièrement coupées. La forêt est vouée à disparaître à cause de l'action, d'ailleurs très logique, du Service Archéologique qui protège les monuments contre l'envahissement de la végétation.

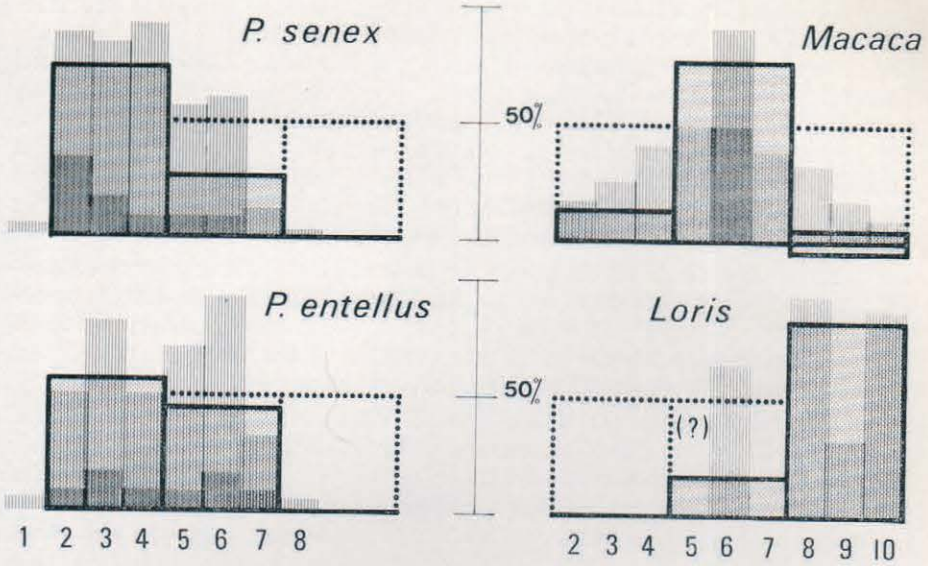


Figure 16. — Diagrammes de comparaison des choix alimentaires naturels des Primates de Polonnaruwa.

Les surfaces grisées sont proportionnelles aux poids ingérés des principales catégories d'aliments naturels : parties végétatives et fleurs (carré de gauche), fruits (carré central) et proies diverses (carré de droite).

Ces principales catégories ont été subdivisées pour mettre en évidence la variabilité : pourcentages maximum et minimum observés, représenté par les colonnes en hachures (selon les conventions déjà employées : diététogrammes *in* Hladik et Hladik, 1969).

1 - Eléments minéraux (terre ou argile) occasionnellement mangés.
2 - Feuilles et écorces.
3 - Bourgeons, repousses et jeunes feuilles.
4 - Fleurs, boutons floraux et gommes.
} parties végétatives et fleurs
5 - Fruits immatures.
6 - Pulpe de fruit aqueux, plus ou moins sucrée.
7 - Pulpe grasse et graines.
} fruits
8 - Œufs, cocons et petits Arthropodes.
9 - Arthropodes divers (surtout Orthoptères).
10 - Batraciens, Reptiles et Mammifères.
} diverses proies

Pour le Macaque, nous avons figuré au-dessous de ce dernier ensemble, la proportion des champignons ingérés, afin de ne pas modifier la présentation de ces diagrammes comparatifs.

bytis sont aussi différents entre eux, sur le plan des choix alimentaires, que le sont l'Atèle et le Hurleur : la différence porte sur les proportions relatives des feuilles et des fruits dans leur régime, avec des préférences et un choix beaucoup plus limité chez la forme folivore. Mais les Singes d'Amérique sont moins spécialisés

que les Colobinae : A Barro Colorado, la fonction de folivore vrai est remplie non par un Primate, mais par un Edenté : le *Bradypus*.

