



HAL
open science

Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise

Claude Marcel Hladik

► **To cite this version:**

Claude Marcel Hladik. Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. *La Terre et la Vie*, 1973, 27, pp.343-413. hal-00561681

HAL Id: hal-00561681

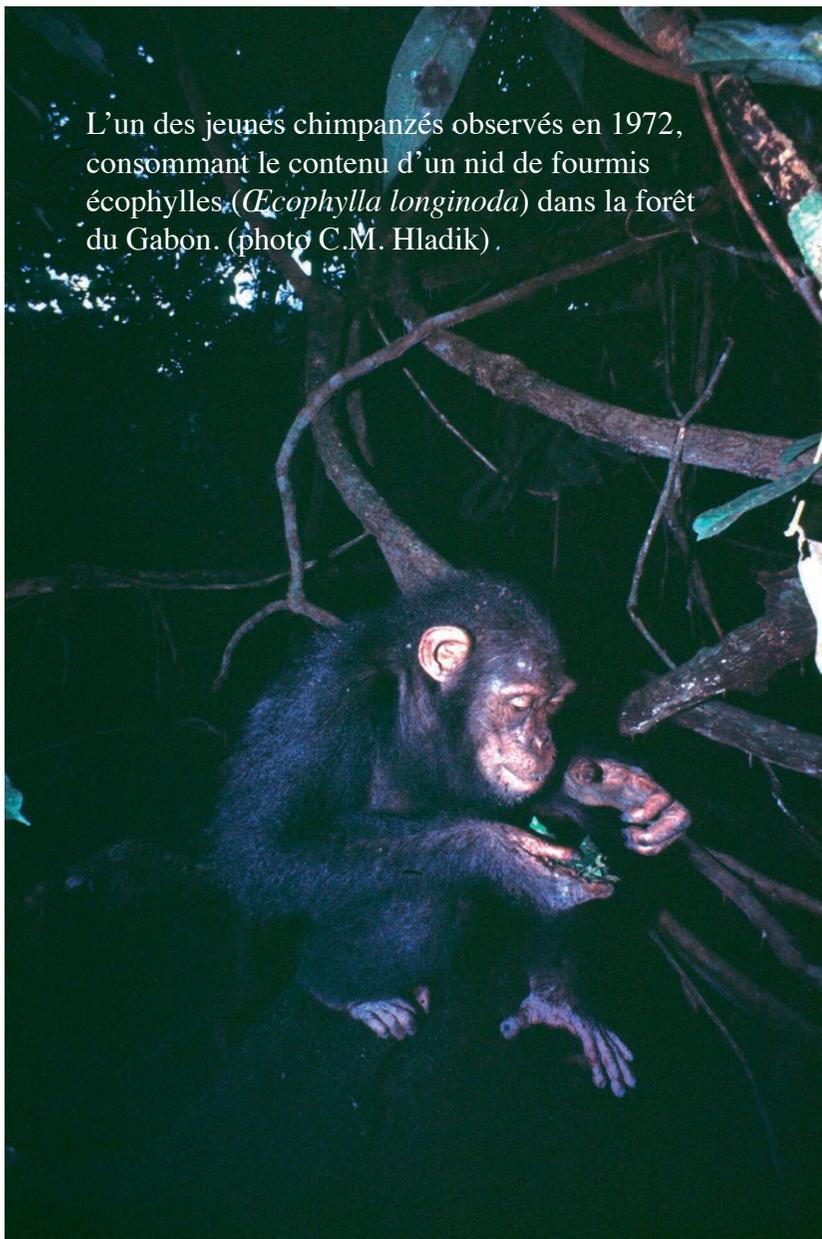
<https://hal.science/hal-00561681>

Submitted on 9 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. (1973) — Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27 : 343-413.



L'un des jeunes chimpanzés observés en 1972, consommant le contenu d'un nid de fourmis écophylles (*Ecophylla longinoda*) dans la forêt du Gabon. (photo C.M. Hladik).

ALIMENTATION ET ACTIVITE D'UN GROUPE
DE CHIMPANZES
REINTRODUITS EN FORET GABONAISE

par C.M. HLADIK

C.N.R.S. Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie équatoriale.
Makokou (Gabon) *

Dans le cadre de nos recherches sur les adaptations au régime alimentaire chez les Primates, nous avons déjà traité dans la présente revue, des Singes d'Amérique Centrale (HLADIK et HLADIK, 1969), de ceux d'Asie (HLADIK et HLADIK, 1972) ainsi que d'une espèce de Lémurien malgache (CHARLES-DOMINIQUE et HLADIK, 1971). Nous venons de mettre à profit un séjour d'un an (juillet 1971 - juillet 1972) au Laboratoire C.N.R.S. de Makokou, pour observer dans une même optique un groupe de Chimpanzés *Pan troglodytes troglodytes*.

Les observations ont porté sur un petit groupe d'animaux replacés dans le milieu naturel après un séjour plus ou moins long en élevage au laboratoire, faisant suite à leur capture dans les forêts des environs de Makokou. Les avantages d'une étude sur des animaux qui ne sont pas entièrement sauvages apparaîtront évidents aux personnes connaissant la forêt du Gabon. Tous les Mammifères, y compris les Anthropoïdes, y sont considérés comme gibier et forment d'ailleurs encore l'essentiel de la ration protéique de la population locale. Etant donné l'accroissement rapide du nombre des fusils, tous les gros Mammifères se sont raréfiés autour des villages et même jusqu'aux alentours des campements temporaires de chasse où la viande est boucanée pour être ramenée à dos d'homme ou en pirogue sur des itinéraires de plusieurs jours.

D'une façon générale, les populations animales qui subsistent sont très discrètes et craintives et fuient au moindre contact avec l'Homme. Collecter des informations précises sur l'écologie des

(*) Adresse actuelle : Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, 91800 Brunoy.

Chimpanzés sauvages dans ces conditions demanderait plusieurs années pour de très maigres résultats. A titre d'exemple, signalons qu'au cours d'un séjour de 3 mois au Gabon (en 1965-1966), alors que tout notre temps était consacré à la recherche des Primates de forêt dans le but de collecter des échantillons histologiques, nous n'avons eu qu'un seul et bref contact avec un Chimpanzé sauvage aperçu en cours de brachiation et qui s'est enfui très discrètement en se laissant glisser au sol. Cela se passait d'ailleurs sur le plateau d'Ipassa où sont maintenant établis les nouveaux laboratoires C.N.R.S. ainsi qu'une Réserve Intégrale. Cette faible fréquence des contacts due à la méfiance des animaux est confirmée par P. CHARLES-DOMINIQUE (comm. pers.) : 6 contacts avec des Chimpanzés en 5 séjours d'un total de 33 mois sur le terrain, avant l'établissement de la Station d'Ipassa. Au Rio Muni, JONES et SABATER-PI (1971) qui étudiaient cette même forme de Chimpanzé, ont dû établir toutes leurs observations sur des séries de brefs contacts pendant 17 mois sur le terrain.

Au cours de notre étude sur le groupe des Chimpanzés réintroduits, nous étions d'emblée, au contraire, dans des conditions très favorables aux observations de détail pouvant apporter des résultats comparables à ceux de nos précédentes études. Les animaux ayant été habitués au contact de l'Homme, la distance d'approche était nulle ; et dans la mesure où l'observateur évitait d'interférer avec eux du point de vue comportemental (participation aux jeux ou contact physique ayant un caractère affectif), les animaux semblaient ignorer totalement sa présence. Il reste néanmoins bien évident que nous ne pourrions pas extrapoler à partir de nos observations sur le comportement social des généralités applicables à un groupe sauvage d'adultes ; seules quelques-unes de nos observations sur le jeu chez les juvéniles et subadultes peuvent s'ajouter à celles commencées par YERKES (1929) et poursuivies sur le terrain par KORTLANDT (1962, 1967), GOODALL (1962, 1963 et 1965), REYNOLDS (1965), SUZUKI (1966, 1969 et 1973), SUGIYAMA (1968, 1969), NISHIDA (1970), TELEKI (1973), etc.

Par contre, nos observations écologiques, en particulier celles portant sur la recherche et le choix de la nourriture dans le milieu naturel, peuvent être considérées comme suffisamment représentatives. Certains des animaux observés, capturés à un âge déjà avancé, ont passé l'essentiel de leur vie dans le milieu naturel et il n'y a pas de raison de penser que leurs habitudes alimentaires aient été notablement perturbées par la captivité transitoire. Nous avons pu observer la variabilité dans les choix alimentaires au cours d'un cycle annuel et surtout obtenir des données quantitatives précises sur le régime naturel, ce qui n'avait jamais encore été réalisé sur le Chimpanzé. Nous avons bénéficié, pour arriver à ce résultat, des années de travail des responsables scientifiques et des techniciens qui ont participé à l'établissement de ce groupe.

CONSTITUTION ET HISTORIQUE DU GROUPE (1). — L'initiative des élevages d'Anthropoïdes de Makokou est due au Professeur P.P. GRASSÉ, Directeur de la « Mission Biologique au Gabon ».

Dès 1963, des jeunes Chimpanzés ramenés par les chasseurs gabonais ont été placés en élevage à Bélinga.

— 1967. En prévision de leur réintégration dans une réserve, de nouveaux jeunes sont achetés aux chasseurs. Deux femelles qui formeront le noyau de base du groupe sont acquises à cette époque :

♀ *Ateleliba* (née probablement en 1965) provient de la « route Fang », vers Ovan. Elle a été nourrie au sein humain pendant les semaines qui ont suivi sa capture.

♀ *Dodo* (née probablement en 1965) a été élevée au biberon par un jeune américain qui l'a ensuite confiée au Laboratoire.

Ces deux animaux ont donc été particulièrement « imprégnés » à l'Homme pendant leur première enfance.

— 1968. Au cours de la saison sèche, un premier essai de réintroduction est tenté : Les deux femelles ainsi qu'un mâle plus âgé (♂ *Toto*) provenant des élevages de Bélinga, sont relâchés sur l'« île aux Singes », située sur le fleuve Ivindo en aval de Makokou. La nourriture à laquelle ils étaient habitués (surtout des bananes), leur est régulièrement apportée et une surveillance est assurée sur place par un gardien.

A la suite de la mort du mâle pour une cause inexpiquée, les animaux, considérés comme encore trop jeunes, sont ramenés au laboratoire de Makokou où ils resteront encore 8 mois dans un enclos.

Une femelle plus âgée est alors acquise : ♀ *Albertine* (née probablement en 1964), capturée au piège à détente alors qu'elle avait environ 4 ans, c'est un animal farouche difficile à manipuler.

— 1969. Dès le début de l'année (petite saison sèche), les trois Chimpanzés les plus âgés sont relâchés sur l'« île aux Singes ». La ♀ *Albertine* s'éloigne vers la pointe Sud alors que les deux autres femelles restent au Nord, à proximité de la clairière où la nourriture est régulièrement disposée sous un abri.

Entre temps, une femelle plus jeune a été « acquise » : il s'agit de ♀ *Cadeau* (née probablement début 1966). Elle est introduite sur l'île en début de saison sèche et va rejoindre *Albertine* dans la partie Sud ou suit parfois les Hommes qui ouvrent des layons de repérage. Un point de nourrissage est établi au Sud pour ces deux femelles.

En fin d'année, *Cadeau* et *Albertine* se regroupent vers le Nord avec *Ateleliba* et *Dodo*, mais cette dernière attaque brutalement la jeune femelle *Cadeau*.

— 1970 (2). Un jeune mâle ayant été acquis : ♂ *Fritz* (né vers 1967), il est introduit sur l'île et s'intègre rapidement au groupe. Il s'associe à la femelle *Albertine* qui joue à son égard le rôle d'une mère adoptive.

(1) D'après les rapports de M. et P. CHARLES-DOMINIQUE, G. DUBOST et J.M. LERNOULD.

(2) Le changement de structure de la « Mission Biologique » - R.C.P. en Laboratoire C.N.R.S. passé sous la direction de M. A. BROSSET a permis de poursuivre l'expérience d'établissement d'un groupe de Chimpanzés débutée par M. P.P. GRASSÉ.

— 1971. Un mâle subadulte est acquis : ♂ *Kangaka* (né vers 1964). Cet animal après avoir été capturé au cable et confiné dans une caisse, se trouve en très mauvais état, ne pesant que 17 kilos. Après quelques jours de suralimentation, il est lâché sur l'île le 10 mai 1971 et se réfugie au Sud où il vit discrètement, sans aucun contact avec les autres Chimpanzés.

Deux autres jeunes Chimpanzés (♂ *Ioko* et ♀ *Eva*) vont encore être introduits en 1971 et en 1972, pendant la période de notre étude. Nous avons pu observer leurs réactions vis-à-vis d'un groupe déjà constitué et nous en décrivons quelques aspects.

Les Chimpanzés de ce groupe réintroduit restent aisément identifiables individuellement, notamment par la disposition des taches sur leur visage. Observés de plus loin, dans la voûte forestière, par exemple, leurs habitudes individuelles (groupements entre eux, etc.) permettent le plus souvent leur reconnaissance. Nous désignerons chacun d'eux par une lettre correspondant à son nom :

A ♀ <i>Albertine</i>	E ♀ <i>Eva</i>
B ♀ <i>Atelebiba</i>	F ♂ <i>Fritz</i>
C ♀ <i>Cadeau</i>	I ♂ <i>Ioko</i>
D ♀ <i>Dodo</i>	K ♂ <i>Kangaka</i>

I. — ETUDE DU MILIEU

L'île sur laquelle les Chimpanzés ont été réintroduits est la première de la concession du C.N.R.S. en descendant l'Ivindo. Elle s'étend sur 65 hectares en incluant les parties inondables. Il existe de nombreuses îles semblables sur le fleuve, couvertes de forêt, dans lesquelles on a reconnu la présence de Chimpanzés sauvages (A. BROSSET, comm. pers.) qui n'en font pas toutefois leur domaine exclusif : depuis ces autres îles, un passage sur la terre ferme est toujours possible, en empruntant des rochers émergés ou des arbres inclinés.

VÉGÉTATION. — La végétation est en partie d'un type ripicole (fig. 1) mais on trouve au centre de l'« île aux Singes » de nombreuses espèces arborescentes caractéristiques de la grande forêt (fig. 2).

La forêt du Nord-Est du Gabon est loin d'offrir d'ailleurs un ensemble homogène. En dehors des rives des fleuves et des marigots qui constituent déjà un milieu particulier, avec de grandes étendues de forêt basse dont le sous-bois clair reste inondé en saison des pluies, la forêt « primitive » elle-même offre des discontinuités de structure. Le plateau d'Ipassa qui domine l'île d'une cinquantaine de mètres en est un bon exemple : l'absence de très grands arbres sur certaines portions basses entrecoupées de



Figure 1. — La frange de forêt ripicole inondable de « l'île aux Singes » présente un sous-bois relativement dégagé et un peuplement dense en espèces arborescentes de petite taille dont *Alchornea floribunda* (à droite sur cette photo) peut constituer par endroits la principale essence. Les Chimpanzés du groupe dont on aperçoit ici la ♀ B, se nourrissent des fruits des lianes et de certains émergents. Mais l'Azobé, *Lophira alata*, le plus commun des grands arbres de cette frange forestière, n'est guère utilisé que par le *Cercopithecus neglectus* qui consomme les grandes repousses rousses de son feuillage (Gautier, Comm. pers.).

chablis où les lianes enchevêtrées recouvrent de vieux troncs tombés au sol, donne l'impression d'une forêt secondaire assez vieille ; mais des observations systématiques faites par P. CHARLES-DOMINIQUE sur les souches persistantes des arbres abattus, ainsi qu'une rapide enquête auprès des plus vieux autochtones, prouvent qu'il n'y a jamais eu de cultures ni d'abattages systématiques en dehors des quelques essences destinées à la fabrication des pirogues. L'action combinée des ouragans s'engouffrant dans la vallée de l'Ivindo et peut-être aussi de facteurs édaphiques, doit pouvoir expliquer cette structure particulière de forêt sans grands arbres où apparaissent des espèces caractéristiques des milieux plus ouverts. Même dans les parties les plus homogènes, l'irrégularité dans la répartition des innombrables espèces (certaines étant groupées par taches et d'autres beaucoup plus dispersées) ne semble pas pouvoir permettre l'utilisation du concept « Association végétale ».

Le nombre d'espèces répertoriées pour cette forêt atteint 919



Figure 2. — Vue aérienne de l'île (photo en Infra-Rouge de P.L.G.N.) sur laquelle nous avons figuré quelques axes de pénétration : étroits layons dans lesquels le sous-bois a été dégagé. Un layonnage plus complet de la partie Nord a été réalisé au début de notre étude (voir fig. 21). La forêt inondable, au Nord-Est, contient peu de grands arbres alors que les parties centrales sont d'un type forestier peu différent du plateau d'Ipassa.

en tenant compte du dernier travail de A. HLADIK et N. HALLÉ (1973) qui fait suite aux listes successives publiées par HALLÉ et LE THOMAS (1964 ; 1965 ; 1967 et 1970). Encore ne s'agit-il là que des espèces identifiées avec certitude parmi les échantillons botaniques collectés.

L'ensemble du milieu forestier d'Ipassa ne sera pas connu avant plusieurs années ; mais une étude de production et de phénologie (A. HLADIK, en préparation), réalisée en 1971-1972 donne déjà une notion précise du rôle relatif des lianes et des espèces arborescentes. Ces observations, en parallèle avec les nôtres, nous ont permis de regrouper dans le présent travail la plupart des espèces fructifères qui jouent un rôle important dans l'écologie du Chimpanzé et aussi d'autres Primates et de beaucoup de Mammifères.

CLIMAT. — Nous avons établi les graphiques décrivant le climat (fig. 3) à partir des relevés de la station de Makokou (camp d'aviation). Pour définir le bioclimat forestier, on doit tenir compte de l'amortissement considérable dû à la végétation, bien étudié dans les différentes strates d'une forêt sempervirente de Côte-d'Ivoire par CACHAN et DUVAL (1963). Alors que l'amplitude des variations journalières de la température atteint 10 à 14°C au-dessus de la voûte forestière, elle reste comprise entre 2 et 6°C dans les basses strates de la forêt. L'hygrométrie qui reste toujours proche de la saturation aussi bien à Makokou (96 % en moyenne) que dans la forêt étudiée par CACHAN et DUVAL, ne descend guère au-dessous de 80 % aux heures chaudes de la journée, dans le sous-bois, alors qu'on observe des minimums inférieurs à 50 % d'hygrométrie au-dessus de la canopée.

Le climat de Makokou est caractérisé par des précipitations en assez faible quantité réparties sur deux saisons des pluies alternant avec deux saisons sèches dont la plus longue ne présente que de très courtes périodes d'insolation directe. Cette dernière caractéristique est la plus surprenante pour des écologistes ayant l'expérience des forêts tropicales où une forte pluviosité compense l'évaporation des périodes sèches à forte insolation. A Makokou, au contraire, la hauteur des précipitations annuelles (1 755 mm en moyenne) correspond exactement à celle des « forêts sèches décidues » d'Asie décrites dans une précédente publication (HLADIK et HLADIK, 1972). Mais la nébulosité qui persiste au-dessus de l'équateur pendant les journées de juin à septembre permet le maintien d'une forêt sempervirente identique à toutes celles que l'on trouve dans le vaste ensemble forestier Congo-Gabon-Cameroun.

