



HAL
open science

Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (panama)

Annette Hladik, C.M. Hladik

► **To cite this version:**

Annette Hladik, C.M. Hladik. Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (panama). *Revue d'Écologie*, 1969, 1, pp.25-117. hal-03531587

HAL Id: hal-03531587

<https://hal.science/hal-03531587v1>

Submitted on 18 Jan 2022

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

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

RAPPORTS TROPHIQUES ENTRE VEGETATION ET PRIMATES DANS LA FORET DE BARRO COLORADO (PANAMA)

par Annette HLADIK et C.M. HLADIK *

SOMMAIRE

I. LES CARACTERISTIQUES DES ESPECES VEGETALES UTILISEES PAR LES PRIMATES	27
A. Espèces collectées et identifiées ; cycles et autres caractères biologiques ..	27
B. Données sur la densité des arbres et des plantes alimentaires	45
C. Estimation de la production en fruits et autres matières comestibles des espèces importantes	53
II. LES PRIMATES, LEUR ALIMENTATION ET LEURS PRINCIPALES ACTIONS SUR LES VEGETAUX	59
1. Le Hurlleur à manteau	59
2. L'Atèle roux de Geoffroy	72
3. Le Sajou Capucin	79
4. Le Douroucouli	90
5. Le Tamarin à nuque rousse	92
Eléments de comparaison avec un animal occupant la même niche écologique : le Sapajou jaune	95
6. Discussion	96
III. ENDOZOOCHORIE ET DISSEMINATION DES VEGETAUX	100
A. Conditions d'expérimentation	101
B. Résultats obtenus	102
C. Discussion des divers cas de dissémination	110
Résumé	113
Summary	114
Bibliographie	116

L'évolution du milieu végétal étant constamment liée à celle des populations animales, il nous a semblé intéressant, à l'occasion d'une étude portant sur l'alimentation des Primates, de tenter une première analyse du mécanisme de cette interaction entre Mammifères et Végétation. Jackson et Gartlan (1965), tra-

(1) Attaché de Recherches au C.N.R.S.

vallant sur une île du Lac Victoria, avaient déjà insisté sur le rôle très important que les Primates pouvaient jouer en faveur de la régénération de la forêt climax dans un écosystème dégradé. Notre étude a porté sur un milieu différent, la forêt primaire d'une réserve naturelle située au milieu du Canal de Panama, l'île de Barro Colorado.

Dans la première partie de ce travail, nous ferons l'inventaire des espèces végétales disponibles, en définissant qualitativement et dans plusieurs cas quantitativement, le rôle de ces plantes dans l'alimentation des cinq espèces de singes qui vivent sur l'île. Nous nous attacherons ensuite, dans une seconde partie, à définir les besoins de chaque type de Primate, en précisant surtout le régime alimentaire et ses variations au cours du cycle annuel.

La troisième partie sera plus spécialement consacrée au phénomène de dispersion des semences par les singes. Le rôle, l'intensité et l'efficacité de cette endozoochorie y seront mises en parallèle avec les autres actions que les Primates exercent sur la flore.

Description du milieu étudié. L'île de Barro Colorado est une réserve naturelle située au centre du lac Gatun qui constitue le plan d'eau supérieur du Canal de Panama. Elle fut d'abord une presqu'île au milieu de terres marécageuses ; puis, après son isolement par la montée des eaux en 1914, postérieurement à la fermeture du barrage de Gatun, elle devint une île qui, mise en réserve, constitue maintenant un bon échantillon de ce qu'était autrefois l'écosystème forestier de cette partie de la zone néotropicale (Bourlière, 1952).

Sa forêt peut être classée parmi les « forêts denses humides semi-décidues », selon la terminologie d'Aubreville (1965) reprise par Montoya Maquin (1966) qui applique les diagrammes de structure globale à la zone néotropicale. L'existence d'une saison sèche bien nette ne permet pas en effet de la considérer comme une véritable « rain forest ». Par ailleurs, cette forêt est loin d'être homogène, certaines parties ayant été exploitées peu avant la mise en réserve. Une étude rapide de sa physionomie, faite par Bennet (1963), met bien ce fait en évidence ; il existe des zones de forêt plus jeune, qu'Enders avait déjà tenté de délimiter en 1935.

La faune, également, a subi autrefois des perturbations et s'est transformée plus récemment du fait de l'évolution de la forêt vers son climax. Les Tamarins, par exemple, sont maintenant beaucoup moins nombreux qu'en 1935, époque où ils trouvaient un biotope favorable dans les parties jeunes de la forêt (Enders, 1935 et 1939). Par contre, l'Atèle roux qui avait été exterminé par les chasseurs et les braconniers, a été réintroduit récemment.

L'existence, dans l'île même, du laboratoire du *Smithsonian Tropical Research Institute*, dans lequel nous avons eu le privilège d'être reçus, était idéale pour le type de travail que nous voulions entreprendre. Les quelques bâtiments implantés dans une clairière en bordure de forêt, sont les seules constructions existantes (fig. 1).



Fig. 1. — Vue aérienne de l'île de Barro Colorado, dans le Lac Gatun. On distingue, sur la droite, la clairière où sont construits les laboratoires du *Smithsonian Tropical Research Institute* (Document du 505 th. Air Command Squadron).