L'écosystème de Polonnaruwa est, comme nous l'avons vu, relativement simplifié à cause des interventions successives de l'Homme. L'exemple de Wilpattu où sont présents les herbivores et carnivores terrestres, illustre mieux la structure écologique des forêts de zone tropicale sèche. Elle reste relativement simple, comparée à celle des forêts sempervirentes où le fractionnement des niches écologiques est extrême : on trouve dans ce dernier cas toujours plusieurs folivores arboricoles (Paresseux en Amérique ; Daman et Colobes en Afrique) tandis que les frugivores arboricoles se partagent les ressources selon des spécialisations plus subtiles : Hurleur, Atèle, Sajou et Tamarin en Amérique, et, en Afrique, les Cercocèbes, Cercopithèques, Mandrill et Talapoin auxquels se joignent, dans chacun des cas, un carnivore se nourrissant de fruits (Coati américain et Nandinie africaine).

L'apparente « dispersion » du *Presbytis senex vetulus* ainsi que celle que l'on observe pour le *Macaca sinica aurifrons* (1) dans les forêts sempervirentes de Ceylan serait à rapprocher de ces dernières structures où les spécialisations animales se font plus précises dans un milieu plus complexe, bien qu'à Ceylan on ne trouve pas toutes les formes animales représentant l'ensemble de ces spécialisations.

On notera que la biomasse des folivores atteint, à Polonnaruwa, un chiffre comparable au total trouvé par Eisenberg et Lockhart (1971) en période de concentration maximale des Herbivores dans les parties les plus humides de Wilpattu : 29,4 kg par hectare ; et à Polonnaruwa, le *Presbytis entellus* (env. 15 kg par ha) et le *P. senex* (env. 10 kg par ha) constituent l'essentiel de la biomasse mammalienne puisque, sur le périmètre étudié, le Macaque ne représente que 2,5 kg à l'hectare et le *Loris* pas plus de 0,25 kg par ha.

Les biomasses calculées par Eisenberg, Muckenhirn et Rudran (1972) pour Polonnaruwa et Wilpattu, concernent de plus vastes surfaces que les sondages ponctuels que nous mentionnons ci-dessus ; elles sont respectivement de :

	Polonnaruwa	Wilpattu
Macaca sinica	1,9 kg/ha	0,01 kg/ha
Presbytis entellus	7,3 kg/ha	0,9 kg/ha
Presbytis senex	14,5 kg/ha	

(1) La biomasse de ce Macaque, d'environ 0,5 kg par hectare, est du même ordre de grandeur que celle du *Cebus capucinus* qui, dans la forêt dense de Barro-Colorado, occupe la même niche écologique.

Les surfaces où ces moyennes ont été calculées incluent des parties beaucoup plus pauvres que les secteurs où nous avons travaillé, choisis précisément à cause de l'abondance de la faune. Cela est particulièrement net pour Wilpattu où, dans les parties denses décrites dans le présent exposé, et d'après les observations de N. Muckenhirn, la biomasse des Entelles peut localement atteindre 10 à 15 kg par ha et celle des Macaques 2,5 kg : chiffres avoisinant ceux de Polonnaruwa, dans une forêt où la production est seulement légèrement inférieure. Ceci montre que la densité des populations tend à s'équilibrer davantage en fonction des ressources alimentaires que par l'action des prédateurs (présents uniquement à Wilpattu) qui ne s'attaquent guère qu'aux animaux affaiblis ou aux jeunes.

La répartition des Mammifères et leur statut écologique dans les forêts tropicales humides sont encore trop mal connus pour que l'on puisse affirmer que la répartition des disponibilités alimentaires s'y effectue selon un processus aussi rigoureux que dans les forêts sèches de Ceylan. Un argument plaide dans ce sens : à Madagascar, les biomasses des Lémuriens folivores qui n'ont pas de concurrents sont du même ordre de grandeur dans la forêt humide et dans les « forêts-galeries » du Sud, très comparables au biotope de Polonnaruwa (Charles-Dominique et Hladik, 1971). D'autres travaux en cours dans la forêt dense équatoriale du Gabon permettront de préciser les relations complexes aux différents niveaux trophiques et de mener plus loin cette étude comparative.