Malgré les différences apparentes entre le climat de Makokou et celui, par exemple, de la forêt d'Idenau (Cameroun) décrite par GARTLAN et STRUHSACKER (1972), où les précipitations peuvent dépasser 10 000 mm par an, les types forestiers sont très compa-

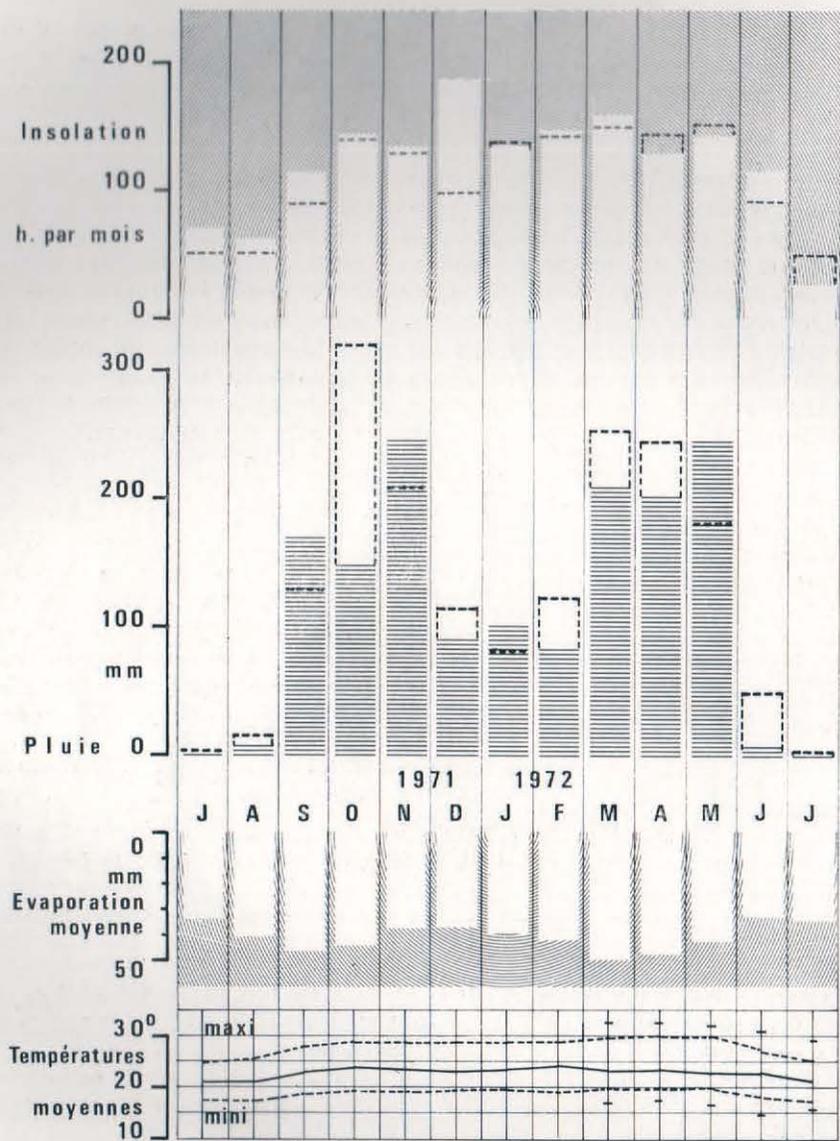


Figure 3. — Données climatiques sur la région de Makokou, couvrant notre période d'étude. En pointillés, nous avons ajouté les moyennes pour Makokou, d'après Caroft et Rydalevsky, 1970 (Asecna), calculées entre 1954-1965 pour la température et la pluviométrie et entre 1959-1965 pour l'insolation. L'évaporation est une moyenne 54-65 d'après évaporomètre Piche. On remarque l'évaporation la plus faible en grande saison sèche (juin-juillet-août-début-septembre), due à la nébulosité diurne importante. Les dernières données de la station de Makokou nous ont été aimablement communiquées par M. Obiang. Les points sur le graphique de température figurent quelques minima et maxima absolus (juillet 1972 n'est décompté que sur 24 jours).

rables et de nombreuses espèces sont communes aux deux forêts. A Makokou, la réduction de l'insolation pendant la grande saison sèche est donc le facteur climatique déterminant qui explique la nature de la végétation.

Notre étude porte essentiellement sur la forêt primaire considérée comme principal habitat de *Pan troglodytes troglodytes* et nous cherchons à définir comment cette espèce en utilise les ressources disponibles. Mais le domaine vital du Chimpanzé est toujours très vaste et notre terrain d'étude n'en représente qu'une portion. Au Gabon, il couvre aussi bien la forêt inondable que de larges secteurs de grande forêt qui peut, nous l'avons vu, varier considérablement en structure et en composition, de place en place. Des parties de forêt dégradée (plantations plus ou moins vieilles ou forêt secondaire) peuvent également être incluses dans le domaine vital et sont alors visitées plus fréquemment : c'est en lisière de plantations que KORTLANDT (1962) fit ses premières observations de Chimpanzés sauvages. Et dans les anciennes descriptions de l'alimentation du Chimpanzé, il s'agit surtout de plantes cultivées : fruits du palmier *Elaeis guineensis*, *Carica papaya* (papaye), *Musa sapientum* (banane) (SAVAGE et WYMAN, 1844 ; MALBRANT et MACLATCHY, 1949). Il existe aussi sur l'« île aux Singes » quelques traces de vieilles plantations qui dateraient de plusieurs décennies et se traduisent par la présence de quelques Parasoliers, *Musanga cecropioides*, arbres typiques de végétation secondaire que nous avons mentionnés sur la liste des espèces consommées (Tableau I). Mais par le biais de ce tableau, nous cherchons surtout à cerner les choix alimentaires dans le milieu primitif et les quelques espèces non observées ou rares sur l'île que nous avons adjointes à la liste sont celles de la forêt d'Ipasa pour lesquelles nous avons une preuve suffisante de l'utilisation alimentaire (fruits repérés dans les contenus stomacaux de Chimpanzés ou de Cercopithécidés, dans les environs de Makokou).

TECHNIQUES EMPLOYÉES SUR LE TERRAIN. — L'accès à l'île se fait aisément en pirogue après un quart d'heure de marche sur un layon descendant du plateau d'Ipasa. Cela nous a permis d'effectuer les trajets de nuit pour aller prendre position, avant le réveil des Chimpanzés, sous l'arbre où, la veille au soir, nous les avons vu construire leurs nids et de pouvoir ainsi les suivre sur une journée complète.

L'île, longue de 1 km 700, est parcourue d'étroits sentiers permettant les repérages (fig. 2). A une série de layons parallèles espacés de 200 m, que G. DUBOST avait fait ouvrir au cours de ses recherches sur le Chevrotain aquatique, nous avons ajouté, dans la partie Nord de l'île, un quadrillage de 100 m de côté (fig. 20). Ces layons suivent la direction des premiers tracés et ne sont pas exactement perpendiculaires ; mais le système de coordonnées ainsi établi, avec des plaquettes de repérage tous les 20 m (pro-

tégées par des barbelés contre les Chimpanzés !), permet de retrouver tous les gros arbres dans les quadrats, en s'aidant d'une boussole.

Comme dans nos précédentes études, nous avons cherché à obtenir le maximum d'informations qualitatives et quantitatives sur les aliments naturels ingérés au cours d'une journée. Et pour ce faire, l'observation directe s'avère être la technique la plus sûre. Un seul animal est suivi et l'on note le nombre de fruits ou de feuilles ingérées, etc. Des échantillons alimentaires sont ensuite collectés et pesés pour pouvoir transformer les données d'observation en estimations quantitatives. Ainsi, 176 échantillons frais recueillis ont été fixés (fixation alcoolique sous réfrigérant à reflux ou dessiccation à l'étuve) pour permettre les analyses biochimiques qui donneront les conclusions du présent travail écologique et nous amèneront à des comparaisons avec les régimes naturels d'autres Primates d'Amérique et d'Asie (HLADIK *et al.*, 1971 et en préparation).

Nos observations ont été amplement facilitées par l'utilisation d'animaux quasi-aprivoisés, dans les conditions décrites ci-dessus. Par contre, le milieu lui-même a présenté plusieurs obstacles :

— La visibilité est très médiocre et les observations précises deviennent rapidement malaisées ou impossible dès que les animaux sont assez haut dans la voûte forestière. Nous avons dû, dans certains cas, utiliser les chiffres moyens de consommation décomptés par ailleurs ou dans les minutes qui précèdent ; dans d'autres cas, l'animal visible à la jumelle n'est plus celui qui était observé individuellement et nous devons nous satisfaire des chiffres de consommation moyenne pour un animal du groupe. Précisons que, sur une longue période, cette consommation moyenne est assez semblable d'un animal à l'autre lorsque les Chimpanzés se déplacent en groupe.

— Lorsque les animaux sont près du sol, les observations se font à quelques mètres de distance. La difficulté d'observation subsiste lorsqu'ils se nourrissent de petites proies animales qui sont très rapidement avalées. Certaines de ces proies ne sont pas identifiables ; mais nous verrons que la plus grosse fraction des aliments animaux est formée de fourmis dont les plus importantes espèces ont pu être identifiées.

— La collecte des échantillons qui suit les périodes d'observation n'est pas l'entreprise la plus facile. Cette activité nous a absorbé presque autant de temps et d'énergie que les observations de terrain en elles-mêmes. Au cours des journées d'observation, les échantillons étaient seulement repérés et numérotés, avec, comme complément documentaire, les restes laissés par les Chimpanzés (coques de fruits, feuillages, etc.) conservés en sac plastique. Le nombre d'échantillons alimentaires dépassait souvent 20 par jour (exemple moyen du 21-XII-1971 : 29 échantillons

végétaux dont 18 identifiés et recueillis, au moins 4 échantillons animaux dont 3 identifiés, un échantillon minéral) ; et il était rarement possible de tout retrouver avec certitude. Mais notre but était d'obtenir un échantillonnage de la principale fraction (plus de 95 % du total consommé) et nous n'avons pas cherché à allonger une liste d'espèces par les feuillages qui n'étaient que très occasionnellement touchés.

Nous avons résolu le problème de la collecte en haut des arbres au long fût lisse par l'usage d'une plateforme d'escalade de construction américaine (Forestry Suppliers Inc. ; Jackson, Mississippi) qui est déjà décrite par HLADIK et HALLÉ (1973). Cet équipement était complété par un habit renforcé de cuir et un sécateur emmanché sur des perches de bambou de 8 mètres que notre assistant de terrain, A. MOUNGAZI, a su mettre à profit avec le maximum d'efficacité.

ALIMENTS VÉGÉTAUX DISPONIBLES. — Les plantes déterminées et certaines espèces encore en cours de détermination ont été répertoriées dans le Tableau I. Les numéros des échantillons botaniques indiqués sont ceux de la collection A. HLADIK dans les herbiers de Paris (Museum National d'Histoire Naturelle) et de Washington (Smithsonian Institution) où figurent déjà les échantillons de nos précédentes études, ainsi que dans l'herbier de la station C.N.R.S. d'Ipassa (Gabon), en cours de constitution.

La *Flore du Gabon* est en cours de rédaction (Laboratoire de Phanérogamie du Museum d'Histoire Naturelle), mais de nombreuses familles très importantes dans l'écologie de la forêt, comme les Moracées (comprenant le genre *Ficus*) ainsi que les Anacardiées, Apocynacées, Euphorbiacées, etc., n'ont pas encore été traitées, ce qui entraîne un long travail d'identification. C'est grâce à la collaboration de R. LETOUZEY, spécialiste de la flore forestière du Cameroun, que beaucoup de ces plantes ont pu être déterminées ainsi que par les spécialistes des divers groupes au laboratoire de Phanérogamie, en particulier N. HALLÉ.

Certaines de ces plantes sont très abondantes dans le milieu et permettent de constituer une base constante dans le régime du Chimpanzé. C'est le cas du « Npossa » (1), Marantacée lianescente (*Hypselodelphis violacea* ; Fig. 4) dont le cœur des tiges et des apex est régulièrement consommé tout au long de l'année.

Mais l'alimentation du Chimpanzé est essentiellement frugivore et des espèces peu apparentes dans le milieu peuvent aussi jouer un rôle très important : c'est le cas du « Djaba », Vitacée (*Cissus dinklagei* ; Fig. 5) dont les petits fruits jaune-orange situés au-dessus de la couronne des plus grands arbres, sont disponibles presque toute l'année, en particulier pendant la saison sèche et

(1) Les noms vernaculaires mentionnés sont les termes Bakota.

T A B L E A U I : LISTE DES ESPÈCES VÉGÉTALES CONSOMMÉES PAR LE CHIMPANZÉ À IPASSA - GABON.

Liste des espèces Aux espèces consommées sur "l'île aux Singes" pendant notre période d'obser- vation, nous avons ajouté quelques lianes ou arbres fructifères (+) de la forêt d'Ipassa. Le signe ++ indique une observation précise dans des contenus stomacaux de Primates.	Caractéristiques de la plante et des parties consommées	Période de production des parties comestibles (correspond, pour les espèces peu communes, aux périodes de consommation observées).											
		1971					1972						
		A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J
ACANTHACEAE													
++ <u>Mencoucia lindaviana</u> (Gillg) R. Een. (1396)	Liane cauliflore, fruits verts devenant noirs				0	00	00	0					
ANACARDIACEAE													
++ <u>Antrocaryon klaineana</u> Pierre (2337)	Grand arbre, fruits jaunes acidulés					00	0					0	0
<u>Pseudospondias longifolia</u> Engl. (1546, 1876)	Arbre moyen, fruits rouges acidulés			0		0	0					00	
<u>Pseudospondias microcarpa</u> (A. Rich.) Engl. (2056, 1555)	Arbre moyen, fruits rouges pétioles			PP								?	
<u>Trichoscypha patens</u> (Oliv.) Engl. (1881)	Arbre moyen ?, fruits rouges					0							
<u>Trichoscypha</u> sp. (1871)	Petit arbre, fruits verts (immatures ?)					0							
+ <u>Trichoscypha</u> sp. (1946)	Arbre moyen, fruits rouge vif							0					
+ <u>Trichoscypha</u> sp. (1945)	Petit arbre cauliflore, fruits rouges							0					
+ <u>Trichoscypha</u> sp. (1733)	Grand arbre cauliflore, fruits rouge foncé, le plus gros des "raisins de brousses".							0					

ANNONACEAE														
+ <u>Anonidium manni</u> (Oliv.) Engl. (1415, 1541, 2002)	Arbre moyen cauliflore, fruits énormes (jusqu'à 5 Kg)		0						00	00	00			
+ <u>Artabotrys lastoursvillensis</u> Pellegr. (2329)	Liane, fruits rouges velus											00		
+ <u>Isolona heraloba</u> (Pierre) Engl. & Diels (2092)	Grand arbre, fruits bosselés		0?											
+ <u>Monanthotaxis schweinfurthii</u> (E. & D.) (1572, 2099, 2330) Verdcourt	Liane, méricarpes jaunes en chapelet		0	00								0		
<u>Pachypodanthum staudtii</u> (E. & D.) E. & D. (1835)	Grand arbre, fruits verdâtres globuleux & aspérités			0	00	0								
<u>Polyalthia suaveolens</u> E. & D. (1309, 1855, 1885, 2047)	Arbre moyen, petits fruits violet noir	00	00	00	00	00	00						0	
<u>Uvaria klaineana</u> E. & D. (1990)	Liane, méricarpes sur longs pedicelles rayonnants								0	00	0			
+ <u>Xylopia acutiflora</u> (Dunal) A. Rich. (1540)	Petit arbre ripicole, méricarpes verts graines sans arille		0	0										
<u>Xylopia aethiopica</u> (Dunal) A. Rich. (1470, 1963)	Grand arbre, très nombreux méricarpes verts, graines à arille jaune orange												0	00
<u>Xylopia hypolampra</u> Mildbr. (2319)	Grand arbre, méricarpes globuleux, rouges à l'intérieur, graines à arille bleu												0	0
<u>Xylopia katangensis</u> De Wild. (2366)	Arbre moyen, gros méricarpes verts													0
+ <u>Xylopia quintasii</u> Engl. (1689)	Arbre moyen, méricarpes verts, graines à arille lacinié		00	00										
<u>Xylopia staudtii</u> E. & D. (2334)	Arbre moyen ripicole, gros méricarpes verts, graines à arille violet													0
indéterminée (<u>Pachypodanthum barteri</u> ?) (1835 bis)										0	0			

ZINGIBERACEAE					
<i>Aframomum g. ventum</i> (Oliv. & Hamb.) J. Koech. (1968)	Grande plante herbacée, fruits rouges mobile des repousses			0 00	
<i>Aframomum</i> sp. (1888)	Grande plante herbacée, centre de la tige		TTT		
Indéterminées					
Y 3, graines trouvées dans des fèces			0 0		
1992, capsules oranges				0	
1993, fruits orangés (<i>Salacia</i> sp. ?)				0	
1996, coques marrons, veloutées				0	
1998, grappes de petits fruits sphériques				0	
2034, feuilles de liane				F	
2098, graines blanches dans une gousse verte (Légumineuse), liane					G
2100, gros fruits vert jaune pulpeux, à odeur très pénétrante					0
2176, repousses de feuilles					F
2177, feuilles de liane					F
2178, repousses de feuilles, tige anguleuse					F
2339, feuilles de liane					F

en début de saison des pluies, alors que peu d'espèces fructifient. Les graines de ces fruits ont d'ailleurs été souvent repérées dans les contenus stomacaux de divers autres Primates.

Les graines d'un petit arbre assez commun, l'« Etsiolo », Olacacée (*Heisteria parvifolia*; Fig. 6), se retrouvent aussi en grande abondance, en fin de petite saison sèche, dans les fèces du Chimpanzé, ainsi que dans les contenus stomacaux des Cercopithecidés.