LES CARACTERISTIQUES DES ESPECES VEGETALES UTILISEES PAR LES PRIMATES

A — *Espèces collectées et identifiées ; cycles et autres caractères biologiques.*

Nous avons regroupé dans le tableau I les caractéristiques de toute une série de végétaux dont beaucoup sont essentiels à la vie des Primates dans le milieu considéré. Ces données proviennent d'observations faites sur le terrain, de novembre 1966 à janvier 1968. Les symboles indiquant les périodes de production dans le tableau I correspondent à des observations précises. Certaines de ces espèces végétales ont été observées périodiquement ; pour celles sur lesquelles nous possédons moins d'observations, nous avons indiqué par des tirets les cycles les plus probables.

<u>Ochroma limonensis</u> Rowle "Balsa" (251-279)	Arbre moyen, forêt secondaire et clairières uniquement	Liquide accumulé dans les fleurs	X	X	X													X	<u>Cebus</u> boivent sans casser les fleurs
		Pulpe des fruits jeunes		U	U	U													<u>Ateles</u>
<u>Quararibea asterolepis</u> Pittier (410-517)	Très grand arbre, assez rare	Feuilles	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Y	<u>Alouatta</u> <u>Ateles</u>
		Boutons floraux						X	X										<u>Alouatta</u>
		Fruits à chair fibreuse et grasse								U	U	U							<u>Alouatta</u> les graines <u>Aotus</u> sont souvent <u>Ateles</u> avalées
BORAGINACEAE																			
<u>Cordia nitida</u> Vahl. (298)	Arbre moyen, assez commun portant de petits fruits	Chair gélatineuse des fruits						U	U										<u>Cebus</u> avalent les noyaux
BURSERACEAE																			
<u>Protium sessiliflorum</u> (Rose) Standl. (491)	Arbre moyen	Feuilles	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Y	<u>Cebus</u>
		Fruits odoriferants										0							<u>Ateles</u>
CONVOLVULACEAE																			
<u>Maripa panamensis</u> Hemsl. (457)	Liane	Fruits à chair dure								C								Y	<u>Cebus</u>
CYCLANTACEAE																			
<u>Cardulovica palmata</u> Ruiz & Pav. (390)	Forme acaulescente (Aspect de palmiers jeunes)	Fruits groupés en une massue rouge								U	U								<u>Saguinus</u> avalent toutes les petites graines.
DILLENIACEAE																			
<u>Dolicearpus</u> sp. (514)	Liane, cauliflore, commune, très chargée de fruits	Fruits à chair irritante, contenant de des éléments ressemblant à des microcristaux																	<u>Alouatta</u> avalent <u>Ateles</u> toujours <u>Cebus</u> les graines
EUPHORBIACEAE																			
<u>Mabea occidentalis</u> Benth. (95)	Petit arbre ou arbuste	Fruits						U	U										<u>Cebus</u>
FLACOURTIACEAE																			
<u>Hassettia floribunda</u> H.B.K. (430)	Arbre moyen portant de nombreux petits fruits	Fruits (petites baies juteuses)								0									<u>Cebus</u> avalent toutes les graines
GUTTIFERAE																			
<u>Muehelia edulis</u> (Seem.) Triana & Planch (400)	Petit arbre à fruits abondants	Fruits à coque fine								0									<u>Cebus</u> avalent les noyaux

<u>Ficus "insipida"</u> Willd. (84-231-245-260-262-286 313)	Grand arbre jusqu'à 40 m, avec racines à contreforts	Feuilles et bourgeons	-	-	-	-	-	-	-	-	Y	-	<u>Alouatta</u>
		Fruits: petites figues	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(273-534)	id. Type de fruits légèrement différent	Petites figues à long bec									0		<u>Alouatta</u> graines ava- lées. <u>Ateles</u> absorbent le jus seulement
<u>Ficus "insipida"</u> Willd. espèce vraisemblable- ment différente. (74-76-83-264-278-532)	id. Type à fruits très gros et feuilles plus larges	Feuilles et bour- geons	-	-	-	-	-	-	-	-	Y	-	<u>Alouatta</u>
		Grosses figues	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<u>Ficus obusifolia</u> H.B.K. Ficus étrangleur (263-291-308)	Grand arbre dont les racines enserrent un arbre support (souvent le palmier <i>Scheelea zonensis</i>)	Fruits à jus sucre abondant	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>Alouatta</u> avalent les graines <u>Ateles</u> sucent le jus <u>Cebus</u> & crachent le reste du fruit avec les grain- es.
<u>Ficus tonduzii</u> Stand (409)	Grand arbre	Fruits						0					<u>Alouatta</u>
<u>Ficus sp.</u> (36)	Tres grand arbre avec tronc à écorce ocre rouge	Fruits immatures											<u>Alouatta</u>
<u>Ficus Hartwegii</u> (Miq.) miq (368)	Petit arbre epiphyte ayant l'aspect d'un Ficus étran- gler	Feuilles	-	-	-	-	-	-	-	Y	-	-	<u>Alouatta</u>
		Fruits (petites figues rouges char- nues)					0						
<u>Olmedia aspera</u> R & P (99-406-450)	Arbuste, commun en forêt jeu- ne portant presque continuel- lement quelques petits fruits	Feuilles	-	-	-	-	-	-	-	Y	-	-	<u>Ateles</u>
		Fruits	0	-	0	-	0	0	0	-	0	-	0
<u>Perebea xanthochyma</u> Karst. (414)	Petit arbre	Fruits groupes très charnus						0					<u>Alouatta</u> avalent les graines