RESUME

Les résultats présentés s'intègrent dans le programme de primatologie du « Smithsonian Biological Program in Ceylon », ce qui nous a permis d'utiliser les données collectées par plusieurs chercheurs intégrés dans ce projet et d'aborder ainsi sur un plan général les problèmes d'écologie relatifs aux populations de Primates.

Notre travail concerne plus spécialement le régime alimentaire naturel des quatre espèces de Primates étudiées dans une station de terrain privilégiée : le site archéologique de Polonnaruwa, où le sous-bois de la forêt a été partiellement dégagé, ce qui permet l'observation très précise des prises de nourriture sans que les habitudes alimentaires des diverses espèces en soit trop perturbées.

Toutes les espèces arborescentes (consommées, presque toutes, par les Primates) ont été déterminées et leur carte de répartition a été établie pour une surface de 54,5 hectares longue de 2 km. Nous avons pu ainsi estimer la production des différents types de nourriture en appliquant les méthodes de mesure décrites. Les échantillons alimentaires ont été collectés et fixés pour préciser, à la suite des analyses biochimiques, la composition des régimes alimentaires naturels dont nous ne présentons ici qu'une première description.

Le *Presbytis senex* se nourrit de feuilles matures et de repousses (60 %), de fleurs (12 %) et de fruits (28 %). La production minimum sur les petits territoires des groupes de cette espèce, à Polonnaruwa, n'excède pas, dans un cas, deux fois la quantité de nourriture qui leur est nécessaire ; et la densité des animaux semble ainsi dépasser le maximum possible, si l'on considère qu'une trop grande fraction des feuilles et des repousses des arbres ne peut être utilisée sans compromettre leur production à venir. Pour la plupart des autres groupes de cette espèce, la répartition des disponibilités alimentaires est à peu près régulière.

La seconde espèce de Langur, le *Presbytis entellus* dont le régime alimentaire ne diffère pas beaucoup de celui de la première (48 % de feuilles et de repousses, 7 % de fleurs et 45 % de fruits), utilise surtout la production d'un grand nombre d'arbres non consommés communément par le *P. senex*. Ce régime, un peu plus complexe, correspond à l'utilisation par les groupes plus nombreux de *P. entellus*, de plus vastes territoires où se trouve disponible une plus grande variété de végétaux. Sur le terrain d'étude, les biomasses des deux espèces de *Presbytis* sont sensiblement égales (10 à 15 kg par hectare) et l'exploitation des ressources alimentaires montre que cela correspond à un maximum de densité de mammifères folivores, avec des délimitations assez subtiles entre les niches écologiques des deux espèces.

Le Macaque à toque, *Macaca sinica*, dont le régime naturel est fort différent de celui des Langurs (14 % de feuilles et fleurs ; 77 % de fruits, 5 % de champignons et 4 % de proies animales ; avec des variations sensibles entre les groupes), se répartit aussi de manière différente : le territoire de chaque groupe est nécessairement très vaste pour permettre la capture d'une quantité suffisante de petites proies. En conséquence, les Macaques n'utilisent qu'une faible fraction des fruits disponibles et n'entrent pas en compétition avec les précédentes espèces.

Un Lémurien nocturne, *Loris tardigradus*, sympatrique des autres espèces de Primates, utilise essentiellement les petites proies négligées par les Macaques.

La biomasse totale des Primates à Polonnaruwa est excessivement élevée (environ 27 kg par hectare) et elle représente la quasi totalité de la biomasse mammalienne. Les comparaisons que nous avons pu faire avec les autres forêts de Ceylan (forêt de zone sèche ; forêt d'altitude et forêt dense sempervirente) montrent que des écosystèmes plus complexes permettent d'atteindre ou de dépasser cet ordre de grandeur.