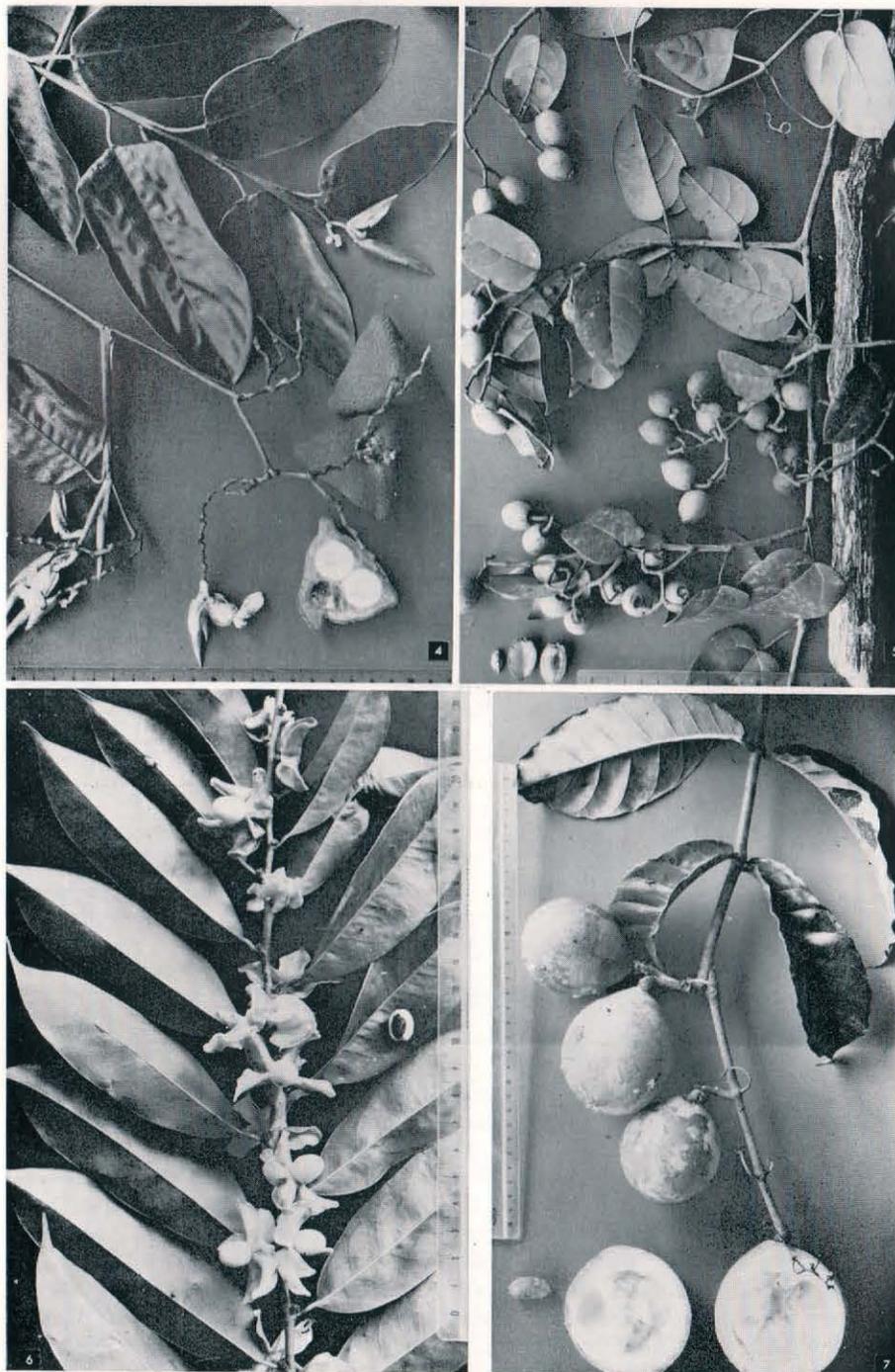
Certaines familles renfermant des arbres ou des lianes à gros fruits charnus sont particulièrement bien représentées au Gabon : Anacardiacees, Annonacées, Apocynacées (cf. le « Npoho », *Dichtyophleba stipulosa*; Fig. 7), Burseracées, Myristicacées, Rubiacées, Sapotacées, etc.

Le TABLEAU I étant quelque peu volumineux, nous résumons ci-dessous son contenu :

Nombre d'espèces végétales entrant dans le régime alimentaire du Chimpanzé

	Grands arbres	Arbres petits et moyens	Lianes (+ un épiphyte)	Plantes basses	Nombre d'aliments correspondant
Espèces déterminées provenant de l'île	17	42	23	8	105
Espèces de l'île non encore déterminées ..	1	9	22	4	33
Autres espèces déterminées, rares ou absentes sur l'île, mais entrant dans le régime du Chimpanzé au Gabon	13	7	6	0	26
TOTAUX	31	58	51	12	167

Les lianes jouent un rôle très important et nous avons des raisons de penser qu'elles sont encore insuffisamment représentées dans ce tableau où le nombre d'espèces répertoriées est inférieur à celui des espèces arborescentes. L'étude de A. HLADIK, mentionnée plus haut, montre que les lianes ont un rôle aussi important que celui des arbres dans l'écosystème forestier d'Ipasa. Si cela pouvait se vérifier pour les espèces productrices des aliments du Chimpanzé, il serait normal que les observations ne couvrent qu'une plus faible proportion des lianes, plus difficiles à repérer. En fait, dans de nombreux cas, nous n'avons pas pu identifier les plantes consommées (il s'agit, nous l'avons mentionné plus haut,



Figures 4 à 7 :

Exemples d'échantillons alimentaires végétaux utilisés par les Chimpanzés :
(voir légendes sur la page en face).

d'espèces occasionnelles dont le rôle est faible dans le régime du Chimpanzé). Nos notes de terrain nous amènent à penser que 155 végétaux non inclus dans la liste du Tableau I auraient été consommés pendant nos périodes d'observation. Il s'agit d'aliments prélevés sur des :

Arbres moyens et petits	21 espèces ?
Lianes	42 espèces ?
Formes indéterminées	81 espèces ?
(probablement des lianes dans la plupart des cas).	

Bien qu'on ne puisse pas réellement comptabiliser ces espèces qui n'ont pas été retrouvées et collectées et dont certaines s'avèreraient sans doute identiques à des espèces déjà vues, beaucoup d'entre elles étaient bien définies par des formes de fruits ou de feuillages que nous ne pouvions pas confondre. Cela confirmerait donc une proportion de lianes (en nombre d'espèces) égale ou supérieure à celle des arbres producteurs de matière consommable. Beaucoup de ces lianes, sans intérêt pour les forestiers et parfois d'un accès trop difficile pour les botanistes collecteurs, sont encore à décrire.

La forêt du Nord-Est du Gabon est encore caractérisée par la densité extrêmement forte du *Panda oleosa* (Pandacée), grand arbre bien connu des primatologistes qui ont observé le Chimpanzé cassant, à l'aide d'« outils », les noyaux particulièrement résistants qui s'accumulent au sol lorsque les fruits tombent et pourrissent (STRUHSAKER et HUNKELER, 1971 ; RAHM, 1971). Ils en mangent les graines à endosperme huileux et forte odeur très particulière. Au Gabon, aucune observation ni aucune preuve indirecte ne laisse penser que le Chimpanzé utilise les graines de *Panda*. Dans les régions où cela a été observé, le fait était bien

Figure 4. — *Hypselodelphis violacea*, plante herbacée lianescente dont la tige rigide peut atteindre les basses frondaisons, très commune aussi bien dans les parties ouvertes qu'en grande forêt. Les apex et les tiges sont consommés toute l'année en très grosse quantité ; la partie centrale en est croquante avec un goût de concombre. Les fleurs et les fruits de cette liane sont également très recherchés.

Figure 5. — *Cissus dinklagei*, liane commune et très fructifère pendant la presque totalité de l'année (cycle considéré sur un ensemble d'individus). C'est une « liane à eau » dont le tronc est bien connu (« Djaba », en Bakota) mais dont les fruits sont toujours situés au-dessus de la voûte des arbres dominants. Ces fruits ont été souvent repérés dans les contenus stomacaux de Primates (nous l'avions notée Inconnue α dans notre article Hladik et Hladik, 1967).

Figure 6. — *Heisteria parviflora*, arbre moyen ou grand (il pourrait s'agir de deux espèces encore confondues) dont les petits fruits blancs à pulpe grasse sont rendus très remarquables par la présence de larges sépales roses. Les graines de ces fruits se retrouvent aussi dans les fèces de nombreux Primates et en particulier dans celles des Chimpanzés pendant toute la période de fructification.

Figure 7. — *Dichtyophleba stipulosa*, liane Apocynacée à gros fruits orangés à pulpe succulente et goût acidulé. La pulpe de ces seuls fruits peut constituer 400 à 500 g dans la ration journalière d'un Chimpanzé (1 500 à 2 000 g au total).

connu des indigènes. Au Gabon il semble que l'Homme soit le seul consommateur de ces graines que les femmes vont ramasser en grande quantité dans la forêt. Nous n'avons mentionné le *Panda* dans notre liste que parce que les Chimpanzés ont mangé un peu de pulpe du fruit à plusieurs occasions. Cette pulpe très fibreuse est surtout consommée par les Céphalophes lorsque les fruits tombent au sol (G. DUBOST, comm. pers.).

Une autre espèce comestible pour l'Homme, dont la graine est protégée par une épaisse coque lignifiée : le *Coula edulis*, Olacacée appelée communément « noisette », peut aussi être cassée et mangée par le Chimpanzé. Aucune observation au Gabon ne le confirme, comme dans le cas précédent, mais son utilisation par le Chimpanzé est beaucoup plus probable, la coque du *Coula* pouvant être cassée plus facilement que celle du *Panda*.

Le genre *Ficus* n'a pas autant d'importance que dans beaucoup de forêts tropicales où ses fruits forment une grosse portion de la production : à Barro Colorado, par exemple (HLADIK et HLADIK, 1969) ou en Asie (CHIVERS, 1972 et travaux en préparation), ainsi que dans les forêts de l'Est Africain où le Chimpanzé a été étudié (REYNOLDS et REYNOLDS, 1965). Les figes sauvages peuvent cependant constituer l'aliment principal pendant les courtes périodes de leur disponibilité et GAUTIER-HION (1971) signale à propos de l'alimentation du Talapoin, leur grande abondance dans certains biotopes des environs de Makokou. Les *Ficus* que nous avons collectionnés (3 lianes ; 2 grands arbres dont un « Ficus étrangleur » ; 2 arbres petits ; 1 épiphyte) sont des espèces mal connues et certains d'entre eux sont certainement des formes nouvelles.

Parmi les autres Moracées, citons le *Treculia africana*, petit arbre du bord des rivières dont les gros fruits verts sont dispersés au fil de l'eau. La pulpe en est très fibreuse et ce sont les petites graines noires qu'elle renferme que consomment les Chimpanzés.

Les Marantacées dont les larges feuilles dressées emplissent le sous-bois de la forêt primaire, comprennent beaucoup d'espèces, en plus de l'*Hypselodelphis* cité plus haut comme exemple. Des formes de petite taille : *Megaphrynium*, *Trachyphrynium*, etc., donnent toutes de petits fruits sucrés. La plus commune, le « Katta », *Sarcophrynium schweinfurthianum* produit en abondance des fruits rouge brique à graine dure sculptée de fortes indentations sur lesquelles s'accrochent des faisceaux de fibres noyées dans la pulpe du fruit ; ce système entraîne automatiquement la graine avec le bol alimentaire, lorsque les fruits sont consommés.

Les fruits de nombreuses autres espèces montrent une évolution morphologique parallèle à celle des Mammifères et des oiseaux consommateurs qui assurent la dispersion de leurs graines. C'est le cas des *Sherbournia*, lianes Rubiacées aux fruits globuleux dont la pulpe fluide et sucrée à saveur très agréable

renferme des centaines de petites graines dures (différentes espèces de ce genre ou d'un genre très voisin ont été utilisés par les Chimpanzés mais nous n'avons jamais pu obtenir d'échantillon car tout était consommé !). Le « Bilinga », nom Fang donné par les forestiers au *Nauclea diderrichii*, présente cette même structure de fruit à très petites graines caractéristique de beaucoup de Rubiacées.

Nous n'avons pas fait d'observations systématiques sur les mécanismes de dispersion des plantes utilisées par les Primates, que nous avons étudié par ailleurs (HLADIK et HLADIK, 1967 et 1969). L'impact du Chimpanzé sur le milieu végétal, à côté de son action importante sur la dispersion, est aussi en partie négatif, car il consomme beaucoup de graines et souvent même à l'état immature (indiquées par le symbole G dans le Tableau I), ainsi que les parties végétatives jeunes : apex, tiges et repousses de feuillage (indiquées par les symboles T et F dans le Tableau I).



Figure 8. — Cueillette des repousses de *Baphia leptobotrys*, par la ♀ D. En début de saison des pluies, apparaissent sur ce petit arbre très commun, les bourgeons axillaires à goût légèrement sucré et saveur rappelant celle du haricot vert cru. Ces repousses ne pèsent pas plus de 0,05 g et en plusieurs heures de cueillette, l'animal n'en obtient guère plus de 20 g. Par la suite, il utilise les larges feuilles du *Baphia* visibles sur cette photo, qui forment avec les tiges d'*Hypselodelphys* les deux tiers de sa consommation totale en matière verte végétale.



Figure 9. — Consommation du cœur d'un jeune palmier lianescent, *Calamus deeratus* : la ♀ B en a cassé le sommet très épineux et ouvert le tronc pour manger sa partie médiane (sorte de chou palmiste). Le jeune ♂ F, venu la rejoindre, attaque à son tour la partie comestible qui a été dégagée. Ces pousses de palmier sont particulièrement abondantes dans les sous-bois en bordure de fleuve, où les graines sont d'ailleurs dispersées avec les fèces des Chimpanzés lorsqu'ils se nourrissent des fruits de ce *Calamus*.

Le *Baphia leptobotrys* (Papilionacée), petit arbre plus abondant sur l'île que sur le plateau d'Ipassa, est particulièrement apprécié. Son feuillage est consommé en quantité importante tout au long de l'année. Lorsque des repousses apparaissent, les Chimpanzés passent des heures entières à les cueillir délicatement (Fig. 8). Ses fleurs et ses graines encore immatures, sorties d'une longue gousse, sont également utilisées, ce qui n'est évidemment pas favorable à l'espèce.

Le cœur des apex des palmiers lianescents correspond à un chou palmiste. Il est consommé lorsque les Chimpanzés parviennent à le dégager de son enveloppe épineuse et dure. L'« Edinga », sorte de rotin aux épines longues et fines, *Calamus deeratus*, est ainsi utilisé sous sa forme de jeune pousse non encore lianescente (Fig. 9) très abondante dans les sous-bois inondables. Ses graines sont d'ailleurs dispersées par les Chimpanzés lorsqu'ils consomment la pulpe acidulée des petits fruits jaunes. La moelle des apex et les fruits d'*Eremospatha wendlandiana* sont utilisées de la même façon.

Ces éléments végétatifs (feuilles, tiges, écorces, etc.) forment un appoint de nourriture presque toujours disponible. Les périodes au cours desquelles ils sont moins consommés correspondent aux plus fortes disponibilités en fruit ; mais nous avons déjà vu (HLADIK *et Al.*, 1971) que le régime alimentaire de plusieurs espèces de Primates peut trouver son équilibre protéique grâce à l'apport des parties vertes végétales : les travaux d'analyse en cours sur les échantillons alimentaires rapportés du Gabon pourront seuls nous permettre de préciser cet aspect de l'utilisation du milieu forestier par le Chimpanzé.

PRODUCTION ET SAISONNALITÉ. — Nous avons représenté sur le graphique de la Fig. 10 les données phénologiques correspondant aux espèces du Tableau I. Le nombre d'espèces en cours de production à une époque donnée traduit très grossièrement l'abondance des disponibilités. Il représente plus précisément la qualité de ces disponibilités, qui est fonction de la variété dans la nourriture végétale.

Un maximum d'espèces en fructification s'observe en petite saison sèche, avec un maximum début janvier et un autre début mars. Ce dernier correspond aux nouvelles pluies qui suivent une période de bonne insolation. La décroissance est ensuite rapide, et, au cours de la grande saison sèche, froide et couverte, le nombre d'espèces productrices reste proche d'un minimum. La grande saison des pluies marque une relance (fin septembre) de ce cycle. Un sondage effectué par CHARLES-DOMINIQUE, 1971 (p. 210) sur « l'indice d'abondance des fruits » donne une image fort comparable à cette courbe.

Le nombre d'espèces pour lesquelles nous indiquons des parties végétatives (feuilles, tiges, écorces) consommables au cours

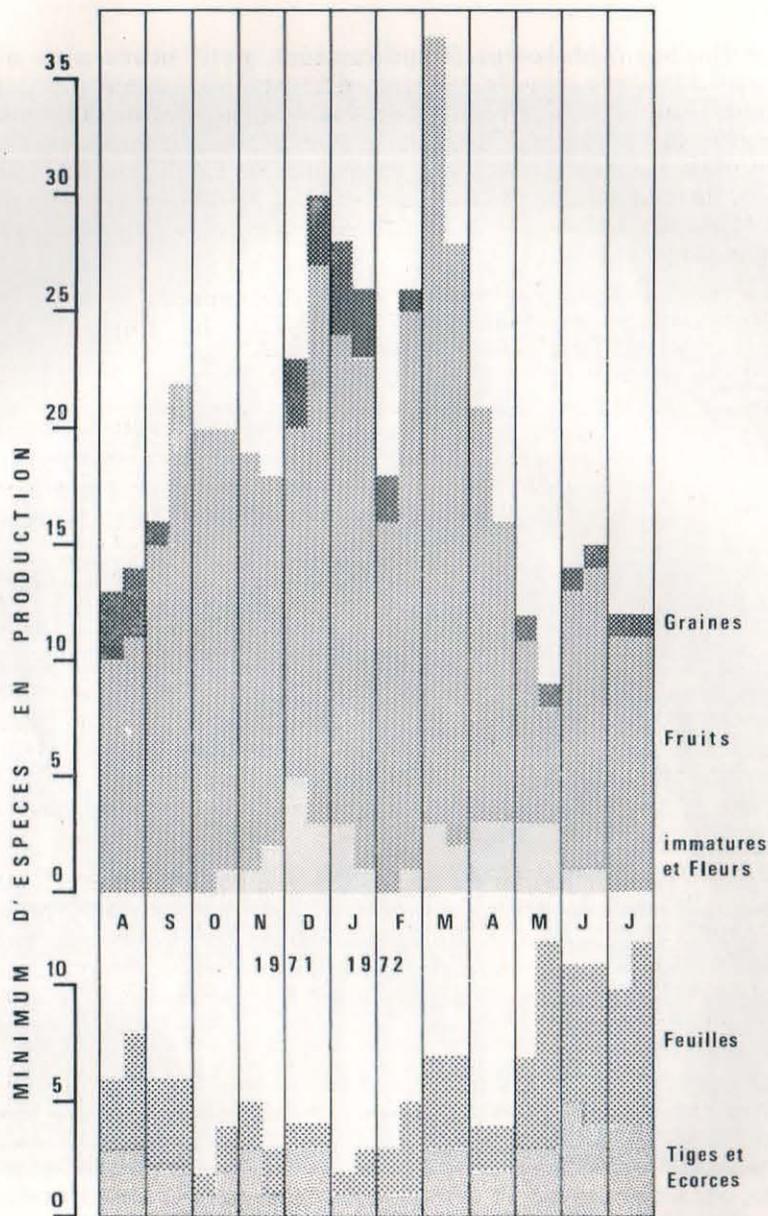


Figure 10. — Nombre d'espèces en cours de production selon le déroulement du cycle annuel, de 15 jours en 15 jours, en 1971-1972. On rapprochera ce diagramme de la figure 3 (données climatiques). Un minimum d'espèces en production s'observe en grande saison sèche (juin-septembre). Beaucoup d'arbres et de lianes commencent à fructifier dès la saison des pluies (septembre-décembre) au cours de laquelle l'insolation augmente (et particulièrement en décembre 1971). Le nombre maximum d'espèces en production s'observe en petite saison sèche (janvier-mars) ; il décroît ensuite au cours de la petite saison des pluies. Le plus grand nombre d'espèces figurées produisant alors des feuillages et des tiges, traduit surtout leur utilisation plus grande à cette période, selon nos observations répertoriées dans le Tableau I, et non pas la phénologie de ces espèces.

du cycle annuel, correspond davantage aux observations effectuées qu'à des disponibilités qui semblent bien rester, en dehors des repousses de feuillage, toujours à leur maximum. On remarquera que la courbe (fig. 10, bas) est inversée par rapport à celle du nombre d'espèces en cours de fructification, ce qui traduit, non pas la phénologie, mais une utilisation périodiquement plus importante des feuillages que nous retrouvons dans le diagramme de consommation de la figure 16.

La variabilité dans la phénologie des espèces de cette forêt équatoriale est, dans l'ensemble, beaucoup plus importante que dans les forêts des zones intertropicales qui ont été décrites jusqu'ici.

Dans quelques cas, le cycle est homogène pour l'ensemble des individus d'une même espèce : par exemple le *Cryptosepalum congolanum* (Césalpiniacées) produisait en cours de saison sèche (août 1971) de remarquables grappes de fleurs rosées en tous les points de l'île et ces fleurs étaient occasionnellement mangées par les Chimpanzés. A la petite saison sèche qui suivit (janvier 1972), les graines encore immatures dans des gousses vertes étaient consommées en très grande quantité : il y a, dans ce cas, un cycle de fructification très net et homogène pour l'espèce.