<u>Poulsenia armata</u> (Hiq) Standl. (411)	Petit arbre portant des épinés	Feuilles	-	-	Y	-	Y	-	Y	-	-	-	-	<u>Ateles</u> <u>Cebus</u>
		Boutons floraux									X			<u>Ateles</u>
MUSACEAE	Forme acaulescente afeuillee	Base des fleurs										X		<u>Cebus</u> , destruction occasionnelle des fleurs.
<u>Heliconia</u> sp.	type bananier, commune en forêt jeune													
<u>Musa sapientum</u> L. bananier cultive	Forme acaulescente	Fruits souvent immatures	-	-	-	-	-	-	0	-	-	0	-	<u>Ateles</u> <u>Cebus</u>
MYRTICACEAE	Grand arbre jusqu'à 30 m, portant des fruits à arille particulièrement développé	Arille (chair grasse)						0	0					<u>Alouatta</u> avalent par- <u>Ateles</u> fois les <u>Cebus</u> graines
<u>Eugenia purpurea</u> (55)	Arbre moyen jusqu'à 30 m	Chair des fruits								0	0	0		<u>Alouatta</u> avalent les noyaux
<u>Psidium guajava</u> L. Goyavier (58)	Arbre petit	Fruits souvent im- matures							0	0	0	0	0	<u>Ateles</u> avalent tou- jours les graines
PALMACEAE	Palmier à longues épines	Jeunes feuilles										Y		<u>Cebus</u> destruction occasionnelle jeunes pousses
<u>Astrocaryum Standleyanum</u> Bailey (408) "Black palm"	dures. Très commun	Chair fibreuse ri- che en eau autour de la noix	0	0	0	0	0	0	0			0	0	<u>Ateles</u> la noix est jetée au sol
<u>Desmoncus</u> sp. (294)	Liane très épineuse à petits fruits rouges (non décrits)	Molle très tendre vers l'apex Y												<u>Cebus</u>
		Fruits				0	-	-	-	0				<u>Cebus</u> avalent la noix
<u>Scheelea zonensis</u> Bailey (393)	Palmier à gros tronc et cou- ronne volumineuse. Très com- mun	Chair grasse et fi- breuse entourant les noix				0	0	0						<u>Cebus</u> rejettent les noix quelque fois après transport.
<u>Socratea durissima</u> (Uerst.) Wendl. (280)	Palmier à nombreuses racines adventives en échasse.	Chair abondante au- tour de la noix	0	0										<u>Ateles</u> rejettent les noix.

PIPERACEAE <u>Piper carilloanum</u> DC. (34)	Plante herbacée ou arbustive	Fruits en forme de châtons	0	0														<u>Saguinus</u> Les graines sont avalées
POLYGONACEAE <u>Coccoloba</u> sp. (423)	Petit arbre	Fruits petits et charnus								0								<u>Cebus</u> avalent les graines.
RUBIACEAE <u>Alibertia edulis</u> (L. Rich.) A. Rich. (49)	Arbuste, portant presque continuellement quelques fruits	Fruits durs	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>Cebus</u> avalent les graines
<u>Faramea occidentalis</u> (L.) Rich. (391)	Petit arbre extrêmement commun en sous-bois	Fruits	0	0									0	0	0	0	0	<u>Cebus</u> Les graines sont avalées ou recrachées sur place sans dommage
<u>Genipa americana</u> L. (391)	Petit arbre	Gros fruits très odoriférants								0	0							<u>Saguinus</u> toutes les graines sont avalées
<u>Pentagonia pubescens</u> Standl. (521)	Arbuste très peu ramifié portant quelques fruits aux apices	Fruits riches en eau											0	0				<u>Cebus</u>
<u>Randia armata</u> (Swartz.) DC. (360-449)	Petit arbre à production presque continue	Fruits								0	0	0	0	0	0	0	0	<u>Cebus</u>
<u>Tocoyena Pittieri</u> Standl. (299)	Petit arbre portant quelques très gros fruits à coque résistante	Pulpe très sucrée entre les graines			0						0							0 <u>Ateles</u> recrachent la <u>Cebus</u> plupart des graines, q.q.f. après un transport à longue distance
RUTACEAE <u>Citrus</u> sp. introduit (46)	Petit arbre, chargé de petites mandarines acides	Fruits	0	0	0							0	0	0	0	0	0	<u>Ateles</u> avalent les graines.
<u>Zanthoxylum</u> sp. (524)	Arbre moyen portant de petites épines sur les branches	Boutons floraux											X					<u>Alouatta</u>
		Fruits odoriférants													0			<u>Alouatta</u> , les graines <u>Cebus</u> sont avalées
SAPINDACEAE <u>Cupania latifolia</u> Kunth.	Petit arbre	Arille jaune au sommet de la graine											0	0				<u>Cebus</u> avalent quelque fois les graines
SAPOTACEAE <u>Chrysophyllum cainito</u> L. (230)	Arbre moyen, 20 m	Chair des fruits riche en latex	0	0														<u>Ateles</u> <u>Cebus</u>