SUMMARY

This study forms part of the Smithsonian Primate Survey in Ceylon.

The majority of observations on the nutrition of different species of Primates were carried out at a field station at Polonnaruwa, Ceylon, where the forest undergrowth was partly cleared : partial clearing does not greatly interfere with Primate feeding habits and facilitates precise observation. All woody species in an area of 54.5 hectares were mapped. The production of the different types of food available in the study area was estimated. Consideration of the home ranges of the different groups of Primate species permitted clarification of the problems of food supply, ecological niche and competition.

Preliminary data on the natural diets of Primate species is given. The diet of the purple faced Langur, *Presbytis senex*, is composed of 60 % mature, leaves and shoots, 12 % flowers and 28 % fruits. In the small territories of the different groups of Polonnaruwa, a minimum estimate of the food available in one case was as low as two times the annual food requirement. Considering that leaves or shoots cannot be eaten in large proportion without compromising the future crop, this example seems to exceed the maximum permissible density of animals. In most cases, the repartition of food available in the territories of *P. senex* is fairly regular and the density of these langurs approaches a maximum.

The diet of the second species of Langur, *Prebytis entellus*, does not differ greatly from that of the first species (48 % leaves and shoots ; 7 % flowers and 45 % fruits). However *P. entellus* ingests larger quantities of food from certain tree species that are not commonly used by *P. senex* as a food source. The grey langur lives in larger groups with larger territories. In the study area, the fresh weight biomass of each species is of the same order of magnitude, 10 to 12 Kg per hectare. The exploitation of food resources indicates that this represents a maximum standing crop for folivorous mammals, with subtle differences existing between the ecological niches of the two species of Langurs.

The natural diet of the Toque Macaque, *Macaca sinica*, is of a very different type (14 % leaves and flowers ; 77 % fruits ; 5 % fungae and 4 % animal prey). This species also has a very different type of distribution : the groups have larger territories within which they forage for animal prey and use a very small proportion of the fruits available. Consequently, there is apparently no competition with the other species, at least as regards food resources.

One nocturnal species of prosimian, the slender Loris, *Loris tardigradus* — occurs in the same area but feeds on types of prey that are generally ignored by the Macaques.

In the forest of Polonnaruwa, the total fresh weight Primate biomass (circa 27 Kg per hectare) is high and represents the major proportion of the total mammal biomass. These findings in Polonnaruwa are compared with those for other types of forest in Ceylon (dry, montane and moist evergreen forests) where comparative data have been gathered.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier ici le Dr J.F. Eisenberg, organisateur du *Primate Survey* du *Smithsonian Biological Programme in Ceylon* (Grant SFG-9-7004 (2) et NIH Grant MH 15673), qui nous a invité à participer à ce travail d'équipe. Non seulement il nous a aidé de maintes façons, mais il a bien voulu faire bénéficier notre manuscrit de ses critiques. Nous voudrions aussi dire toute notre gratitude à nos collègues S. Ripley, N. Muckenhirn, G. Manley, W. Dittus et R. Rudran pour leur aide et leur collaboration.

Nous ne saurions également oublier M. le Professeur H. Crusz, de l'Université de Ceylan (Peradeniya), qui nous a accueilli au Département de Zoologie et encouragé à travailler avec ses étudiants MM. P. Amerasinghe et B.W.B. van Cuylenberg. Nous n'oublions pas enfin notre sympathique assistant M. Pereira qui nous a rendu tant de services sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

ABEYWICKRAMA, B.A. (1959). — A provisional Check List of the flowering Plants of Ceylon. *Ceylon Journal of Science*, 2 (2) : 119-240.

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.

BERNHARD, F. (1970). — Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Oecologia Plantarum*, 5 : 247-266.