Ce rythme est généralement beaucoup moins évident : dans le cas du « Bilinga », *Nauclea diderrichii*, par exemple, chaque arbre a un cycle plus ou moins décalé par rapport à celui des autres. Un tel « étalement » des disponibilités alimentaires, permet aux Chimpanzés de se nourrir sur les différents arbres de cette espèce pendant une période relativement longue.

Il existe par ailleurs de nombreuses espèces dont le déterminisme du cycle reproducteur semble aléatoire. A. GAUTIER-HION (1971), indique que les *Uapaca* (Euphorbiacées), dans les zones à forte densité de peuplement où elle a travaillé, donnent une production relativement continue. Les observations phénologiques de A. HLADIK mettent en évidence la grande fréquence de ce phénomène à Ipasa, pour des espèces à peuplement beaucoup plus dispersé.

La production globale en matières végétales consommables ne peut pas encore être calculée, à cause du trop grand nombre d'espèces. Les premiers résultats concernant la production des arbres à fruits, donnent des chiffres avoisinant la moyenne de 1 kg par m² de couverture, obtenue dans les précédentes études (*Dacryodes klaineana* : 1,4. *Heisteria parviflora* : 0,3 ; 0,16 pour la seule partie consommable ; *Grewia coriacea* : 0,6). L'utilisation des disponibilités pourra être étudiée sur les quadrats du plateau d'Ipasa. Une telle étude n'aurait pas de signification sur l'île où les Chimpanzés introduits disposent d'un domaine vital réduit.

II. — COMPORTEMENTS ET CHOIX ALIMENTAIRES

Le milieu détermine le comportement alimentaire en fonction des disponibilités : à cette évidence, nous devons ajouter qu'il existe pour chaque espèce une certaine marge d'adaptation, fonction d'un potentiel physiologique et éthologique. C'est cette marge, souvent plus étroite qu'elle peut paraître a priori, que nous cherchons à définir dans nos études écologiques comparatives.

Le Chimpanzé a été fort bien étudié dans différentes localités, en particulier en Afrique de l'Est où les études quantitatives restent cependant à entreprendre. Les comparaisons que nous pouvons faire avec la forêt de Budongo (REYNOLDS et REYNOLDS, 1965 ; SUGIYAMA, 1968) montrent précisément des différences assez faibles, l'essentiel du régime du Chimpanzé étant toujours constitué par des fruits.

Dans la forêt de Bugondo, cependant, la proportion d'aliments d'origine animale semble insignifiante (1 % d'Insectes, au maximum d'après les estimations des REYNOLDS). Il nous paraît cependant qu'il s'agit là d'une valeur inférieure à la réalité. Nous avons en effet trouvé, dans la forêt du Gabon, un total de captures de petites proies animales comparable à celui observé par VAN LAWICK GOODALL (1968) dans la Réserve de Gombe ; et les fréquences de consommation semblent même identiques (quand on compare les tableaux donnant le nombre d'observations). Dans le milieu plus ouvert que le nôtre où Jane VAN LAWICK GOODALL a travaillé, celle-ci pouvait observer très précisément cette consommation de petites proies. Il semble par contre probable que les primatologistes travaillant en grande forêt, et qui s'attachaient davantage à l'étude de structures sociales et des relations inter-individuelles qu'à celle de l'alimentation, n'aient pas eu l'occasion d'observer certaines captures, notamment celle des Fourmis, qui se fait très discrètement. Cependant SUZUKI (1966, 1969) a régulièrement retrouvé des restes de Fourmis dans les fèces des Chimpanzés dans la savane arborée où il travaillait.

ALIMENTATION ANIMALE. — Les Fourmis constituent un apport relativement important dans le régime des Chimpanzés que nous avons observés (apport dépassant souvent 5 % du poids total ingéré, ce qui est énorme pour ce type d'aliment, compte tenu de la taille du consommateur). Beaucoup d'espèces de Fourmis sont consommées (probablement plusieurs dizaines). Nous n'avons récolté des spécimens que de celles qui étaient le plus couramment mangées. Leur détermination a été faite par J. LEVIEUX (Faculté des Sciences d'Abidjan, Côte-d'Ivoire) que nous avons ici le plaisir de remercier.

Macromisocoides aculeatus W.M. WHEELER (*Myrmicinae*) est une fourmi noire de petite taille (« Botchengé » en Bakota) fai-



Figure 11. — Utilisation d'une brindille pour la capture des Fourmis : dès que les mains ou les doigts de l'animal ne peuvent plus explorer une cavité, un « outil » est recherché dans les alentours ; il s'agit ici d'un rameau que la ♀ D a rapidement effeuillé avec ses dents. Les Fourmis (probablement du genre *Polyrhachis*) établies dans la cavité, mordent ce rameau que le Chimpanzé retire et porte rapidement à sa bouche.



(voir légendes des figures sur la page ci-contre).

sant des nids de carton plaqués sur la face inférieure des feuilles ; ces nids sont très abondants dans les zones ouvertes de la forêt. Les Chimpanzés cueillent les feuilles et les lèchent d'un rapide mouvement de langue, tout en pressant sur la face externe de la feuille, ce qui provoque un bruit caractéristique. La feuille n'est pas consommée et il reste quelques traces noires du nid de carton et un peu de salive sur ce qui tombe au sol. Bien souvent, la consommation des nids de *Macromisocoides* se fait au cours d'un repas de feuilles de *Baphia*. Il est alors difficile de bien voir ce que mange l'animal.

Chaque nid pèse environ 0,3 g et contient 0,2 g de couvain (œufs, larves et nymphes), mais un Chimpanzé peut en manger jusqu'à 600 en une journée (150 à 200 en général) et cela constitue son principal apport de protéines animales.

Le Chimpanzé se débarrasse de ces petites fourmis assez agressives en se frottant les poignets par gestes rapides à intervalles réguliers, au cours de la consommation. Les Myrmécologistes considèrent les morsures de cette espèce comme très douloureuses et « pouvant donner la fièvre », ce qui nous semble exagéré : nous avons collecté des nids à main nue en faisant toutefois des gestes plus saccadés que ceux des Chimpanzés pour secouer les insectes agressifs.

Ecophylla longinoda LATREILLE (Formicinae), malgré son aspect redoutable (les *Ecophylles* (1) consommées par des Macaques à Ceylan, ont une morsure particulièrement douloureuse), est tout à fait inoffensive. Il s'agit d'une variété sombre (« Basi-kita » en Bakota) qui fait un nid de la grosseur d'une balle de tennis en assemblant plusieurs feuilles à l'aide d'une soie fournie par les larves au moment de la nymphose. Ce nid contient environ 5 g de Fourmis et de nymphes (9,20 g dans deux nids).

Figure 12. — Ces Chimpanzés, ♀ D, ♀ C et ♀ A, ont découvert dans un tronc creux une colonie de *Polyrachis militaris* (Formicinae). Ils en pillent le couvain dont ils sont très friands, en passant leur bras dans la cavité du tronc et en le retirant vivement.

Figure 13. — Un nid d'*Ecophylla longinoda* (Formicinae) vient d'être « cueilli » dans l'arbre voisin par la ♀ B qui le garde serré en main comme toute capture importante (la morsure de ces Fourmis est très légère). Elle commence à dilacérer ce nid de feuilles assemblées pour manger le couvain et la plupart des adultes, ce qui représente environ 5 g de matière animale.

Figure 14. — Un oisillon a été découvert par le ♂ F. Il le garde serré dans sa main (une patte en dépasse) et il se réfugie sur une branche basse près de la ♀ A. Cette dernière garde entre ses lèvres une « chique » formée par la pulpe des fruits de *Pachypodanthium staudtii*, qu'elle presse longuement entre ses mâchoires pour en extraire la substance.

(1) En Asie, les *Ecophylles* sont consommées par l'Homme, même à l'état cru (SEGUEIN, 1971). GOODALL ainsi que SUZUKI ont mentionné la consommation d'*Ecophylla longinoda* par les Chimpanzés de Tanzanie.

Ces nids sont évidemment beaucoup moins communs que les précédents, et, sur l'île, ne se trouvent pas dans les mêmes parties de la forêt (forêt sombre assez haute). Le Chimpanzé n'en consomme que quelques-uns par jour. Il peut les repérer de loin : il monte alors cueillir cette boule de feuillages et la garde serrée dans une main repliée (Fig. 13) en prenant ses distances vis-à-vis de ses congénères. Il en déplie les feuilles une à une en mangeant à la bouche les imagos qui s'échappent, puis lèche soigneusement les feuilles du centre où se trouvent les nymphes, les larves et les œufs (ce nid, formé de feuilles vertes, comme dans le cas précédent, est très difficile à identifier de loin en forêt). Le Chimpanzé ira ensuite racler une écorce avec ses incisives pour la mâcher longuement avec les Fourmis qu'il a gardées dans sa bouche.

Polyrhachis aff. militaris F. (*Formicinae*) est une Fourmi de grosse taille assez fréquente dans les troncs creux et les bois pourris qui appartient à un groupe d'espèces ayant des habitats divers et dont la systématique est encore imprécise. Les Chimpanzés sont particulièrement friands des grosses nymphes dont ils trouvent parfois plusieurs poignées au creux d'un vieux tronc : ils y passent la main d'un geste rapide et se débarrassent des fourmis accrochées à leur pelage ou les mangent en les pinçant une à une entre le pouce et l'index. Les nymphes ont pour l'homme un goût douceâtre à peine sucré ; mais il paraît probable que des peptones ou autres dérivés protéiques solubles y soient détectés par les Chimpanzés.

Les nids de ces *Polyrhachis* (« Etoumboumba » en Bakota) sont établis dans des cavités plus ou moins étroites des arbres morts ou vivants que les Chimpanzés explorent systématiquement. Lorsque la cavité est trop étroite pour le passage de la main, l'animal, sans hésitation, casse un rameau voisin dont il arrache les feuilles avec ses dents et entreprend la fouille avec cet outil.

C'est avec ce même outil qu'il « pêche » dans le fond du trou (fig. 11) les fourmis qui mordent et s'accrochent à sa baguette. Ce geste d'exploration ou de « pêche » à l'aide d'une baguette semble lui être très familier.

Paltothyreus tarsatus F. (*Ponerinae*) est aussi une très grosse Fourmi que les Chimpanzés « pêchent » dans son terrier. C'est un prédateur de *Macrotermes* et les nids que nous en avons vu étaient établis au contact d'une grosse termitière (cette Fourmi, « Ntotokodji » en Bakota, est utilisée dans la pharmacopée locale et les autochtones se la procurent en l'attirant dans un piège amorcé avec des termites).

A cause de sa forte odeur, cette Ponerine a été baptisée « Fourmi-cadavre ». L'odeur est visiblement perçue par les Chimpanzés qui, après avoir enfoncé leur baguette-outil dans un

trou du sol (présumé de *Paltothyreus* ?), la retirent et en flairent l'extrémité. C'est probablement cette odeur qui incite ensuite l'animal à « pêcher » avec application et même une certaine frénésie, poussant fortement la baguette dans le sol en la faisant légèrement vibrer. C'est uniquement dans ce cas précis que nous avons vu un comportement de « pêche » durant plus d'une heure, comparable à ceux que GOODALL a décrit à propos des *Macrotermes*.

Camponotus sp. est une grosse Fourmi rousse de forêt que les Chimpanzés ramassent et mangent quand ils en trouvent occasionnellement un petit groupe au sol.

Beaucoup d'autres espèces de Fourmis de petite taille sont consommées lorsque les Chimpanzés fouillent dans les bois morts, au sol ou le long des grosses branches. Il est fréquent qu'en soulevant un épiphyte (*Platyserium* ou autre Fougère), l'animal découvre sous les racines le couvain d'une petite fourmière qu'il avale avec de la matière végétale et de l'humus, après avoir longuement mâché l'ensemble. Nous n'avons pas cherché à collecter ces multiples espèces dont il restait rarement un échantillon. Il est d'ailleurs très probable que le couvain de toutes les Fourmis est comestible.

Par contre, il est étonnant que les *Macrotermes* ne soient jamais consommés. Nous avons vu plusieurs fois (en décembre 1971, janvier, février et mars 1972), les Chimpanzés piétiner une colonne de *Macrotermes muellerii* en cours de déplacement diurne, sans jamais essayer d'en capturer. Les termitières du *Macrotermes* sont de gros monticules de 1 à 2 mètres de haut, très abondants sur l'île comme dans toute la forêt d'Ipassa. La biomasse de ce terme est peut-être même la plus forte de celles de toutes les espèces animales de cette forêt : Au moment de l'essaimage, les imagos perdent très vite leurs ailes que l'on trouve dispersées sur de larges étendues ; un comptage sur quelques mètres carrés nous a donné une biomasse correspondante de 15 kg par hectare (poids frais). Au cours d'une forte pluie (3 novembre 1971), nous avons vu un essaimage de *Macrotermes* rabattu au sol par l'averse, alors que les Chimpanzés s'agitaient dans les arbres, juste au dessus. Aucun d'eux ne s'y est intéressé. Pourtant ce *Macrotermes muellerii* est apparemment aussi comestible que le *M. bellicosus* que Jane VAN LAWICK GOODALL a vu consommer en si grande abondance par ses Chimpanzés en Tanzanie : Dans la région de Makokou, les membres d'une famille de Pygmées que nous avons eu l'occasion d'accompagner quelques jours à travers la forêt, utilisaient de gros épieux taillés sur place pour défoncer les termitières et chercher à la base les insectes qui se préparaient pour le prochain essaimage, afin de les consommer. Au Rio Muni, JONES et SABATER PI (1969) ont décrit des termitières à *Macrotermes muellerii* où des « baguettes de pêche » avaient été laissées en

place par des Anthropoïdes. Il semblerait donc que les différentes populations locales de Chimpanzés aient des habitudes alimentaires variant sensiblement d'une région à l'autre. Nous avons, dans notre cas, feint ostentiblement de consommer des *Macrotermes* mais cela n'a déclenché aucune réaction chez les Chimpanzés (1).

Quelques espèces de Termites sont néanmoins utilisées. N'étant pas toutes déterminées avec certitude, nous les désignerons par le numéro des échantillons destinés à l'analyse.

An26 : Nasutitermes sp. Ce termite de petite taille construit un nid sphérique en carton accroché à une branche d'arbre. C'est ce nid tout entier que les Chimpanzés consomment en le mâchant très longuement. Il constitue une forte charge cellulosique, mais il faut remarquer à ce sujet que tous les aliments riches en protéines animales sont consommés avec un aliment d'accompagnement renfermant surtout des fibres végétales. GOODALL (1963) a fait cette observation à propos de la consommation de viande et tous les observateurs, depuis lors, l'ont confirmé. Les nids de Fourmis dont nous parlions plus haut sont également consommés avec leur structure de carton ou bien, pour ceux des *Cecophylles*, avec des écorces prélevées sur des arbres voisins.

An23 : Microterotermes (?) sp. Les galeries laissées par ce termite dans le sous-bois, sont très apparentes parce que formées d'une matière sableuse agglomérée de couleur claire. Elles enrobent complètement les brindilles et les branches mortes de moins de 2 cm de diamètre tombées au sol ; les termites, après en avoir vidé la substance, ne laissent que le « moule » blanc d'un rameau qui s'écroule au moindre choc. Dans ce cas encore, les Chimpanzés qui lèchent les galeries ne consomment qu'une faible quantité de termites par rapport au total ingéré. La charge, cette fois-ci, est essentiellement constituée de matières minérales.

De plus, c'est cette seule charge minérale (c'est-à-dire une galerie vide de Termites) qui est consommée le plus souvent. Nous entrons là dans le domaine de la géophagie dont nous donnons quelques aperçus dans les pages suivantes.

An33 : Procutitermes sp. Construit une termitière à égouttoirs, en terre, de forme très caractéristique et appuyée contre un tronc d'arbre. Dans ce cas le termite ne constitue lui-même qu'un

aliment occasionnel : il peut se trouver dans les extrémités des égouttoirs en forme de stalagmites que les Chimpanzés cassent et croquent de temps à autre.

D'autres espèces de Termites sont consommées avec le bois mort miné par leurs galeries.

Parmi les autres Insectes que les Chimpanzés ont consommés, citons :

Homoptères : au moins une espèce de Cigale.

Lépidoptères : au moins trois espèces de chenilles (verte ; verte rayée blanc ; noire velue) et un cocon.

Orthoptères : Une sauterelle ; un Grillon ; une Mante ; une oothèque de Mante.

Coléoptères : Deux imagos ; diverses larves mélolonthoïdes.

Hyménoptères : *Belonogaster sp.* : le couvain d'un nid de guêpes noires était consommé avec le nid de carton. Une enflure importante sur le visage de la ♀ D traduisait une ou plusieurs piqûres subies, après la consommation d'un de ces nids. Cela n'a pas empêché les Chimpanzés d'en consommer à plusieurs autres reprises. Les rapides « moulinets » qu'ils font avec un bras, lorsqu'ils s'écartent en tenant un nid de guêpes de l'autre main, semblent efficaces pour ne pas laisser aux insectes qui tourbillonnent autour d'eux, les quelques fractions de seconde nécessaires pour se poser et piquer. Une autre guêpe *Rhopalidia guttatipennis* est probablement consommée aussi. Le miel et le couvain des *Meliponula bocanxei* et *Apis mellifica* var. *adansonii* sont présents, mais nous n'avons pas vu les Chimpanzés en consommer.

Parmi les autres Invertébrés consommés, beaucoup ne constituent qu'un très faible apport alimentaire (Araignées et, plus souvent, leur cocon ; Cochenilles ; une galle sur une feuille...).

Nous insisterons plus longuement sur les Scorpions dont la consommation est plus fréquente et qui constituent, par unité, un apport protéique relativement important.

Capture et consommation du Scorpion, Opisthacanthus lecomtei : Nous avons assisté de près à 3 captures de ces Scorpions (en mai et en juin 1972). Dans beaucoup d'autres cas où une proie non identifiée a été capturée, il devait aussi s'agir de ces Arachnides. Lorsque les Chimpanzés fouillent sous les écorces des troncs pourris ou dégagent les bois morts tombés au sol, le Scorpion est mis à jour et prend une position défensive. Alors, sans aucune hésitation, l'animal frappe, à main nue, plusieurs coups rapidement répétés et porte aussitôt le Scorpion à sa bouche et le mâche. Cette capture ne prend que quelques secondes, mais le bruit attire aussitôt les autres Chimpanzés qui font cercle. Les Scorpions semblent être particulièrement appréciés et la remarque que nous faisons plus haut à propos de la consommation des nymphes de

(1) Les habitudes alimentaires du Chimpanzé ne se modifient pas rapidement et il aurait été étonnant que cette « expérience » réussisse. МИНАУД (comm. pers.), après le refus d'un nouvel aliment composé en forme de pastilles par des Chimpanzés en élevage, a tenté de les approvisionner avec le composé industriel qu'ils mangeaient tous les jours en le présentant en pastilles. L'aliment ancien, sous cette nouvelle forme, a été refusé de la même façon que l'aliment nouveau, même après une longue période de jeûne.

certaines Fourmis s'impose : des facteurs protéiques solubles, peut-être détectables aux sens chimiques, doivent y être recherchés.

Nous sommes redevables à M. VACHON de l'identification d'un spécimen de Scorpion provenant de la forêt des environs de Makokou qui semble bien correspondre à l'espèce consommée : il s'agit d'un *Opisthacanthus*, à pinces épaisses ; toutefois, peu de Scorpions ayant été collectés dans la région de Makokou, l'identité des spécimens capturés par nos Anthropoïdes reste douteuse.