SIMARUBACEAE <u>Quassia amara</u> L. (12)	Petit arbre, commun en sous-bois portant de remarquables fleurs roses	Receptacles des fruits (tres amers)	0	0														0	<u>Cebus</u> laissent les graines intactes
STERCULIACEAE <u>Sterculia apetala</u> (Jacq.) Karst. (121)	Grand arbre avec contrefort portant de tres gros fruits	Chair peu abondante et irritante			0														<u>Cebus</u> rejettent les graines
UPLIACEAE <u>Apeiba aspera</u> Aubl.	Grand arbre, 30 m, a fruits epineux ayant l'aspect d'un oursin.	Fleurs Fruits							X	X									<u>Cebus</u> <u>Cebus</u> semblent manger surtout des larves d'insectes qui minent les fruits. Rejettent les coques avec les grains restant intactes.
VIOLACEAE <u>Hybanthus anomalus</u> (H.B.K.) Standl. (80-227)	Arbuste, commun en sous-bois	Petits fruits verts	0	0															<u>Cebus</u>

TABLEAU I. — CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES VÉGÉTALES CONSOMMÉES PAR LES PRIMATES DE BARRO COLORADO.

Le cycle de production des espèces végétales énumérées est indiqué par des symboles dans les colonnes correspondant aux mois de l'année 1967. La signification de ces symboles est donnée en tête du tableau.

En faisant la somme des différents symboles présents dans chaque colonne, nous obtenons le nombre d'espèces en cours de production chaque mois, ce qui nous a permis d'établir la figure 2. Trois types de production apparaissent sur ce tableau :

1) Celui dans lequel tous les individus d'une même espèce produisent au même moment (et sur une courte période) les aliments végétaux consommés par les singes. Le *Spondias* en est un bon exemple.

2) Celui dans lequel chaque individu d'une même espèce produit les aliments végétaux consommés par les singes à une date qui lui est propre. L'ensemble de la population végétale produit ainsi des aliments tout au cours de l'année. C'est le cas des *Ficus*.

3) Celui dans lequel la production individuelle est étalée sur plusieurs mois. C'est le cas de l'*Astrocaryum*.

Toutes ces productions concernent uniquement les parties du végétal consommées par les singes.

Pour les déterminations, l'herbier du laboratoire de Barro Colorado nous a été un précieux point de départ. Par ailleurs, nous nous sommes servi de la flore de Standley (1933) et de celle de Woodson, Schery et coll. (depuis 1937) dont l'élaboration se poursuit encore actuellement. Dans quelques cas, nous avons examiné les types déposés à l'Herbier de Washington (*U.S. National Herbarium*). Les numéros mentionnés pour chaque espèce dans le tableau I sont ceux des échantillons A. Hladik que nous avons déposés dans l'Herbier du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris et dans celui de Washington.

Certaines espèces collectées ne figurent pas dans le tableau I, qui ne saurait représenter la totalité des végétaux entrant dans le régime alimentaire des Primates de Barro Colorado. Mais les plantes les plus importantes ont eu toutes les chances d'être repérées étant donné la fréquence de nos observations. Quant aux données publiées par les naturalistes ayant travaillé à Barro Colorado, elles seront discutées dans la seconde partie de ce mémoire pour préciser certains points du régime alimentaire de chaque animal.

L'importance alimentaire relative de toutes ces espèces végétales est fonction de la « qualité » de la partie consommée, de la quantité produite et de la durée de la période de production.

Les caractéristiques qualitatives sont brièvement décrites dans le tableau I, en classant par catégories naturelles les éléments choisis pour nourriture : bourgeons, tiges, feuilles, boutons floraux et fleurs, fruits. Ces choix et leurs conséquences seront discutés dans la seconde partie de ce mémoire. L'aspect quantitatif de la production d'aliments végétaux a longuement retenu notre attention, et nous avons tenté d'évaluer au moins l'ordre de grandeur de la production totale. Mais avant d'exposer ces résultats il était nécessaire de mettre en évidence les cycles biologiques qui importent à la fois pour la durée de la production et pour la superposition dans le temps des phases productives des différentes espèces ou des différents individus d'une même espèce.

Caractéristiques des cycles. Trois types de cycles ressortent de notre tableau :

a) Il y a des plantes qui ont une courte période de production, bien localisées dans le cycle saisonnier (parfois limitée à quelques jours).

b) Il y en a d'autres dans lesquelles chaque individu ne produit des aliments que pendant peu de temps, mais pas tous en même temps. De cette façon l'ensemble des individus d'une même espèce peut produire de manière presque continue. C'est essentiellement le cas de la fructification des *Ficus*.

c) Il existe enfin des plantes à période de production étalée. La croissance des rameaux et la production de nouvelles feuilles

est continue ou l'état reproductif est prolongé. Des fruits peuvent ainsi apparaître sur un végétal pendant presque toute l'année.