BERNSTEIN, I.S. (1968). — The Lutong of Kuala Selangor. *Behaviour*, 32 (I) : 1-16.

BRAY, J.R. ; GORHAM, E. (1964). — Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, 2 : 101-157.

CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Eco-Ethologie des Prosimiens du Gabon. *Biologia Gabonica*, 7 : 121-228.

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. (1969). — On the daily behaviour and spacing of Howling Monkey groups. *Folia Primatologica*, 10 : 48-102.

CHIVERS, D.J. (1971). — The Malayan Siamang. *Malayan Nature Journal*, 24 : 78-86.

CHIVERS, D.J. (1972). — The Siamang and the Gibbon in Malaya - in Rumbaugh, D. Series on the Gibbon (sous presse).

DITTUS, W. (1972). — Behavior of the Toque Macaque, *Macaca sinica* - Ph. D. Thesis - University of Maryland (en préparation).

EISENBERG, J.F. et LOCKHART, M.C. (1972). — An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithsonian Contrib. Zool.*, 101 : 1-118.

EISENBERG, J.F. et MCKAY, G.M. (1970). — An Annotated Checklist of the Recent Mammals of Ceylon with Keys to the species. *The Ceylon Journal of Science, Biological Sciences,* 8 (2) : 69-99.

EISENBERG, J.F. ; MUCKENHIRN, N.A. et RUDRAN, R. (1972). — The Relationship between ecology and Social Structures in Primates. *Science* (sous presse).

GAUSSEN, H. ; LEGRIS, P. ; VIART, M., et LABROUE, L. (1965). — Notice de la feuille Ceylon. *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry, Hors Série,* 5, 79 pages.

HARRISON, J.L. (1962). — The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology,* 31 : 53-63.

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

HLADIK, A. et HLADIK, C.M. (1972). — Estimation comparative de la production primaire dans quatre types de forêts de Ceylan, en fonction de la répartition des espèces végétales et animales (En préparation).

HLADIK, C.M. ; CHARLES-DOMINIQUE, P. ; VALDEBOUZE, P. ; DELORT-LAVAL, J. et FLANZY, J. (1971). — La Caecotrophie chez un Primate phyllophage du genre *Lepilemur* et les corrélations avec les particularités de son appareil digestif. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences,* Paris : Série D, 272 : 3191-3194.

HLADIK, C.M. et DUBOST, G. (1971). — Les gros Mammifères de la Réserve de Wilpattu à Ceylan (première partie). *Science et Nature,* 103 : 7-17.

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.

JAY, P. (1965). — The Common Langur of North India, in : DeVore I. *Primate Behavior ; Field Studies of Monkeys and Apes,* New York, Holt, pp. 197-249.

KOELMEYER, K.O. (1960). — The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. Part. II. *The Ceylon Forester,* 4 (4) : 308-364.

KUHN, H.J. (1964). — Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen (Colobinae). *Folia Primatologica,* 2 : 193-221.

MAC CLURE, H.E. (1964). — Some observations of Primates in Climax Dipterocarp Forest near Kuala Lumpur, Malaya. *Primates,* 5 (3-4) : 39-58.

MANLEY, G. (1972). — Aspects of the ecology of *Presbytis senex* (en préparation).

MOIR, R.J. (1967). — Ruminant digestion and evolution, in Code, C.F. *Handbook of Physiology. Section 6 : Alimentary canal.* Washington, American Physiological Society, pp. 2673-2694.

MUCKENHIRN, N.A. (1972). — Interspecific relationship of predator *(Panthera pardus)* and prey *(Presbytis entellus)* in the dry zone of Ceylon. Unpublished Ph. D. Thesis, University of Maryland.

MUCKENHIRN, N.A. et EISENBERG, J.F. (1971). — Spacing and Predation by the Ceylon Leopard *(Panthera pardus fusca)* International Symposium on the world cats ; Laguna Hills. California.