La capture des Scorpions n'a encore jamais été observée chez le Chimpanzé : au contraire, cet Arthropode était un objet effrayant pour lui dans certaines expériences de laboratoire. Par contre, VACHON (1954) a publié une information de J. DORST sur l'aptitude des Cynocéphales à arracher la queue des Scorpions pour les consommer. Le Magot, *Macaca sylvana* procéderait de même à l'arrachage de la queue des Scorpions pour les consommer (G. DE TURCKHEIM, comm. pers.).

DE VORE et HALL (1965) ayant montré que le *Papio anubis* mange le Scorpion tout entier, « sting and all », comme nos Chimpanzés, il était intéressant de vérifier les observations qui précèdent. Un rapport inédit de R. PORTÈRES (1) (I. XII. 1959) nous les confirme : Sur un plateau latéritique, dans la région du Fouta Djallon, un groupe de Cynocéphales avançait, en ligne, en soulevant systématiquement toutes les pierres pour découvrir les Scorpions. Ceux-ci étaient saisis d'une main et leur queue était arrachée d'un geste rapide de l'autre main. Les Cynocéphales ont ainsi « ratissé » 400 mètres de terrain environ, mais cette chasse aux Scorpions semblait durer depuis un certain temps. M. VACHON pense qu'il doit s'agir d'espèces appartenant au genre *Buthotus* (Famille des Buthidés, dans laquelle figurent des espèces à piqûre mortelle ou très dangereuse).

Au contraire, l'*Opisthacanthus lecomtei* de Makokou, est un Scorpion au venin peu dangereux, guère plus gênant que la piqûre d'une grosse guêpe.

Œufs et Oiseaux : Tous les nids repérés sont aussitôt visités et aucun oiseau ne semble pouvoir construire son nid hors de portée des Chimpanzés. L'un des plus difficiles d'accès était un nid de Tisserin *Malimbus cassini* qui pendait à l'extrémité flexible d'un palmier-liane épineux du genre *Calamus*. Un Chimpanzé réussit à l'attraper à force de balancements successifs sur les troncs flexibles des petits arbres voisins.

Cela peut expliquer que beaucoup d'espèces d'oiseaux édifient leur nid près du sol où ils sont moins repérables. Dans ce

(1) Rapport confié à M. VACHON pour un travail d'ensemble sur les ennemis des Scorpions.

cas, le Chimpanzé ne peut le trouver que s'il marche juste à côté et les chances de survie des oisillons sont donc plus grandes.

Les nids repérés sont détruits tout au long de l'année, mais il s'agit le plus souvent de nids anciens que le Chimpanzé dilacère en examinant attentivement tous les morceaux.

Nous avons pu observer à trois occasions un Chimpanzé trouvant un œuf et, cinq fois, un ou plusieurs oisillons ont été capturés.

L'œuf est délicatement saisi entre les lèvres et il sera consommé, accompagné d'écorces raclées sur des lianes ou sur des troncs d'arbres. Ces écorces sont prélevées dans le voisinage immédiat, mais l'animal cherche à vue parmi les arbres disponibles ; il semble surtout choisir en fonction d'une texture fine superficielle plutôt que des espèces définies ; il utilise alors ses incisives comme une grosse gouge pour arracher des copeaux fibreux.

La consommation d'un oisillon se fait de la même façon, mais elle dure environ 20 minutes. La proie est gardée serrée en main pour être mangée par très petits morceaux arrachés un à un et mâchés avec beaucoup d'écorce.

Une grande excitation dans le groupe suit la capture d'un oisillon et l'animal qui le détient s'efforce de s'écarter de ses poursuivants (dans un cas, le ♂F se réfugia près de la ♀A ; Fig. 14). Si le risque de se faire dérober sa capture par un animal plus fort devient imminent, la proie est aussitôt placée toute entière dans la bouche et y demeure sans être mâchée. Cependant, comme dans les exemples décrits par VAN LAWICK GOODALL (1968) ou par TELEKI (1973), le propriétaire d'une proie est « reconnu », après quelques minutes, même par des animaux dominants qui viennent alors en quémander un morceau, main tendue et les lèvres avancées avec une vocalisation caractéristique. Ce fut le cas, par exemple, pour la ♀D quémandant à la ♀C. Mais nous n'avons jamais vu de proies animales partagées.

Par contre, des séquences complètes de ce comportement de « demande et partage » (« Begging and sharing ») ont été souvent observées lors de la consommation de nourriture végétale : divers gros fruits et même des aliments tout à fait communs comme les tiges d'*Hypselodelphis* ont été partagés par leur détenteur avec un quémandeur.

Beaucoup d'auteurs et surtout TELEKI (1973) ont insisté sur l'association de ce comportement avec la consommation de grosses proies, parce qu'il est alors très évident. Par ce biais, ils montrent l'importance de la chasse dans l'évolution sociale des Hominiens, en l'opposant au peu d'importance qu'elle a du seul point de vue de l'alimentation (SUZUKI, 1973). Les quelques observations exposées ci-dessus montrent que le comportement de « demande et partage » chez le Chimpanzé est sans doute plus ancien que le comportement de chasse sur lequel la sélection naturelle n'aurait

pas encore eu le temps d'agir. BYGOTT (1972) note en effet, à propos des cas de cannibalisme observés chez le Chimpanzé : « the occurrence of both types of behaviour suggests that chimpanzees have become predator so recently, or have practised predation at a such low level, that natural selection has not had time to eliminate such aberrations ». Sans méconnaître l'importance et le caractère spectaculaire de la prédation par les Chimpanzés, il semblerait que d'autres aspects du comportement coopératif et réfléchi, observables sur le terrain (voir notre dernier chapitre) soient aussi à prendre en considération au point de vue évolutif.

Mammifères : Aucun gros gibier n'a été capturé par les Chimpanzés pendant notre période d'observation, ce qui n'est pas en contradiction avec les observations faites à la Gombe Stream Reserve où seuls les mâles adultes se livrent à cette pratique. D'autre part, en forêt de Budongo, milieu plus comparable à Makokou, les Chimpanzés ne chassent pas ou très peu (REYNOLDS et REYNOLDS, 1965 ; SUGIYAMA, 1968).

Une seule fois nous avons vu la ♀ B capturer un Muridé de petite taille, sans doute du genre *Leggada* ou *Hylomyscus*. Il fut mangé avec des écorces, de la même façon que les oisillons. Un petit Lémurien (*Galago alleni*), capturé dans un piège, a également été, semble-t-il, mangé par les Chimpanzés en notre absence.

D'une façon générale, la consommation de viande par les Chimpanzés est tout à fait négligeable du point de vue nutritionnel ; par ailleurs, les femelles et les juvéniles ont très rarement accès aux proies, alors que ce sont eux qui auraient un plus grand besoin de protéines animales.

Le poids relatif de la nourriture d'origine animale des Chimpanzés approche les 5 % sur l'ensemble de nos observations (les fourmis en constituent à elles seules 3 à 4 %). Par contre, l'ensemble des plus grosses proies capturées (les oisillons principalement) ne dépasse pas 0,2 % du poids total ingéré. Il est difficile de comparer ces chiffres aux observations faites en Afrique de l'Est, aucune estimation quantitative n'ayant encore été tentée dans les différentes stations de terrain ; cependant, les observations de VAN LAWICK GOODALL (1968) et de SUZUKI (1969) donnent, pour des temps d'observation comparables, une fréquence de consommation de petites proies sans doute moins régulière, mais assez semblable au total (les termites ne sont pêchés que pendant deux mois et demi, mais ils sont alors consommés en grande quantité).

Notons une petite différence comportementale : pendant la consommation des proies, le Chimpanzé de l'Est Africain *Pan troglodytes schweinfurthii* mâche de nombreuses feuilles, alors que *Pan troglodytes troglodytes* utilise des écorces. Cela ne représente probablement qu'une différence de traditions sociales : dans les deux cas, une forte charge cellulosique accompagne toujours

l'aliment d'origine animale et permet de le mâcher très longuement.

GÉOPHAGIE : Nous avons vu ci-dessus que c'est une « charge minérale » qui accompagne souvent les quelques termites consommés au Gabon. Et seul le minéral est souvent absorbé.

La géophagie est un phénomène fréquent chez les Mammifères. Nous l'avons observé chez les *Presbytis* de Ceylan (HLADIK et HLADIK, 1972) et P. PFEFFER (travail en préparation) l'a notée chez d'autres Primates (Gibbon notamment), ainsi que chez de très nombreux ruminants. Ce sont les animaux eux-mêmes qui créent les « salines », c'est-à-dire ces emplacements dénudés où la terre est fréquemment prélevée et qui, peu à peu, prennent l'aspect d'une petite falaise. PFEFFER a remarqué que la consistance très fine du matériau joue un rôle au départ, pour inciter les animaux à l'ingérer ; ce serait pourquoi la terre des termitières remaniée par les Insectes, pourrait être consommée ; mais aussi la composition du matériau, surtout sa richesse en chlorure de sodium, est relativement constante. Certaines observations de JANE VAN LAWICK GOODALL (1968), confirment ce point : elle décrit l'emplacement comme une petite falaise et les analyses montrent que la terre que les Chimpanzés viennent y manger renferme un taux élevé de chlorure de sodium.

Nous avons présenté du chlorure de sodium en poudre à notre groupe de Chimpanzés, mais ceux-ci n'ont marqué aucun intérêt pour ce sel à l'état pur qu'ils ont à peine goûté. Ce test donne pourtant des résultats évidents avec les autres Mammifères lorsqu'ils ont une déficience en chlorures. Les analyses de nos matériaux montreront si d'autres éléments minéraux entrent en jeu ; mais le facteur apparent dans le choix de ces compléments alimentaires minéraux est, pour l'instant, la seule consistance : il s'agit presque toujours de terre remaniée par les Insectes. Nous désignerons les échantillons recueillis sous leur code pour l'analyse :

Mi 1 : terre des termitières à *Macrotermes* : de gros blocs en sont cassés et sont « croqués » par petites fractions (10 à 20 grammes au total) de la même façon que le *Presbytis entellus* de Ceylan peut occasionnellement utiliser un bloc de terre provenant d'une termitière. La consommation de ce matériau a été observée surtout chez un individu : la ♀ B.

Mi 2 : terre formant la cheminée au-dessus du puits où vit une larve de cigale très particulière, *Muansa clypealis* (décrite par BOULARD, 1969). Ces cheminées sont souvent situées sur les bas de pentes d'une termitière à *Macrotermes* et la consistance de la matière qui les forme, lorsqu'elles sont toutes fraîches, est particulièrement fine, un peu comme celle de l'argile plastique. Les Chimpanzés saisissent au passage l'une de ces cheminées et en

avalent de petits fragments tout en continuant de marcher. Tous les animaux du groupe ont consommé plusieurs fois ce *Mi 2*, entre janvier et juin 1972 inclus, mais nous avons noté une plus grande fréquence d'utilisation par la ♀ B.

Mi 4 : galeries sableuses sur les troncs et les branches construites par le termite *An 32* (genre *Microterotermes* ?). Ces galeries étant vides, nous ne pouvons pas identifier avec certitude l'espèce constructrice. Comme nous l'avons déjà signalé, elles sont souvent consommées par les Chimpanzés (nombreuses observations de décembre 1971 à juillet 1972), qui en lèchent à chaque fois 10 à 20 cm (poids moyen : 0,7 g par cm).

Mi 5 : termitière à égouttoirs construite par le *Procutitermes* sp. (*An 33*). L'extrémité des égouttoirs (pesant 5 à 6 g) est cassée et consommée avec éventuellement les termites qu'elle renferme ; l'usage en est occasionnel ; (août 1971 ; avril 1972).

Mi 6 : terre argileuse plastique ramassée au sol après la pluie et occasionnellement mangée en petite quantité.

EAU DE BOISSON : L'eau libre est surtout utilisée pendant la petite saison sèche, chaude et ensoleillée : les Chimpanzés boivent alors au moins une fois chaque jour. Pendant la grande saison sèche, froide et couverte, ils le font plus rarement.

Au cours de la petite saison sèche, lorsque les Chimpanzés approchent du fleuve, ils vont vers l'eau un à un, mais pas forcément à la suite ; ils se penchent la face en avant et les lèvres sorties et aspirent quelques gorgées d'eau. GOODALL (1965) a observé cette même façon de boire chez les Chimpanzés de la Gombe Stream Reserve. L'eau est avalée en petite quantité (estimation : 20 à 50 cc). Parfois (par jeu ?) l'animal la garde dans sa bouche environ une minute, puis la recrache.

Au hasard des rencontres en forêt, les Chimpanzés utilisent l'eau qui s'accumule dans les cavités des troncs. Nous les avons vus alors plonger leur main dans la cavité et la sortir, avec une série de gestes alternatifs qui leur permet de recueillir dans leur lèvre inférieure, tendue en avant, le liquide qui s'écoule de leurs doigts. Cette seconde manière de boire est propre à beaucoup d'autres Primates (nous l'avons observé par exemple chez l'Atèle de Barro Colorado).

Une troisième méthode, plus rarement observée, caractérise le Chimpanzé : c'est l'usage des « éponges ». Alors que, d'après GOODALL, la fabrication de ces « éponges » paraît intentionnelle, au moins dans certains cas, il nous semble que c'est plutôt l'occasion de leur fabrication qui a déclenché leur emploi, chaque fois que nous avons pu l'observer : le Chimpanzé qui mâche un aliment fibreux (tiges d'*Hypselodelphis*, par exemple) s'en fait une sorte de grosse chique dont il extrait le jus en la pressant

fortement entre ses mâchoires. S'il y a de l'eau près de lui (dans le creux d'un tronc par exemple), il y plonge ce tampon de fibre végétale presque sèche et le mâche encore avec son nouveau jus ; il peut recommencer l'opération plusieurs fois de suite et vider toute l'eau du creux-réservoir. On remarquera que le Chimpanzé, dans ce cas, en même temps qu'il absorbe l'eau dont il n'a peut-être pas besoin, épuise toutes les substances solubles du végétal dont il se nourrit.

AUTRES TRAITS CARACTÉRISTIQUES DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DU CHIMPANZÉ. — La morphologie des lèvres du Chimpanzé lui permet de retenir de grosses quantités d'aliments et de former, en triturant longuement cette masse, une sorte de chique dont il épuise peu à peu toute la substance liquide. La puissance de ses mâchoires lui permet de compresser fortement, plusieurs fois de suite, cette chique et de n'en laisser que le tampon de fibres végétales dont nous parlions ci-dessus et que l'animal finit toujours par jeter. C'est uniquement avec les aliments d'origine animale que la charge cellulosique (écorce) est avalée par petites fractions.

Lorsqu'il se nourrit de bananes (complément alimentaire disponible sur l'île) il ajoute toujours dans sa bouche une ou deux « peaux » pour constituer cette masse fibreuse qui lui semble indispensable. Il peut ajouter de temps à autre à cette chique, une banane complète avec sa peau et mâcher l'ensemble pendant 10 à 20 minutes avant d'en laisser tomber au sol les restes fibreux. Une chique comprenant 4 peaux de bananes (145 g, soit 20,3 g en poids sec) ne pèse plus que 27 g (9,5 g en poids sec) après avoir été mâchée et compressée.

Tous les gros fruits renfermant des parties fibreuses sont mangés selon ce processus, en particulier le « bilinga », *Nauclea diderrichii* et le *Pachypodanthium staudtii* (sur la figure 14, à l'arrière-plan, la ♀ A est en train de triturer dans sa bouche une chique formée par ces fruits). SUGIYAMA (1968) donne une description comparable de la consommation de gros fruits de *Ficus*. Bien qu'il y ait là un comportement assez spécial, compliqué parfois de manipulations successives de la chique obtenue, nous pouvons le rapprocher de celui d'autres singes à régime frugivore et insectivore comme les Sajous, les Atèles ou les Macaques qui ne retiennent que le jus de certains fruits, en particulier des *Ficus* (HLADIK et HLADIK, 1969 ; 1972), en les accumulant dans leur bouche.

Le comportement de « demande et partage » se fait souvent directement de bouche à bouche, ou bien le donneur peut partager et donner à la main du demandeur un morceau d'une chique de fruits encore juteuse qu'il tient dans sa bouche. Le don de bouche à bouche se fait plus souvent entre la femelle et son jeune, ce qui pourrait être l'origine du comportement très particulier des Chimpanzés adultes.

Une autre caractéristique comportementale propre au Chimpanzé est l'emploi d'outils (grosse pierre ou bâton) pour casser les noix et en extraire les graines. BEATTY (1951) a fourni un rapport très précis sur ces faits dont parlaient déjà, sans preuves directes, SAVAGE et WYMAN (1844). Nous n'avons pas observé de comportements de ce type (voir ci-dessus nos remarques à ce sujet sur le *Panda oleosa* et le *Coula eludis*), mais l'aptitude à la manipulation des bâtons a été clairement observée au cours des jeux (voir ci-après).

VARIATIONS DU RÉGIME ALIMENTAIRE AU COURS DU CYCLE ANNUEL.

— Le régime des Chimpanzés du Gabon que nous avons étudié se caractérise par sa grande variété, à la fois en espèces et en types d'aliments utilisés au cours du cycle annuel dans cette forêt dont la complexité floristique est très grande.

Le groupe réintroduit que nous avons observé disposait, rappelons-le, d'un complément alimentaire (exclusivement formé de bananes) déposé tous les deux jours dans un abri situé au Nord-Ouest de l'île. Ce complément semble indispensable pendant la grande saison sèche, lorsque les fructifications sont rares ; les Chimpanzés ont alors l'habitude de visiter régulièrement l'abri. Ces conditions ne sont pas très éloignées, en fait, des conditions naturelles : d'une part, les Chimpanzés sauvages tués par les chasseurs gabonais ont souvent dans l'estomac des restes de bananes qui proviennent d'anciennes plantations ; d'autre part, dans les résultats de certaines études de terrain, on trouve précisément qu'une plante cultivée sert d'aliment de base (à la Gombe Stream Reserve, il s'agit du Palmier *Elaeis* qui y est probablement naturalisé — en dehors des bananes qui ont également été expérimentalement offertes). Remarquons que SUZUKI (1969) indique un aliment naturel principal : les graines de *Brachystegia* sp. et SUGIYAMA (1968) pense que le *Cynometra* dans la forêt de Budongo, aurait le même rôle important c'est-à-dire permettre de subsister pendant la période de moindres disponibilités en fruits. Dans le cas particulier du groupe réintroduit, la production alimentaire et la superficie de l'« île aux Singes » par rapport au domaine vital des Chimpanzés de forêt sont insuffisants : d'après les densités publiées par REYNOLDS et REYNOLDS (1965), 6 Chimpanzés disposent d'au moins 200 hectares de forêt (l'île n'en fait que 65) ; mais encore, les populations régionales étant plus nombreuses, elles disposent en commun d'un domaine vital beaucoup plus vaste.