La résultante de ces cycles, pour les espèces mentionnées sur

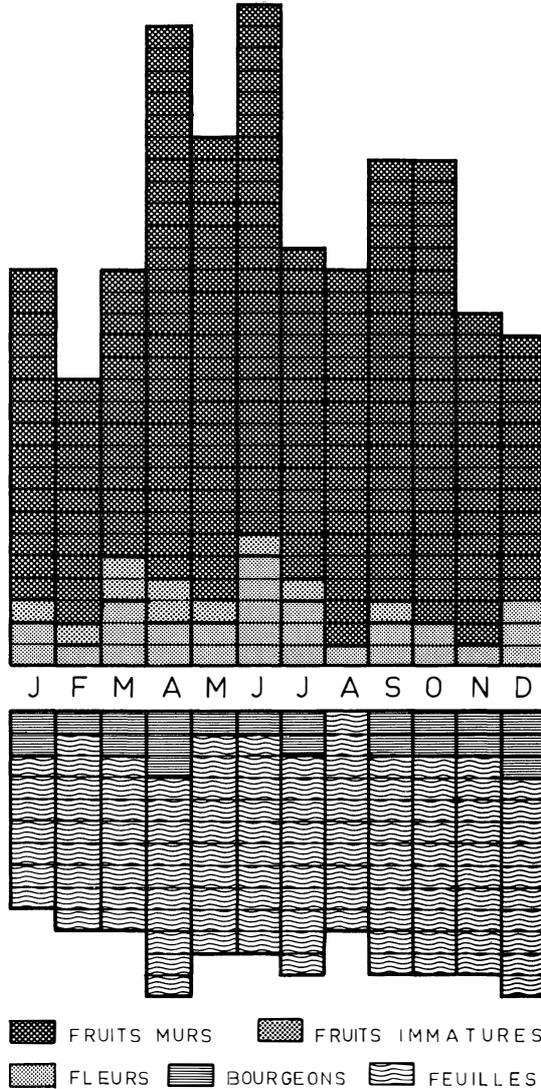


Fig. 2. — Cycles saisonniers des fructifications et autres productions. Ce diagramme ne concerne que les espèces mentionnées sur le Tableau I. Le nombre d'espèces productrices est égal au nombre de symboles dans les colonnes correspondant aux mois de l'année 1967.

le tableau I, a été représentée sur la figure 2 qui met en évidence les fluctuations saisonnières de la production végétale (1).

La production de feuilles diminue en début de saison sèche (Janvier-Février) ; beaucoup d'arbres se dénudent alors et l'on marche sur un tapis de feuilles sèches. Il existe pourtant des espèces qui n'ont pas de période décidue, ou bien celle-ci est si brève qu'elle n'apparaît pas sur le tableau I. La superposition des cycles de défoliation aboutit chez ces espèces à une production de feuilles soutenue au cours de l'année. La chute des feuilles en janvier-février est compensée par une production de bourgeons et de jeunes feuilles qui sont très recherchés par la plupart des singes. Les espèces à croissance continue (en particulier les *Ficus*) portent des bourgeons apicaux en croissance presque toute l'année.

Les espèces portant des fruits comestibles par les Primates ont des cycles qui se succèdent moins régulièrement au cours de l'année, et l'on note des maximums assez nets dans la figure 2. Le plus important de ces maximums, en ce qui concerne le nombre d'espèces en cours de production (2), se situe en avril (fin de saison sèche) après une période de floraison plus abondante. On notera, pour l'année 1967, une seconde « pointe », moins nette, au milieu de la saison humide (Septembre-Octobre), suivie d'une diminution assez brutale qui commence, en fait, à s'amorcer au mois d'octobre. Le graphique de production globale de N. Smythe (1968) montre aussi des maximums décalés d'un mois ou deux par rapport aux nôtres (car il enregistre la chute des fruits dont nous notions la présence sur les arbres). L'un se situe en février (saison sèche) et l'autre, beaucoup plus important, en juin — avec un maximum de production globale atteignant 3 g par m² et par jour. Il est très probable que l'allure de la figure 2 varie d'une année à l'autre, la saison sèche pouvant être plus ou moins marquée ; mais son allure générale doit rester plus ou moins la même.

Les adaptations à la consommation par les Primates. Aux caractères biologiques, esquissés dans le tableau I où les plantes sont classées selon l'ordre alphabétique des familles, il serait utile d'ajouter quelques caractéristiques propres à certains groupes et qui constituent une sorte d'adaptation de la plante à la consommation de ses fruits par les singes. Nous avons déjà eu l'occasion (Hladik et Hladik, 1967) de passer en revue les nom-

(1) A. S. Rand (com. pers.) a déjà noté des faits de ce type sur un certain nombre d'arbres observés depuis 1966 autour de la clairière de Barro Colorado. En Malaisie, Mac Clure (1966) a fait des observations semblables.

(2) Une grande diversité d'espèces végétales exploitées par les Primates n'implique pas forcément une grande abondance de nourriture ; elle peut simplement traduire la nécessité pour eux de prospecter un grand nombre d'espèce à faible production fruitière ou foliaire.

breuses hypothèses développées surtout par des auteurs russes comme Levina (1957), d'après lesquelles la pulpe des fruits serait une adaptation destinée à favoriser leur ingestion par les Mammifères et les Oiseaux, qui se chargeraient ensuite de disséminer les graines après passage à travers leur tube digestif.

L'arille est une formation dont le rôle doit être comparable : il est particulièrement développé et constitue une pulpe grasse autour des graines de *Viola* (Myristicaceæ), de *Trichilia* (Meliaceæ) et de *Cupania* (Sapindaceæ). Son origine variable (chalaizienne, tégumentaire, etc...), montre qu'il s'agit de convergences dans le sens d'une « adaptation à la prédation ».