MUELLER-DOMBOIS, D. (1969). — Ecogeographic analysis of a climate map of Ceylon with particular reference to vegetation. *The Ceylon Forester,* N.S., 8.

MUELLER-DOMBOIS, D. (1969). — Vegetation Map of Wilpattu National Park (drafted by K.S. Fernando).

NAPIER, J.R. et NAPIER, P.H. (1967). — *A Handbook of Living Primates.* London and New York, Academic Press.

OBOUSSIER, H. et MAYDELL, G.A. von (1960). — Zur Kenntnis von *Presbytis entellus* (Dufresnes, 1797). *Zoologisches Anzeiger,* 164 : 141-154.

OPPENHEIMER, J.R. et LANG, G.E. (1969). — Cebus Monkeys : Effect on Branching of Gustavia trees. *Science,* 165 : 187-188.

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 (3) : 394-409.

POIRIER, F.E. (1969). — Behavioral flexibility and intertroop variation among Nilgiri Langurs *(Presbytis Johnii)* of South India. *Folia Primatologica,* 11 : 119-133.

POIRIER, F.E. (1970). — The Nilgiri Langur *(Presbytis johnii)* of South India. In : Rosenblum, L.A. : *Primate Behavior. Developments in Field and Laboratory Research.* Vol. I. New York and London, Academic Press : 251-383.

RAPP, M. (1969). — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : La forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Œcologia Plantarum,* 4 : 377-410.

RIPLEY, S. (1967). — Intertroop encounters among Ceylon Gray Langurs *(Presbytis entellus).* In : Altmann, S.A., *Social communication among Primates,* Chicago and London, The University of Chicago Press, pp. 237-253.

RIPLEY, S. (1970). — Leaves and leaf Monkeys. The Social organization of Foraging in Gray Langurs *Presbytis entellus thersites.* In : Napier, J.R. et Napier, P.H. : *Old world Monkeys.* New York and London, Academic Press, pp. 481-509.

ROBYNS, A. (1970). — Revision of the genus *Cullenia* Wight (Bombacaceae-Durioneae). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique,* 40 : 241-254.

RUDRAN, R. (1970). — Aspects of Ecology of two subspecies of Purple-faced Langurs *(Presbytis senex). M. Sc. Thesis, University of Ceylon,* Colombo.

SIMONDS, P.E. (1965). — The Bonnet Macaque in South India. In : DeVore, I. *Primate Behavior. Field Studies of Monkeys and Apes.* New York, Holt, pp. 175-196.

SINGH, S.D. (1969). — Urban Monkeys. *Scientific American,* 221 (I) : 108-115.

SUGIYAMA, Y., YOSHIBA, K. et PATHASARATHY, M.D. (1965). — Home Range, mating season, Male Group and inter-troop relations in Hanuman Langurs *(Presbytis entellus). Primates,* 6 : 73-106.

SUZUKI, A. (1965). — An Ecological Study of Wild Japanese Monkeys in Snowy Areas focused on their Food Habits. *Primates,* 6 : 31-72.

THORINGTON, R.W. (1970). — Feeding behavior of Nonhuman Primates in the Wild. In : Harris, R.S. *Feeding and Nutrition of Nonhuman Primates.* New York and London, Academic Press, pp. 15-27.

TRIMEN, H. (1893-1931). — *A Handbook to the Flora of Ceylon.* London, Dulau & Co, 1-5 (1893-1900) ; 6 (1931). Supplement by A.H.G. Alston.

WATSON, A. et MOSS, R. 1970). — Dominance spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In : Watson, A. *Animal Populations in Relation to their Food Resources.* Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh : pp. 167-220.

WORTHINGTON, T.B. (1959). — *Ceylon trees.* Colombo, the Colombo Apothecaries Co.

YOSHIBA, K. (1967). — An Ecological Study of Hanuman Langurs, *Presbytis entellus Primates,* 8 : 127-154.