Dans la forêt du Gabon, une multitude d'espèces végétales permettent une production de fruits continue sur l'ensemble de l'année et suffisante sur une étendue assez vaste (qui reste à déterminer avec précision), sans qu'une espèce revête une plus grande importance que d'autres. Le schéma de répartition temporelle des productions d'aliments et de leur utilisation que nous

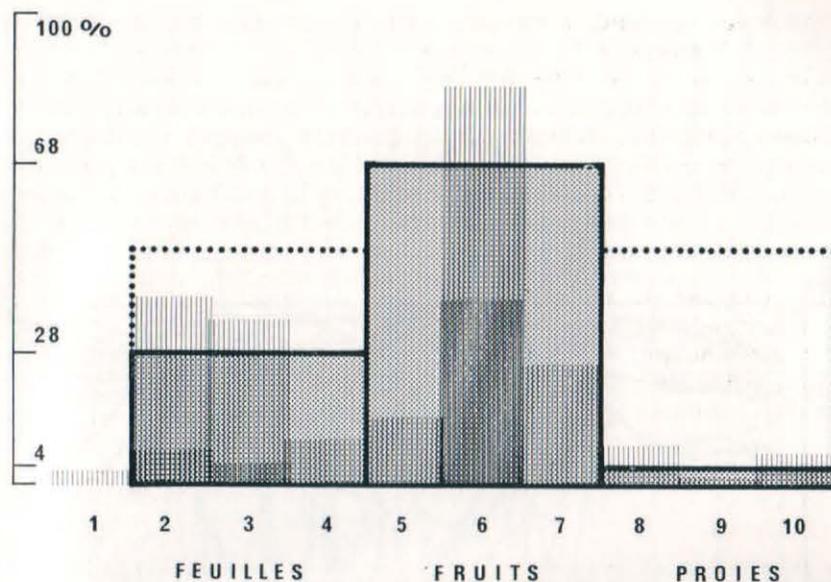


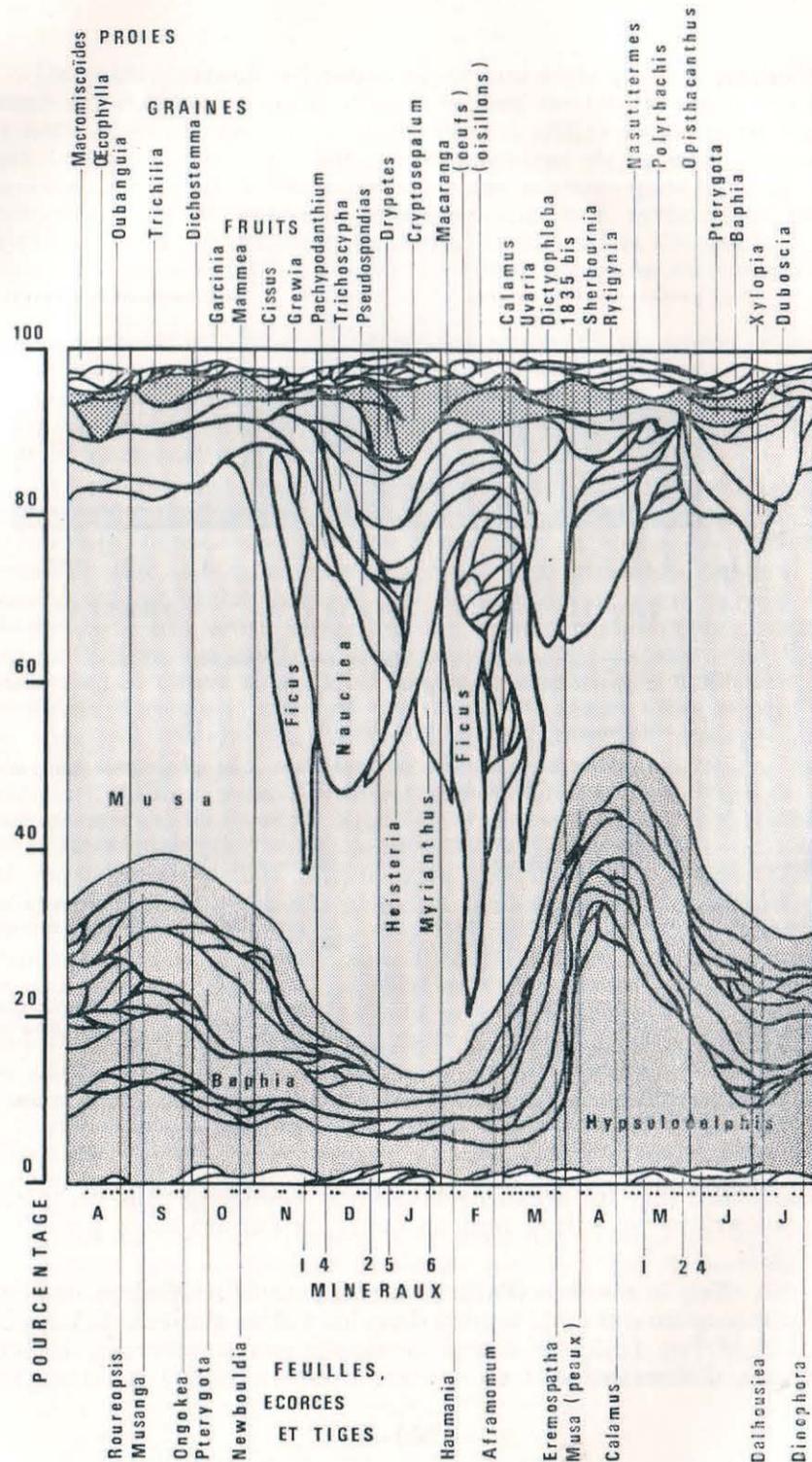
Figure 15. — Diététoqramme établi d'après la consommation moyenne annuelle du Chimpanzé, *Pan troglodytes troglodytes*. Les symboles utilisés sont les mêmes que pour les autres espèces de Primates avec lesquelles nous pouvons établir des comparaisons (cf. Hladik et Hladik, 1969 et 1972).

	1. Eléments minéraux correspondant à la géographie (moyenne annuelle inférieure à 0,5 %).	
Feuilles et Tiges	2. Tiges et écorces 3. Feuilles et bourgeons 4. Boutons floraux	La partie grisée de gauche traduit le pourcentage annuel de ces matériaux (28 %).
Fruits	5. Fruits immatures 6. Fruits à pulpe sucrée 7. Graines et arilles gras	La partie grisée au centre en indique le pourcentage annuel (68 %).
Proies	8. Fourmis, Termites et petits Arthropodes 9. Gros Arthropodes 10. Œufs, oisillons et grosses proies	La partie grisée de droite correspond au pourcentage annuel de proies (4 %).

Les colonnes hachurées indiquent la variabilité (maximas et minimas) dans le régime quotidien, pour chacun de ces éléments.

avons établi (fig. 16) serait certainement beaucoup plus complexe si nous avions pu suivre tout au cours de l'année un « groupe » sauvage.

En effet, le nombre d'aliments consommés au Gabon dépasse de beaucoup ce qui a été trouvé dans les autres stations de terrain, surtout si l'on fait une comparaison sur un nombre équivalent d'heures d'observation : en un an, GOODALL (1963) a dénombré



(Voir légende sur la page ci-contre).

61 aliments (en 800 heures dont 300 en « feeding behavior ») ; en deux ans, elle a récolté 73 échantillons (de 63 espèces végétales) et 7 animaux ont été consommés. Sur l'île où toutes les plantes pouvant servir d'aliments n'ont pas été identifiées, nous obtenons au moins 141 espèces d'aliments végétaux (1) auxquels s'ajoutent 33 proies animales (26 espèces, dont 10 déterminées au moins au niveau du genre) et 5 aliments minéraux. Tous ces types d'aliments ont été consommés en 451 heures 30 d'observations suivies. Le total des échantillons alimentaires dont il est question dans le présent article dépasse 210 et ne concerne pratiquement que la forêt primaire du Gabon et encore avons-nous fait ressortir que

Figure 16. — Variations des proportions relatives des différents aliments dans le régime des Chimpanzés d'Ipassa, au cours d'un cycle annuel (août 1971 à juillet 1972).

Ce graphique est établi d'après les journées d'observation indiquées par les points répartis le long de l'axe des temps.

Les proportions sont exprimées en pourcentage de matière brute et les principaux aliments sont indiqués sous leur nom de genre :

— En haut figurent les proies animales, en particulier les Fourmis du genre *Macromiscoides* consommées tout au long de l'année ainsi qu'occasionnellement, les œufs, oisillons, etc.

— Les taches en gros pointillés situées au-dessous correspondent aux espèces dont les graines ou les arilles sont consommés.

— Les fruits, représentés par la plus large bande en grisé fin, incluent la banane (*Musa*) comme aliment de complément. En petite saison sèche (février-mars) un très grand nombre d'espèces fructifient simultanément et la banane est alors délaissée : c'est la seule période au cours de laquelle le régime correspond entièrement au choix naturel.

— La frange grisée inférieure représente les feuillages, écorces et tiges qui sont consommés en cours d'année. Les feuilles de *Baphia leptobotrys* ainsi que les tiges d'*Hypselodelphis violacea* en constituent la plus grande partie. Cette fraction de « fourrages », dont nous donnons les proportions en matière brute, apparaît exagérément importante car elle renferme beaucoup d'eau.

— En bas du graphique figurent les éléments minéraux consommés en petite quantité (les numéros correspondent à ceux de notre chapitre sur la géophagie).

Bien que nous ayons en quelque sorte « écrété » les variations quotidiennes de ce graphique en joignant les points successifs obtenus avec la précision correspondant aux techniques d'estimation, les différentes courbes restent cependant significatives en ce sens que la consommation alimentaire du Chimpanzé, considérée sur une période supérieure à 24 heures, est relativement constante et subit au cours de l'année une série de modifications progressives.

Il est intéressant de comparer ce graphique à celui que Suzuki (1965) a publié à propos d'un Macaque de région tempérée dont le régime alimentaire inclut beaucoup moins d'éléments mais dont les variations saisonnières ont pu être présentées quantitativement.

(1) Une comparaison avec les résultats de REYNOLDS et REYNOLDS (1965) est difficile à faire bien que le type de forêt dans lequel ils ont travaillé soit plus semblable à la forêt gabonaise, car leurs observations ne pouvaient pas, semble-t-il, se faire à courte distance (41 espèces servant d'aliments au Chimpanzé observées pendant l'année, lors de 300 heures d'observation).

beaucoup de plantes occasionnellement consommées n'ont pu être collectées.

Les quatre exemples qui suivent permettent de se faire une idée de la nature du régime de nos Chimpanzés aux différentes saisons :

1. Exemple pris en grande saison sèche : 1^{er} septembre 1971, de 5 h 40 à 18 h 07.

85 g de feuilles de <i>Baphia</i> 1311	15 g de pulpe de fruit de <i>Garcinia</i> 1384
120 g de tiges d' <i>Hypselodelphis</i> 1345	50 g de pulpe de fruit de <i>Mammea</i> 1382
10 g de pétioles de Parasolier 1574	10 g de fruits de <i>Cissus</i> 1394
30 g d'écorce de Parasolier	920 g de pulpe de 23 bananes
135 g de feuilles de <i>Pterygota</i> 1371	995 g de pulpe de fruits
10 g de bois des apex de <i>Pterygota</i>	
15 g d'écorce et d'aubier de <i>Macaranga</i> 1386	
50 g de feuilles de <i>Roureopsis</i> 1385	45 g de couvain de fourmis <i>Macromisoides</i>
5 g de feuilles de <i>Baphia</i> sp. 1383	10 g de bois miné de termites
20 g d'apex de liane indéterm.	5 g de liane avec termites
+ 50 g de peaux de bananes	5 g de nid de fourmis indéterm.
520 g de feuilles et tiges	65 g d'insectes (en incluant un peu de « charge cellulosique »)

Total ingéré par la ♀A (pesant environ 25 kg) : 1 580 g.

2. Exemple pris au cours de la grande saison des pluies : 13 novembre 1971, de 5 h 35 à 18 h.

30 g de feuilles de <i>Baphia</i> 1311	470 g de pulpe de fruit de <i>Dichapetalum</i> 1554
80 g de tiges d' <i>Hypselodelphis</i> 1345	10 g de fruits rouges indéterm.
100 g de pétioles de Parasolier 1574	600 g de bananes du nourrisseur
30 g de feuilles de <i>Pterygota</i> 1371	1 080 g de pulpe de fruits
20 g de feuilles de liane indéterm.	40 g de fourmis <i>Macromisoides</i>
+ 50 g de 2 peaux de bananes	10 g de bois mort avec termites dans leurs galeries
310 g de feuilles et tiges	5 g de fourmis <i>Camponotus</i> ?
	55 g d'insectes

Total ingéré par la ♀D (pesant 22 kg) : 1 455 g.

3. Exemple pris en petite saison sèche : 29 janvier 1972, de 5 h 45 à 18 h 34.

50 g de tiges d' <i>Hypselodelphis</i> 1345	80 g de pulpe juteuse des fruits de <i>Dichtyophleba</i> 1957
10 g d'écorce de liane indéterm.	10 g de jus de fruit de <i>Grewia</i> 1865
5 g d'écorce et d'aubier râclés sur un tronc	2 g d'inflorescence d' <i>Hypselodelphis</i> 1345
20 g de bois mort avec des insectes	95 g de pulpe grasse des fruits d' <i>Heisteria</i> (230 g de poids brut ingéré)
5 g de racines d'épiphytes	5 g de jus d'un fruit de <i>Myrianthus</i> 1974
+ 40 g de peaux de bananes	70 g de pulpe de fruit de <i>Syzygium</i> 1942
130 g de tiges et charge cellulosique	180 g de graines de <i>Cryptosepalum</i> 1926
5 g de terre argileuse Mi 6	945 g de pulpe de bananes
(+ 40 cc environ d'eau de boisson)	1 387 g de fruits divers

10 g de chair d'un petit mammifère An 19, <i>Leggada</i> ou <i>Hylomyscus</i>
15 g de couvain de fourmis <i>Ecophylla</i>
7 g de couvain de fourmis <i>Macromisoides</i>
1,5 g de fourmis <i>Polyrhachis</i>
8 g de nymphes de même espèce
0,5 g de couvain de fourmis sous un épiphyte
3 g de chenilles noires velues
45 g de proies animales diverses

Total ingéré par la ♀B (pesant 20,5 kg) : 1 567 g.

4. Exemple pris au cours de la petite saison des pluies : 11 avril 1972, de 5 h 50 à 18 h 36.

75 g de feuilles de <i>Baphia</i> 1311	60 g de pulpe de fruits de <i>Calamus</i> 1852
450 g de tiges d' <i>Hypselodelphis</i> 1345	5 g de pulpe de fruits de <i>Tulstea</i> 1878
5 g d'apex d' <i>Haumania</i> 1902	20 g de fruits <i>Sherbournia</i> sp.
6 g de feuilles de liane indéterm.	120 g de fruits de <i>Pachypodanthium</i> 1835 bis
3 g de feuilles d'arbre indéterm.	15 g de graines immatures de <i>Pterygota</i> 1371
15 g d'écorce de lianes	35 g de graines de liane 2098
15 g de cœur de <i>Calamus</i> 1852	2 g de fruits de <i>Megaphrynium</i> 2064

+ 40 g de peaux de bananes	10 g de fruits indéterm.	
	220 g de pulpe de bananes	
<hr/>		
609 g de feuilles, tiges et divers	487 g de fruits	
6 g de terre de termitière <i>Mi 1</i>	11 g de couvain de fourmis <i>Macromisoides</i>	
5 g de <i>Mi 2</i> (tuyaux de terre de la larve de <i>Muansa clypealis</i>)	5 g de fourmis indéterm.	
	0,5 g pour 2 petites sauterelles	
	2 g de Cigale	
	3 g de jus d'une grosse larve melonithoïde	
	0,5 g de termites léchés dans une galerie	
	<hr/>	
11 g de terre	22 g de petites proies	
(+ 20 cc d'eau bue dans un tronc creux)	(+ fourmis d'un sac à échantillons volé ce jour-là à l'auteur)	
(+ un peu d'eau qui coulait d'une écorce)	(+ 30 g de termitière complète a <i>Nasutitermes</i> (An 26) ; cet échantillon renfermant surtout du carton)	
(+ 10 cc d'urine sucée sur un tampon en fibre d' <i>Hypselodelphis</i>)		

Total ingéré par la ♀D (pesant 25,5 kg) : 1 159 g.

Dans ce dernier exemple, apparaît l'augmentation sensible de la consommation de feuillage et de tiges corrélatif d'une diminution de la production en fruits qui précède la grande saison sèche (toutefois le poids total de fruits très faible obtenu ce jour-là correspond également à un manque de bananes).

Les poids de fruits que nous avons exprimés sont ceux de la matière comestible (pulpe) auxquels s'ajoute souvent une charge de graines indigestes (par exemple : 230 g de poids total pour l'*Heisteria* correspond aux 95 g de pulpe formant la partie alimentaire). Il est évidemment arbitraire, dans beaucoup de cas, de vouloir faire la différence entre la « charge indigeste » et la fraction qui sera absorbée ; nous n'avons tenté cette estimation que pour certains aliments. La consommation journalière varie donc entre 1 200 - 1 500 g à 1 700 - 2 500 g selon la « charge » exprimée, pour un animal de près de 25 kg dont le tube digestif a des grandes proportions pour un frugivore (HLADIK, 1967 et résultats non publiés), ce qui a un rapport évident avec cette « charge » indigeste.

L'ensemble de nos observations peut s'exprimer par un « diétégramme » (fig. 15) indiquant les moyennes de consommation et les variations extrêmes dans chaque catégorie naturelle d'aliments. Compte tenu des variations en cours d'année, le régime de nos Chimpanzés comprend 18 à 40 % de feuillages, tiges et écorces (moyenne : 28 %) ; 55 à 80 % de fruits (moyenne : 68 %,

dont la banane constitue 33 % dans le cas présent) ; 2,5 à 6 % d'insectes ou autres petites proies (4 % en moyenne). Des éléments minéraux s'ajoutent à ce régime dans une proportion inférieure à 0,5 %.

La figure obtenue s'apparente beaucoup aux diagrammes qui ont été établis pour d'autres Primates à régime frugivore et insectivore, en particulier le Macaque à face rouge de Ceylan *Macaca sinica* (HLADIK et HLADIK, 1972) ; le Chimpanzé inclut toutefois dans son régime une quantité de végétaux verts sensiblement plus élevée. Si nous la comparons au diagramme du Sajou de Barro-Colorado *Cebus capucinus* (HLADIK et HLADIK, 1969), la différence porte sur la plus grande quantité de proies animales que ce dernier consomme (relativement à son poids, bien entendu, car les quantités absolues sont en fait très proches l'une de l'autre). Les Primates consommateurs d'Insectes que nous avons eu l'occasion d'observer utilisaient les Orthoptères (criquets et sauterelles) en grande quantité. Ces insectes sont moins communs dans le milieu forestier de Makokou (1), alors que les Blattes sont abondantes mais ne sont pas consommées par le Chimpanzé (d'après l'observation d'un animal capturant ce type de proie et le relâchant presque aussitôt). L'utilisation des fourmis les plus abondantes permet seule en fait au Chimpanzé d'obtenir une importante quantité de protéines animales.

La figure 16 montre la succession des différents types d'aliments utilisés (ce modèle de représentation quantitatif et temporel est repris de SUZUKI, 1965). Les seuls éléments constants, sans tenir compte de la banane, sont les feuillages de *Baphia leptobotrys* et les tiges d'*Hypselodelphis violacea*, ainsi que les fourmis *Macromisoides aculeatus*. Les fruits qui forment l'essentiel du régime ont un cycle de renouvellement très rapide et beaucoup d'autres espèces (dont une partie mentionnée au tableau I) devraient normalement compléter cette mosaïque déjà complexe.