Il existe de nombreux mécanismes qui obligent l'animal à avaler les graines : citons par exemple la grande viscosité de la chair de *Cordia* (Boraginaceæ) qui fait glisser la graine dès que le fruit est écrasé entre les dents. Dans le fruit de *Genipa* (Rubiaceæ), les fibres liant les graines à la pulpe voisine obligent les Tamarins à avaler ces grosses graines, alors que le comportement habituel de ces petits singes consiste toujours à rejeter les parties dures d'un brusque balancement de tête.

Particularités des Anacardiaceæ et de quelques espèces cultivées. Les Anacardiaceæ ont développé un type d'adaptation beaucoup plus étonnant. Chez *Anacardium excelsum*, la graine, en forme de gros haricot, est supportée par un pédoncule charnu contenant un jus très sucré. Cette graine n'est jamais attaquée elle-même, d'autant plus qu'elle se détache aisément de la partie comestible et tombe au sol. Une autre espèce commune en des régions plus sèches, *Anacardium occidentale*, présente un énorme pédoncule fructifère orangé de plus de 10 cm de long rempli d'une chair aqueuse consommée par l'homme sous le nom de « marañon ». Sa graine est également mangée après avoir été grillée pour détruire une huile toxique (c'est la noix de cajou). Mais, dans les conditions naturelles, le pédoncule est un pôle attractif pour l'animal jouant le rôle de semeur ; la graine elle-même, non protégée dans un vrai fruit, n'est pas consommée parce qu'elle se détache aisément de son support.

D'autres Anacardiaceæ produisent des fruits d'un type plus commun : ce sont les genres *Spondias* (fig. 3) et *Mangifera* chez qui la graine, bien protégée dans une coque résistante, est enveloppée d'une pulpe succulente. Les *Spondias* représentent un aliment très important en raison de leur très grande productivité et de leur forte densité, sur lesquelles nous reviendrons (1). Les manguiers plantés dans la clairière ont persisté également dans la forêt avoisinante autrefois occupée par l'homme.

(1) L'analyse de nos échantillons de *Spondias Mombin* révèle, de plus, leur très forte teneur en matières azotées (10,4 % du poids sec insoluble à l'alcool).

Nous mentionnons également parmi les quelques espèces cultivées citées au tableau I, des formes introduites présentes dans la clairière et fréquemment consommées par les animaux observés aux alentours des laboratoires. Le goyavier *Psidium guajava* (Myrtaceæ) et l'avocatier *Persea americana* (Lauraceæ) sont natifs d'Amérique Centrale. Le bananier *Musa sapientum* (Musaceæ), importé du vieux Monde depuis la Conquête Espagnole, est largement cultivé. Il est présent dans la clairière depuis sa création, ainsi que le *Citrus* sp. (Rutaceæ) que nous mentionnons.

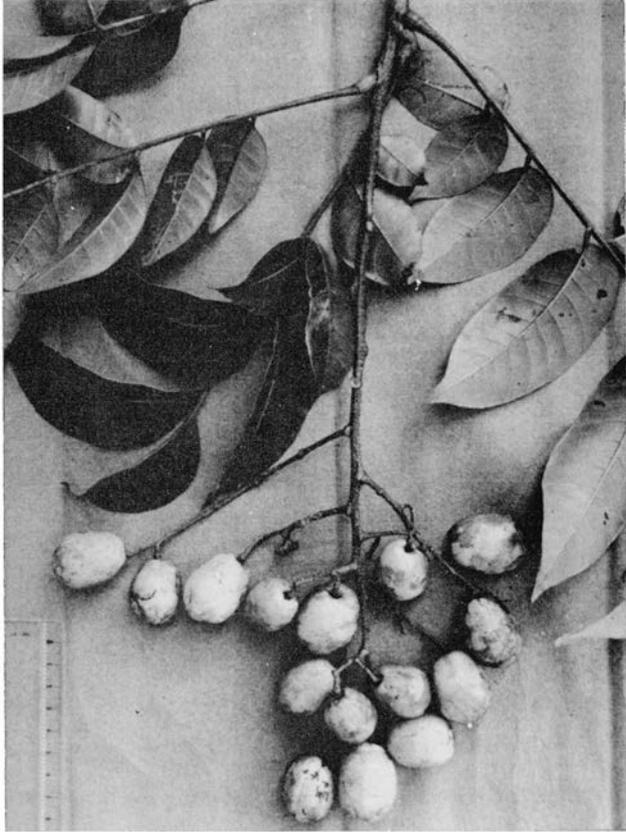


Fig. 3. — *Spondias Mombin* (Anacardiaceæ), échantillon n° 508. Ces fruits à pulpe abondante et savoureuse sont connus sous le nom de « prunes des singes ».

Particularités de quelques Légumineuses. Dans la famille des Leguminosæ, nous rencontrons une grande diversité de formes comestibles. Les nombreuses espèces du genre *Inga* portent des gousses dans lesquelles les graines sont entourées d'un mucilage délicieux. Les Primates doivent briser ces gousses, quelquefois

très dures, pour atteindre cette substance. Les fleurs d'*Inga* sont également recherchées ainsi que celles de nombreuses autres légumineuses. La liane *Clitoria arborescens* porte de remarquables inflorescences constituant un mets de choix pour le Sajou Capucin qui ne mord que leur calice riche en nectar. Les feuilles et surtout les bourgeons de beaucoup d'espèces sont aussi utilisés. Notons à ce sujet *Platypodium maxonianum* important pour le Hurlleur, ainsi que de nombreuses autres légumineuses indéterminées (non mentionnées au tableau I) dont chacune produit des bourgeons sur une courte période, mais dont l'ensemble constitue une ressource alimentaire presque continue au cours de l'année. Citons enfin une légumineuse fort connue des zoologistes (cf Chapman, 1939, pages 182 à 196) : l'Almendro *Dipteryx panamensis*, arbre remarquable quant à sa floraison et sa grande production de fruits dont la pulpe grasse et abondante attire presque tous les Mammifères. Cet arbre est devenu rare dans les forêts non mises en réserve à cause de son bois qui est très recherché.