III. — RYTHME D'ACTIVITE

La recherche de l'alimentation est la principale activité des Chimpanzés sauvages. GOODALL (1965) indique qu'à la Gombe Stream Reserve ils y consacrent 6 à 7 heures par jour et les REYNOLDS (1965) parlent de 6 à 8 heures pour les Chimpanzés de la forêt de Budongo. Si nous ne comptons que les activités purement alimentaires (consommation de fruits et recherche effective

(1) Dans des collecteurs de litière destinés à calculer la production de la forêt d'Ipasa, les Blattes représentaient la principale fraction des insectes qui ont été systématiquement collectés et pesés.

d'insectes) nous n'arrivons à Ipassa qu'à un total quotidien de 4 heures 1/2 à 5 heures 1/2. Si nous y ajoutons les déplacements au sol et dans les frondaisons qui constituent, en fait, une phase essentielle de la découverte à vue des points de fructification, nous arrivons à un temps compris entre 6 h 1/2 et 7 h 1/2 par jour, ce qui semble encore légèrement inférieur aux chiffres indiqués ci-dessus.

En fait, nous avons à faire à une population de jeunes (juvéniles et subadultes) et beaucoup de temps est consacré au jeu, ce qui expliquerait la différence observée (1), les temps et les horaires de repos étant par ailleurs assez comparables à ce qui est décrit par les auteurs de l'Afrique de l'Est.

RÉACTIONS A LA PLUIE. — Le rythme d'activité au cours de la journée est en relation évidente avec les conditions climatiques. La pluie rend les Chimpanzés particulièrement actifs : nous n'avons pas assisté aux scènes impressionnantes d'excitation collective décrites par GOODALL ; mais au cours de la saison des pluies, les Chimpanzés, sous l'averse, se déplacent rapidement dans les arbres ou au sol (fig. 17), s'activent davantage dans la recherche des aliments, ou bien se mettent à bondir de branche en branche et à venir se tremper le pelage dans les flaques d'eau qui se forment, en se roulant au sol au cours de bruyants jeux de poursuite. Lorsqu'une pluie violente survient pendant la nuit, il est bien rare que les Chimpanzés ne quittent pas leurs nids et nous avons toujours eu beaucoup de difficultés dans ces cas à les retrouver le lendemain matin, car ils s'étaient alors déplacés d'au moins une centaine de mètres.

COMPORTEMENT DE « BAIN ». — Tous les Chimpanzés du groupe avaient l'habitude de se baigner, aussi bien pendant la saison des pluies qu'en saison sèche, les jours ensoleillés. Ce « bain » consiste uniquement à se mouiller le pelage par une brusque immersion des membres postérieurs, en faisant éclabousser l'eau. En général l'animal s'accroche à une liane ou à une branche surplombant le fleuve et s'y assure une prise solide avant de lancer ses pieds dans l'eau, puis il monte rapidement dans un arbre voisin pour se sécher. Lorsque les Chimpanzés s'aventurent en eau peu profonde sur le rivage du fleuve, ils le font toujours avec une grande prudence en gardant le contact avec une liane ou une racine émergée (fig. 19). Ils s'éclaboussent alors par quelques brusques mouvements et se réfugient ensuite sur les branches. Ce comportement de « bain » s'apparente tout à fait aux jeux violents qui ont lieu sous la pluie et il ne semble pas que ce soit là

(1) L'appoint alimentaire de bananes pourrait aussi les dispenser d'une certaine activité, mais nous avons plus souvent constaté, les jours où cet appoint leur faisait défaut et au cours de la saison sèche, une baisse de l'activité générale.



Figure 17. — Progression sous une forte pluie, dans le sous-bois momentanément inondé : les Chimpanzés deviennent particulièrement actifs au cours des gros orages.

un comportement exceptionnel ou aberrant propre aux Chimpanzés du Gabon.

REPOS DIURNE. — Le repos que prend le Chimpanzé se répartit en périodes de longueur variable selon les conditions extérieures, plus ou moins étalées au cours de la journée. Le nid de repos (« Day nest ») est construit sommairement, le plus souvent sur un petit arbre de 10 à 15 mètres et le Chimpanzé qui s'y installe y reste généralement plus longtemps (40 à 60 minutes) que s'il

s'étend simplement sur une branche. Au cours de la petite saison sèche, lorsque l'ensoleillement est important, les animaux prennent leur repos au sol (fig. 18), dans un sous-bois bien ombragé et dorment plus longuement aux heures chaudes de la journée.

ACTIVITÉ. — Afin de pouvoir faire quelques comparaisons, nous avons totalisé les temps consacrés à chacune des activités pour chaque heure de la journée : nous les avons classé par rubrique en reprenant nos notes de terrain qui nous permettent de détailler à la minute près les activités de l'individu suivi (l'activité des différents individus du groupe étant d'ailleurs quasiment la même).

Les moyennes ne pouvant pas exprimer la façon dont les activités s'enchaînent ou se fractionnent dans le temps, nous avons représenté (fig. 20) quelques exemples précis de journées complètes, correspondant pour la plupart aux exemples mentionnés dans le chapitre précédent. Nous avons regroupé les diverses formes de l'activité en 3 catégories : 1) repos et sommeil, 2) progression au sol ou dans les arbres; jeux, et 3) recherche et consommation de la nourriture.

Le graphique de grande saison sèche (1^{er} septembre) et celui du 29 janvier (petite saison sèche) se ressemblent : « aplatissement » du tracé traduisant un fractionnement de l'activité en petites périodes successives, avec un regain notable d'activité à la mi-journée (ces deux journées étaient couvertes et relativement froides).

Le second graphique de petite saison sèche (18 janvier) correspond davantage aux tracés des saisons des pluies (13 novembre et 11 avril). Il s'agit dans les trois cas de journées chaudes et ensoleillées : une longue période de repos coupe la journée. Elle suit une averse ou un « bain » en saison des pluies.

Il y a dans tous les cas, une reprise importante d'activité en fin de journée.

Les quelques diagrammes que l'on peut trouver dans la littérature (celui de CHIVERS, 1972, pour le Siamang, par exemple) sont des moyennes établies à partir de relevés périodiques qui ne traduisent pas exactement les mêmes faits. Nous avons donc repris nos notes de terrain anciennes pour retracer selon les mêmes critères un exemple de diagramme d'activité du Hurlleur et du Sajou de Barro-Colorado et d'un Macaque de Ceylan.

Les différences avec le Chimpanzé (du moins avec un Chimpanzé subadulte) apparaissent nettement : Chez *Alouatta palliata* (observations faites en saison des pluies, chaude et humide) l'activité alimentaire s'effectue par périodes assez longues espacées au cours de la journée. (D'autres graphiques montrent toujours ce même « pattern » avec une assez grande variabilité de répartition des périodes d'activité en cours de journée). Le repos diurne occupe par ailleurs, la plus grande partie du temps.



Figure 18 (en haut). — Repos au sol, dans le sous-bois, au cours de la petite saison sèche (♀ B et ♀ D).

Figure 19 (en bas). — Le « bain », au cours de la petite saison sèche (♀ B et ♀ D). Les Chimpanzés vont régulièrement dans l'eau peu profonde des rives de l'Ivindo, pour s'éclabousser la fourrure ; mais ils ne s'éloignent jamais sans conserver un solide point d'appui sur une liane ou une racine.

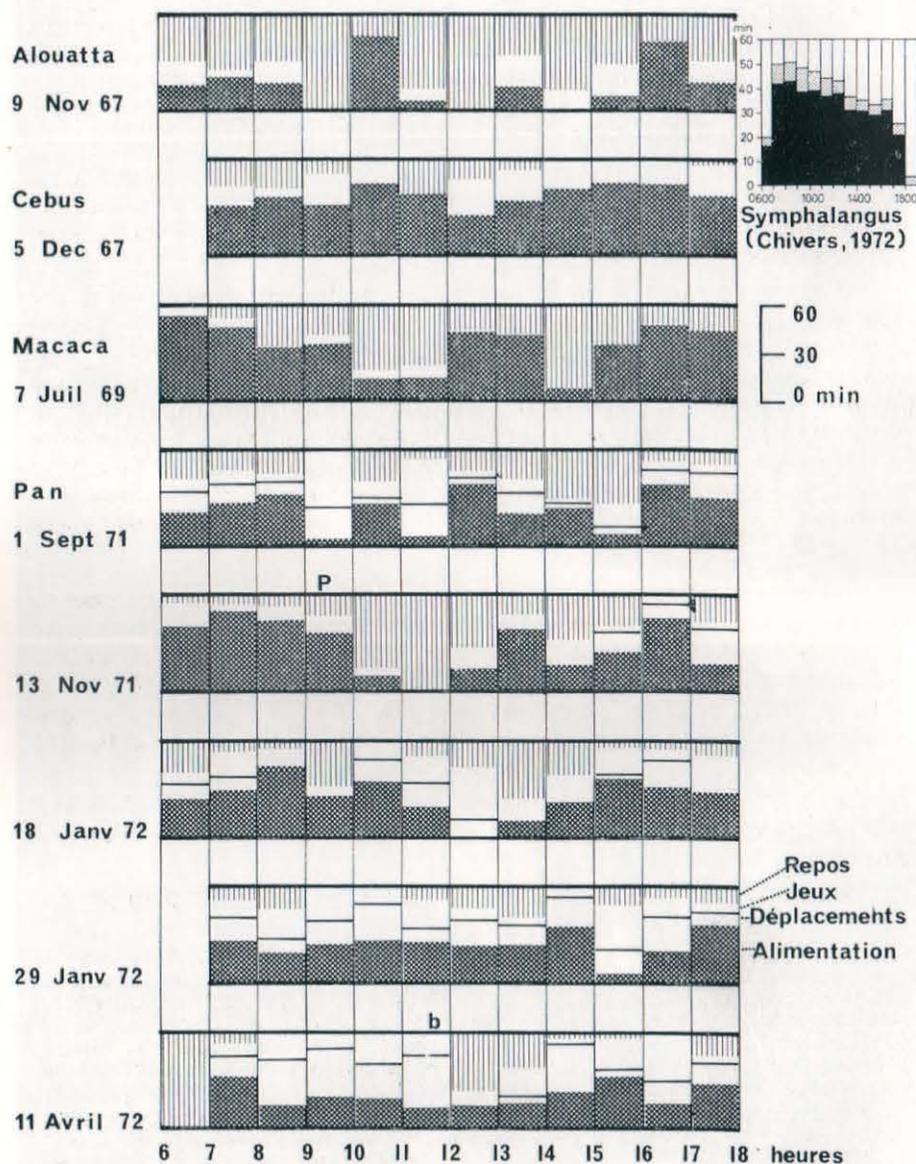


Figure 20. — Rythme d'activité du Chimpanzé, *Pan troglodytes troglodytes*, comparé à celui d'autres Primates.

Chacun des diagrammes est l'exemple d'une journée complète dans laquelle sont exprimées, heure par heure, les périodes de repos (partie hachurée), de déplacements (partie blanche) et d'activité alimentaire, consommation et recherche immédiate incluses (partie en gris-noir). Pour le Chimpanzé, nous avons ajouté les jeux qui représentent une importante fraction de l'activité.

Les données sur les Singes d'Amérique et de Ceylan sont établies d'après nos

Chez *Cebus capucinus* c'est au contraire l'activité qui occupe la plus grande partie du temps, et les périodes de repos sont courtes et assez régulièrement dispersées au cours de la journée, comme chez le Chimpanzé en saison sèche ; mais ce rythme est plus constant chez le Sajou.

Chez *Macaca sinica*, le rythme d'activité se rapproche plus de celui du Chimpanzé, avec toutefois de longues périodes de repos, surtout à la mi-journée, qui coïncidaient dans ce cas précis, à une saison très chaude.

Dans tous les cas de Primates partiellement insectivores, ce type de régime impose une activité plus élevée avec un rythme plus constant. Comme LEE (1968) l'a démontré pour certains peuples chasseurs-collecteurs, la recherche des proies est moins payante (en calories consommable par unité de temps) que la cueillette des végétaux sauvages et demande donc une plus grande activité globale. Mais la récolte de beaucoup d'insectes (les nids de fourmis en particulier) s'assimile plus à une cueillette qu'à une chasse et en conserve le caractère non-aléatoire et relativement productif.

PÉRIODICITÉ DES DÉPLACEMENTS. — L'étude des déplacements n'offrirait pas pour notre groupe le même intérêt qu'une étude sur terrain libre. Ayant pu aisément repérer la position du groupe à tout instant de la journée, nous avons néanmoins reporté sur la carte les trajets et la situation des nids (fig. 21) ce qui apporte quelques précisions sur les traditions sociales qui s'établissent dans le groupe.

Le domaine vital reste centré, bien entendu, sur la clairière où se trouve l'abri dans lequel sont régulièrement déposées les bananes.

Pendant les cinq premiers mois de notre étude, le groupe n'a

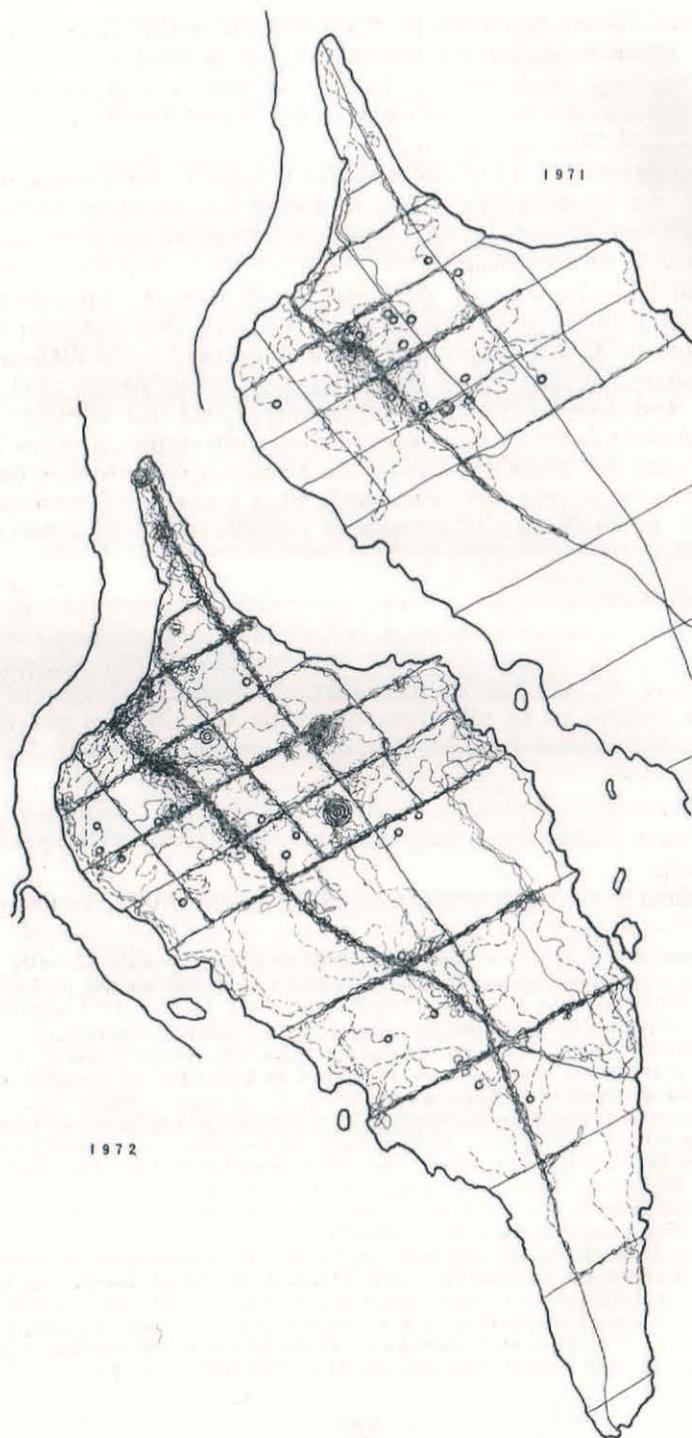
notes de terrain non publiées. Elles correspondent à l'activité de *Alouatta palliata* et de *Cebus capucinus* à Barro-Colorado, au cours de la saison des pluies, humide et chaude. Elles seraient à comparer à l'exemple du 13 nov. 1971 concernant le Chimpanzé au cours de la saison des pluies (P indique une pluie).

L'exemple figurant l'activité d'une journée de *Macaca sinica* à Ceylan, correspond à la saison sèche chaude : on peut le comparer utilement à celui du 18 janv. 1972 concernant le Chimpanzé.

Les données reprises de Chivers (1972) concernant *Symphalangus syndactylus* sont des moyennes qui donnent l'aspect général du rythme d'activité de l'espèce.

Malgré les importantes variations du rythme quotidien en fonction des conditions météorologiques (nous avons fourni les exemples les plus extrêmes concernant le Chimpanzé), les caractéristiques de chaque espèce apparaissent cependant (voir commentaire dans le texte).

Chez le Chimpanzé, on notera la répartition plus homogène de l'activité et du repos au cours de la grande saison sèche, couverte et froide (exemple du 1^{er} sept. 1971) ainsi que les jours plus frais, non ensoleillés, de la petite saison sèche (exemple du 29 janv. 1972). Au cours des journées plus chaudes, l'activité décroît entre 11 h et 15 h et la période de repos suit souvent une brève pluie ou un « bain » (indiqué b dans l'exemple du 11 avril 1972).



utilisé que la moitié Nord de l'île (compte tenu de ces habitudes, nous y avons ouvert quelques nouveaux layons).

Le fait que toute l'île, y compris l'extrême Sud, ait été ensuite régulièrement visitée est en relation avec l'historique du groupe de Chimpanzés : la ♀ A qui, au début de l'expérience, habitait cette partie de l'île, a entraîné le groupe sur ce terrain connu d'elle, chaque fois qu'elle s'est trouvée en position de leader, c'est-à-dire en avant du groupe en progression au sol.

Les ♀ B et ♀ D, marchant « en tandem » et guidant les autres la plupart du temps ont toujours eu tendance, au contraire, à diriger le groupe vers le Nord. Et encore, dans ce cas B marchait-elle derrière D en s'appuyant sur son dos et la dirigeait dans le chemin ou la retenait à une croisée de layons.

Les nids nocturnes qui étaient au début construits non loin de la clairière s'en sont progressivement éloignés. Jamais les nids ne sont réutilisés deux fois de suite : nous avons souvent eu l'occasion de le vérifier puisque nos observations « en journée continue » commençaient avant le lever du jour (nous venions alors discrètement nous placer sous les nids repérés la veille au soir) et se terminaient la nuit suivante, lorsque les animaux construisaient un nouveau nid.

Il arrive parfois à nos Chimpanzés d'occuper un emplacement où se trouve un nid plus vieux ; dans ces cas, ils commencent par dégager toutes les vieilles branches flétries qui forment ce nid, cassent de nouvelles branches qu'ils vont chercher plus loin, les transportent en les tenant dans leur bouche et recouvrent l'ancien nid.

Cependant, nous avons observé un certain conservatisme dans le choix des emplacements du nid correspondant à l'utilisation régulière de portions de terrain en rapport avec des cycles de fructifications. Les animaux reviennent ainsi plusieurs jours de suite en un point proche du lieu où ils se trouvaient le matin. On trouve ainsi des groupes de nids assez importants, concentrés en certains points et quelquefois sur un même arbre.

Figure 21. — Déplacements du groupe de Chimpanzés.

Les lignes continues correspondent aux déplacements au sol qui suivent le plus souvent le tracé des layons, représentés en traits plus forts.

Les lignes discontinues correspondent aux déplacements dans les frondaisons.

Chaque cercle indique l'emplacement observé des nids dans lesquels les Chimpanzés ont effectivement passé la nuit. Des cercles concentriques correspondent à un même grand arbre plusieurs fois utilisé mais jamais au cours de deux nuits consécutives.