Fig. 4. — *Cecropia longipes* (Moraceæ). Les fruits groupés à l'extrémité d'un long pédoncule sont protégés par de fines soies rigides et cassantes.

Intérêt des Moraceæ. Les Moraceæ, avec les genres *Ficus* et *Cecropia* constituent une des plus importantes sources d'aliments végétaux pour les Primates de Barro Colorado. Les *Cecropia* sont

caractéristiques de la forêt secondaire. Ils abondent dans la clairière de l'île, mais apparaissent aussi dans l'intérieur, lorsque la chute d'un arbre crée une trouée. Ce sont des arbres à croissance très rapide, peu ramifiés, avec de larges feuilles (ressemblant beaucoup à celles du Parasolier africain) et des inflorescences terminales. Leur long tronc creux supporté par des racines-échasses, donne asile à des fourmis dont la présence constitue une certaine protection. Les fruits sont si attractifs pour les Mammifères et les Oiseaux qu'on les observe rarement à l'état mûr. Ils constituent alors une gaine de gelée sucrée (fig. 4) au goût agréable enrobant de très nombreuses petites graines dont la dispersion, par les oiseaux surtout, fait la force de cette espèce pionnière. Beaucoup de zoologistes de passage sur l'île, faisant

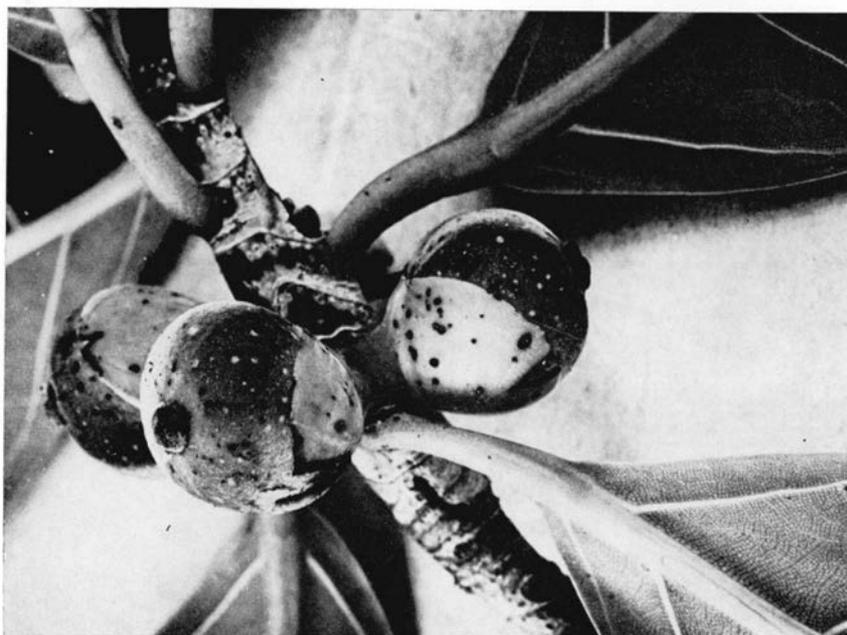


Fig. 5. — *Ficus obustifolia* (Moraceæ). Fruits (X 1,5) dont on remarque l'ostiole par où peuvent pénétrer les guêpes du genre *Blastophaga* nécessaires à la pollinisation.

leurs observations dans la clairière, ont souligné l'importance des *Cecropia* pour les animaux ; mais, du fait de sa rareté relative en forêt, ceci ne nous semble pas général et nous insisterons surtout sur l'importance du rôle des animaux dans la dissémination de cette espèce.

Par contre, les très nombreux *Ficus* sont d'importance primordiale. La plupart d'entre eux sont de très grands arbres à

contreforts, ou bien ils possèdent d'immenses racines qui s'enchevêtrent autour d'un arbre support (c'est la forme *Ficus* étrangleur). La figue a une structure particulière : elle est formée d'un réceptacle sphérique à l'intérieur duquel se développent les fleurs, puis les graines (fig. 5). Ce réceptacle est percé d'un orifice : l'ostiole, de la taille d'un petit insecte. La pollinisation est assurée par un Hyménoptère du genre *Blastophaga* qui vient pondre dans la figue après avoir pénétré par l'ostiole. Il semblerait, d'après les travaux en cours de W. Ramirez à San José, Costa-Rica, qu'une espèce de *Blastophaga* soit caractéristique de chaque espèce de *Ficus*. Lors de l'éclosion, les Hyménoptères doivent trouver un nouvel arbre portant de jeunes figues pour s'y reproduire. Ceci impliquerait que les cycles de tous les arbres d'une même espèce se succèdent dans le temps. Effectivement, nous avons remarqué, pour certains *Ficus insipida*, qu'un même individu fructifiait tous les 8 à 9 mois. Dans le tableau I les cycles de plusieurs individus sont superposés. Nous n'avons pas voulu toutefois indiquer un ensemble d'espèces en fructification permanente n'ayant pas vérifié suffisamment le bien fondé de cette hypothèse. Par ailleurs, nous cherchons à caractériser surtout une zone limitée de terrain où les cycles individuels ne se succèdent pas forcément dans le temps. Nous reviendrons sur la grande importance de ce fruit en tant qu'aliment.