1971 : Pendant la première partie de notre étude (août à déc. 1971), les Chimpanzés dont l'introduction sur l'île était relativement récente, utilisaient surtout la moitié Nord, avec un domaine vital centré sur la clairière où se trouve le nourrisseur.

1972 : De décembre 1971 à juillet 1972, les animaux vont davantage vers le Sud de l'île où la ♀ A qui a d'abord vécu isolée dans cette partie, tend à les entraîner.

Cela correspond très certainement à un mode d'exploitation du terrain habituel chez le Chimpanzé, comme cela a été observé en Afrique de l'Est : SUZUKI (1969) a noté une succession de « saisons » au cours desquelles les animaux fréquentent plus spécialement certains emplacements où murissent les fruits d'espèces irrégulièrement dispersées. On doit tenir compte de cet effet de « groupement temporel » lorsqu'on tente d'estimer l'importance d'une population de Chimpanzés d'après le nombre de nids observés.

Les nids nocturnes ont toujours été construits dans les arbres les plus hauts (40 à 45 m) sauf une exception à 20/30 m. Le *Pycnanthus angolensis* est choisi plus souvent que les autres arbres émergents, sans doute à cause du port horizontal de ses branches qui permet d'édifier un nid très solide en haut et au centre, appuyé sur toutes les branches rayonnantes. Les méthodes de construction correspondent exactement à celles décrites par GOODALL (1962).

A deux occasions les Chimpanzés n'ont pas construit de nids et sont restés de nuit à jouer dans le sous-bois où l'œil humain ne pouvait plus percevoir la moindre silhouette.

Les trajets effectués, comme le montre la figure 21, se font au sol par les layons, dès que l'occasion s'en présente. Mais ces animaux sont alors très attentifs et méfiants et se réfugient dans les arbres à la moindre alerte (qui est toujours une fausse alerte : la précipitation involontaire de l'un d'eux entraîne les autres dans une fuite éperdue). Hors des layons, à part quelques itinéraires habituels qui finissent par se marquer comme une « piste de Chimpanzés », ils se déplacent à mi-hauteur dans le sous-bois. Ce sont des grimpeurs adaptés à chercher leur nourriture en haut de troncs lisses (KORTLANDT, 1972) : ainsi la ♀ A pouvait escalader sans peine un fût de plus d'un mètre de diamètre à la base, avec le ♂ F (pesant une dizaine de kg) accroché sur son dos ou sous son ventre.

CONCLUSIONS

Les études d'écologie comparée doivent permettre de définir, pour chaque espèce, la *marge des variations possibles* des conditions de l'environnement ; mais les critères d'appréciation de cette marge peuvent varier considérablement selon qu'on se limite aux cas extrêmes observés chez les populations naturelles ou à ceux que l'on peut obtenir en élevage expérimental.

En ce qui concerne le groupe des Chimpanzés réintroduit dont nous venons de décrire essentiellement les relations trophiques avec l'environnement, les conditions sont assimilables à celles du milieu naturel. La croissance pondérale (poids en kg)



Figure 23 (en haut). — Séquence typique du jeu : tandis que les deux chimpanzés se roulent au sol en émettant des vocalisations caractéristiques (sorte de halètement correspondant à un rire), la ♀ D mordille la main de la ♀ C. Il est très rare que les animaux se fassent alors du mal.

Figure 24 (en bas). — Les femelles A et B ont entrepris un long toilettage de la ♀ E qui commence alors à s'intégrer au groupe.

de quelques individus que nous avons pu peser montre une nette irrégularité :

Individus	Novembre 1971	Février 1972	Juin 1972
♀ D	22	26	27
♀ B	19,5	22,5	23
♀ C		18,5	19

Il est clair que la petite saison sèche pendant laquelle les disponibilités atteignent un maximum est une période de croissance accélérée alors que le poids moyen des Chimpanzés tend ensuite à se stabiliser. La moyenne se situe dans les normes obtenues dans les élevages (MILHAUD, 1972) mais cette croissance « en dents de scie » doit être une caractéristique des populations sauvages.

Des régimes alimentaires artificiels, testés avec succès en captivité, peuvent différer considérablement de l'alimentation que nous venons de décrire ; mais seuls les résultats de nos analyses pourront permettre des comparaisons précises. Il semble cependant que certains facteurs de l'environnement, inclus ou non dans l'alimentation, nous échappent encore car on n'est jamais parvenu à maintenir en captivité des animaux aussi naturellement résistants que sur le terrain (SUGIYAMA, 1968, décrit, par exemple, la cicatrisation naturelle d'une fracture ouverte, ce qui paraît inconcevable, en captivité, en l'absence de nombreux soins médicaux ; nous-mêmes, en dehors des blessures quasi quotidiennes, avons fréquemment vu les animaux tousser fortement après les nuits froides sous la pluie sans qu'il y ait jamais de suites à ces maux).

Mais en dehors des facteurs physiques, le « milieu social » a, pour le Chimpanzé comme pour la plupart des autres Primates, une importance considérable et la possibilité d'accroître le groupe d'Ipasa en vue de son utilisation en recherche médicale peut se heurter à des difficultés. C'est ainsi que sur les deux animaux introduits au cours de notre séjour (♂ I et ♀ E), un seul a pu être assimilé au groupe (fig. 24) après un ajustement progressif du comportement de chaque animal que nous décrivons par ailleurs.

SUMMARY

In 1968 and 1969, a group of free-ranging Chimpanzees, *Pan troglodytes troglodytes*, was introduced onto an island of the Ipasa Reserve (fig. 2), near Makokou, Gabon. Observations of this group during one year (1971/1972) allowed the author to collect precise data about their feeding behaviour in a natural environment and to make quantitative estimates of the composition of diet.

Fruits and green seeds constitute the main foodstuff (68 % of the food eaten daily in terms of weight) while leaves, stems and bark are also eaten in a large amount (25 %), as shown in fig. 15. Seasonal changes in food consumption (fig. 10) is explainable in terms of variation in availability of foodstuffs (fig. 16). There would undoubtedly be greater seasonal variations of diet in an environment in which there was no artificial supply of bananas, and in which to the contrary there was a greater abundance of lianas, stems and leaves of *Baphia leptobotrys*.

An important aspect of the feeding behaviour of these forest living Chimpanzees is their use of ants as the main source of animal protein (fig. 12 and 13). These apes can use a stick as a tool for « fishing » ants (fig. 11) or can pick up the small nests of *Macromisocoides aculeatus* that might form up to 6 % of their daily food. In the latter case, they act more as « gatherers » than as « hunters ». It is to be noted that the ratio of energy obtained from food in relation to the energy spent in collecting that same food, is always higher for « gatherers » than for « hunters ».

Ipasa chimpanzees also catch small mammals and birds (fig. 14), as similarly described for the Eastern African populations by GOODALL and others ; however small differences in the way of handling these types of prey were noticed. The proportion of animal protein obtained in this manner was observed to be very low (0.2 %).

The way of catching scorpions (*Opisthacanthus lecomtei*) is described and compared with the techniques known for others primates.

Begging and food sharing have been observed, yet the origin of this typical Chimpanzee behaviour does not necessarily appear to be related to « hunting », as generally claimed. The most common vegetable foodstuffs, e.g. the stems of *Hypselodelphig violacea*, are also shared, as are fruits, etc. This behaviour might derive from the mouth to mouth gift of food between mother and infant.

Geophagy was observed at regular intervals on a small scale.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tous les responsables de la création de la Réserve d'Ipasa où nous avons pu effectuer nos recherches : le Gouvernement Gabonais et le C.N.R.S. ; le professeur P.P. GRASSÉ qui prit l'initiative de la « Mission Biologique » et le Docteur A. BROSSER qui a accepté la direction du Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale du C.N.R.S.

La collaboration du personnel local nous a été des plus précieuse et c'est avec plaisir que nous mentionnons le nom d'Augustin MOUNGAZI, aussi habile sur le terrain qu'au Laboratoire.

NOTE TECHNIQUE

La plupart des photographies de comportement du Chimpanzé ont été prises sur film 24 x 36 mm avec un objectif grand-angulaire de 19 mm f : 3,5 et un

flash à réflecteur sphérique diffusant sur un champ de 95°, la lumière de lampes « Press 25 B ». Cet ensemble donne la meilleure profondeur de champ dans les parties denses de la forêt et son emploi était autorisé par les conditions exceptionnelles d'approche des animaux. Lors de la capture des proies, les Chimpanzés prenant de la distance, les photos ont été réalisées au téléobjectif de 135 mm f : 2,5 avec un flash ordinaire et lampes AG 3 B.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT, H. et DUNNETT, S.C. (1971). — *Chimpanzees in Western Africa*. Piper und Co Verlag. Munich.
- AZUMA, S. et TOYOSHIMA, A. (1961). — Progress Report of the Survey of Chimpanzees in their Natural Habitat, Kabogo Point Area, Tanganyika. *Primates*, 3 : 25-70.
- BEATTY, H. (1951). — A note on the Behaviour of the Chimpanzee. *Journal of Mammalogy*, 32 : 118.
- BINGHAM, H.C. (1932). — Gorillas in a native habitat. *Carnegie Institution of Washington*, Publication 426 : 1-66.
- BOULARD, M. (1969). — L'adaptation à la vie aquatique chez les larves de *Muansa clypealis* (Homopt. Cicadidae). *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, Série D, 21 : 2602-2604.
- BYGOTT, J.D. (1972). — Cannibalism among Wild Chimpanzees. *Nature*, 238 : 410-411.
- CACHAN, P. et DUVAL, J. (1963). — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *Annales de la Faculté des Sciences de l'Université de Dakar*, 8 : 5-87.
- CAROFT, Y. et RYDALEVSKY, G. (1970). — Zones climatiques au Gabon. ASECNA. Direction de l'exploitation météorologique, BP 3144. Dakar.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Eco-éthologie 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. (1972). — The Siamang and the Gibbon in the Malay Peninsula, in RUMBAUGH, D.M. (Edit.), *Gibbon and Siamang*. Vol. 1. S. Karger, Bâle : 103-135.
- DEAG, J.M. et CROOK, J.H. (1971). — Social Behaviour and « Agonistic Buffering » in the Wild Barbary Macaque *Macaca sylvana* L., *Folia Primatologica*, 15 : 183-200.
- DE VORE, I. et HALL, K.R.L. (1965). — Baboon Ecology in DE VORE, I. (Edit.). *Primate Behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York : 20-52.
- GAUTIER, J.P. et GAUTIER-HION, A. (1969). — Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *La Terre et la Vie*, 23 : 164-201.
- GAUTIER-HION, A. (1971). — L'Ecologie du Talapoin du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25 : 427-490.
- GARTLAN, J.S. et STRUHSACKER, T.T. (1972). — Polyspecific association and niche separation of rain-forest anthropoids in Cameroon, West Africa. *Journal* 25 : 427-490.
- GOODALL, J.M. (1962). — Nest building behavior in the free ranging Chimpanzee. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102 : 455-467.
- GOODALL, J. (1963). — Feeding Behavior of Wild Chimpanzees. A preliminary Report in NAPIER, J. et BARNICOT, N.A. (Edit.). *The Primates. Symposia of the Zoological Society of London*, 10 : 39-47.
- GOODALL, J. (1965). — Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve in DE VORE, I. (Edit.). *Primate Behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York : 425-473.
- HALLÉ, N. (1964). — Première liste de Phanérogames et de Ptéridophytes des environs de Makokou, Kemboma et Bélinga. *Biologia gabonica*, 1 : 41-46.
- HALLÉ, N. (1965). — Seconde liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.E. Gabon (Makokou, Bélinga et Mekambo). *Biologia gabonica* 1 : 337-344.
- HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1967). — Troisième liste de Phanérogames du N.E. Gabon. *Biologia gabonica*, 3 : 113-120.
- HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1970). — Quatrième liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.E. Gabon (Bassin de l'Ivindo). *Biologia gabonica*, 6 : 131-138.
- HILL, W.C.O. (1967). — The taxonomy of the genus *Pan* in *Progress in Primatology. 1st. Congress of the International Primatological Society*, Gustav Fischer, Stuttgart : 47-54.
- HLADIK, A. et HALLÉ, N. (1973). — Catalogue des Phanérogames du Nord-Est du Gabon. Cinquième liste. *Adansonia* (sous presse).
- HLADIK, A. et HLADIK, C.M. (1969). — Rapports trophiques entre la végétation et les Primates dans la forêt de Barro-Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23 : 25-117.
- HLADIK, C.M. (1967). — Surface relative du tractus digestif de quelques Primates, morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. *Mammalia*, 31 : 120-147.
- HLADIK, C.M. (1973). — Ecology, Diet and Social Patterning in Old and New World Primates. *IXth International Congress of Ethnological and Anthropological Sciences*. Chicago, 1973.
- HLADIK, C.M. et HLADIK, A. (1967). — Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia gabonica*, 3 : 43-58.
- HLADIK, C.M. et HLADIK, A. (1972). — Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26 : 149-215.
- HLADIK, C.M. ; HLADIK, A. ; BOUSSET, J. ; VALDEBOUZE, P. ; VIROBEN, G. et DELORT-LAVAL, J. (1971). — Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia Primatologica*, 16 : 85-122.
- HLADIK, C.M. ; HLADIK, A. ; GUEGUEN, L. ; MERCIER, C. ; VIROBEN, G. et DELORT-LAVAL, J. (1973). — Analyse qualitative et quantitative du régime alimentaire naturel des Primates de Ceylan (en préparation).
- JOLLY, A. (1972). — *The evolution of Primate Behavior*. The Macmillan Company, New York.
- JONES, C. et SABATER PI, J. (1969). — Sticks used by Chimpanzees in Rio Muni, West Africa. *Nature*, 223 : 100-101.
- JONES, C. et SABATER PI, J. (1971). — Comparative Ecology of *Gorilla gorilla* (Savage and Wyman) and *Pan troglodytes* (Blumenbach) in Rio Muni, West Africa. *Bibliotheca Primatologica*, 13 : 1-96.
- KORTLANDT, A. (1962). — Chimpanzees in the Wild. *Scientific american*, 206 : 128-138.

- KORTLANDT, A. (1967). — Experimentation with Chimpanzees in the Wild, in *Progress in Primatology. 1st Congress of the International Primatological Society*. Gustav Fischer, Stuttgart : 208-224.
- KORTLANDT, A. (1972). — *New Perspectives on Ape and Human evolution*. Stichting voor Psychobiologie, Amsterdam.
- KORTLANDT, A. et KOOLIJ, M. (1963). — Protohominid behaviour in Primates (Preliminary communication) in NAPIER, J. et BARNICOT, N.A. (Edit.), *The Primates. Symposia of the Zoological Society of London*, 10 : 61-88.
- KUMMER, H. (1971). — Primate Societies, Group Techniques of Ecological Adaptations. Aldine, Chicago.
- LEE, R.B. (1968). — What Hunters do for a Living, or, How to Make Out on Scarce Resources, in LEE, R.B. and DE VORE, I. (Edit.), *Man the Hunter*, Aldine Publishing Company, Chicago : 30-48.
- MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'Equateur Africain Français. II, Mammifères*. Paul Lechevalier, Paris.
- MENZEL, E.W., Jr (1971). — Communication about the Environment in a Group of Young Chimpanzees. *Folia Primatologica*, 15 : 220-232.
- MENZEL, E.W., Jr., DAVENPORT, R.K. et ROGERS, C.M. (1972). — Protocultural aspects of Chimpanzees' Responsiveness to novel objects. *Folia primatologica*, 17 : 161-170.
- MILHAUD, C.; KLEIN, M. et MAHOUD, G. (1972). — Organisation et maintenance d'une petite colonie de Chimpanzés destinée à des recherches neuropsychophysiologiques. II. Problèmes relatifs au personnel, Alimentation. Pathologie. Conclusion générale. *Expérimentation Animale*, 5 : 97-115.
- NISHIDA, T. (1970). — Social Behavior and Relationship among Wild Chimpanzees of the Mahali Mountains. *Primates*, 11 : 47-87.
- NISSEN, W.H. (1931). — A field Study of the Chimpanzee. Observations of chimpanzee behavior and environment in Western French Guinea. *Comparative Psychology Monographs*, 8 : 1-122.
- RAHM, U. (1967). — Observations during Chimpanzee Captures in the Congo. In *Progress in Primatology. 1st Congress of the International Primatological Society*. Gustav Fischer. Stuttgart : 195-207.
- RAHM, U. (1971). — L'emploi d'outils par les Chimpanzés de l'Ouest de la Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 25 : 506-509.
- REYNOLDS, V. et REYNOLDS, F. (1965). — Chimpanzees of the Budongo Forest in DE VORE, I (Edit.) *Primate Behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York : 368-424.
- RIOPELLE, A.J. et ROGERS, C.M. (1965). — Age Changes in Chimpanzees in SCHRIER, M.; HARLOW, H.F. et STOLLNITZ (Edit.). *Behavior of Nonhuman Primates*. Academic Press, New York, 1 : 449-462.
- SAVAGE, T.S. et WYMAN, J. (1844). — Observations of the External Characters and Habits of the *Troglodytes niger*, Geoff. *Journal of Natural history, Boston*, 4 : 362-386.
- SCHALLER, G.B. (1963). — *The mountain Gorilla. Ecology and Behavior*. The University of Chicago Press. Chicago and London. 431 p.
- SCHALLER, G.B. (1965). — Behavioral Comparison of the Apes in DE VORE, I. (Edit.). *Primate Behavior*, Holt, Rinehart and Winston, New York : 474-481.
- SEGUIN, J. (1971). — Insectes comestibles du Laos (Contribution à l'Ethnoentomologie du Laos). *Science et Nature*, 105 : 35-39.
- STRUHSAKER, T.T. et HUNKELER, P. (1971). — Evidence of Tool-using by Chimpanzees in the Ivory Coast. *Folia primatologica*, 15 : 212-219.
- SUGIYAMA, Y. (1968). — Social organization of Chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 9 : 225-258.

- SUGIYAMA, Y. (1969). — Social Behavior of Chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 10 : 197-225.
- SUZUKI, A. (1965). — An Ecological Study of Wild Japanese Monkeys in snowy Areas, Focused on their Food Habits. *Primates*, 6 : 73-106.
- SUZUKI, A. (1966). — On the insect-eating habit among wild Chimpanzees living in the Savanna Woodland of Western Tanzania. *Primates*, 7 : 481-487.
- SUZUKI, A. (1969). — An Ecological Study of Chimpanzees in a Savanna Woodland. *Primates*, 10 : 103-148.
- SUZUKI, A. (1973). — The origin of hominid hunting : a primatological perspective Abstract 0210, *IXth International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences*, Chicago.
- TELEKI, G. (1973). — The omnivorous Chimpanzee. *Scientific American*, 228 : 32-42.
- VACHON, M. (1954). — Remarques sur les ennemis des Scorpions. A propos de la présence de restes de Scorpions dans l'estomac de la Chouette *Athene noctua*. *L'Oiseau*, 24 : 171-174.
- VALVERDE, J.A. (1963). — Bases écologiques de l'évolution humaine (Note). *Mammalia*, 27 : 437-440.
- VAN LAWICK-GOODALL, J. (1968). — The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour monographs*, 1 : 161-311.
- YERKES, R.M. (1943). — *Chimpanzees. A laboratory colony*. Yale University Press. New Haven, 321 p.
- YERKES, R.M. et YERKES, A.W. (1929). — *The Great Apes*. Yale University Press, New Haven, Conn.

Adresse de l'auteur en 2013 :

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

cmhladik@mnhn.fr

06 8292 4253

http://www.ecoanthropologie.cnrs.fr/IMG/pdf_Site-WEB-Hladik-2012.pdf