Au point de vue systématique, les *Ficus* de Barro Colorado nécessitent encore quelques révisions. Les déterminations du tableau I sont faites d'après la flore de Panama de Woodson et Schery. Mais il y a visiblement plusieurs espèces décrites sous le nom d' « *insipida* ». L'espèce à grosses figues serait (d'après Ramirez, comm. pers.) *F. Wercleana* Rosh. En outre, le n° 36 serait *F. turbinata* Pittier ; et *F. Hartwegi* Miq. correspond au type de *F. colubrinæ* A. Dugand de l'herbier de Washington.

Importance des Palmaceæ. Dans la vaste famille des Palmiers deux espèces sont particulièrement importantes pour les Primates de Barro Colorado. *Astrocaryum Standleyanum* (black palm) bien connu pour ses longues épines (très douloureuses pour le promeneur inattentif !), porte d'énormes spadices de fruits orangés à chair abondante et fibreuse. *Scheelea zonensis* est un palmier également très commun et produisant de grandes quantités de noix entourées d'une chair plus grasse et consistante. Nous étudierons spécialement ces deux espèces quant à leur répartition et à leur production. Mentionnons encore *Socratea durissima* au tronc très haut et fin juché sur des racines-échasses bardées d'épines, et le palmier lianescent du genre *Desmoncus* dont le fruit n'avait pas encore été décrit (fig. 6). Nous avons trouvé ce dernier (petites noix entourées de chair rouge) en observant les Sajous qui les cueillaient. Ces fruits semblent assez abondants

car nous avons pu identifier nombre de graines de cette espèce dans les excréments des *Cebus*.

Intérêts de quelques autres familles. Mentionnons enfin quelques autres familles où abondent les espèces comestibles pour les Primates. Les Rubiaceæ comprennent des arbustes de sous-bois et des petits arbres avec de nombreuses espèces caractérisées par une production simultanée de fleurs et de fruits pendant une longue période de l'année. C'est le cas d'*Alibertia edulis* et de *Randia armata*, dont les petits fruits verts sont consommés fréquemment, ou de *Tocoyena Pittieri* dont la périodicité de reproduction est très courte, les fleurs apparaissent au moment de la maturité des fruits du cycle précédent. Le cycle de *Farama occidentalis* est plus régulier ; par contre nous avons observé de très grandes variations dans sa production, celle de la fin de saison humide 1966 étant pléthorique par rapport à celle de 1967.



Fig. 6. — *Desmoncus* sp. (échantillon n° 294). Le spadice de ce palmier lianescent est ici photographié en place sur son arbre-support.

Parmi les Apocynaceæ, *Lacmellea edulis* présente un cycle long et régulier en apparence. Nous avons remarqué la présence de nouvelles fleurs dès après la chute des fruits, et la maturation demande toute l'année.

Gustavia superba (Lecythidaceæ) est un petit arbre très com-

mun caractérisé par de longues feuilles (plus de 50 cm) formant une sorte de plumeau autour de chaque apex. La moelle de ces apex est fort appréciée des Sajous qui ne dédaignent pas non plus la chair de son énorme fruit.

Les fleurs de Balsa, *Ochroma limonensis* (Bombacaceæ) possèdent une large corolle en forme d'urne où s'accumulent de l'eau de pluie, du pollen, des étamines, de la gomme secrétée par le calice, et de nombreux petits insectes noyés dans ce liquide que viennent boire les Sajous ainsi que d'autres Mammifères. Quelques autres Bombacaceæ portent des bourgeons et des feuilles comestibles. Tel est le cas de *Ceiba pentandra* et de *Quararibea asterolepis*. Ce dernier possède un fruit rappelant la forme et la structure d'une noix de palmier, dont la chair grasse et fibreuse est convoitée par de nombreuses espèces. Sur le sol, après la fructification, il ne reste jamais que des graines protégées par une coque épaisse et nettoyées intégralement de leur pulpe.

B — Données sur la densité des arbres et plantes alimentaires.

Technique des relevés. Pour évaluer la densité des espèces dont nous venons de parler, nous avons choisi deux portions de forêt de 8000 m² chacune situées sur les domaines vitaux des Primates étudiés. La première parcelle d'étude est située selon la carte publiée par Bennett (1963) dans la forêt à deux strates ayant au maximum 25 m de haut ; la seconde appartient à la forêt à strates plus hautes (8 à 12 m et 20 à 30 m). En fait il nous paraît difficile de parler de strates dans ce dernier cas, et nous préférons considérer la première comme une forêt jeune, de type « ouvert » et la seconde, comme une forêt plus vieille, renfermant un plus grand nombre d'arbres dominants au-dessus d'une première strate effectivement fermée (1).

Les espèces dont nous avons étudié la répartition sont celles que nous pouvions rapidement identifier sur le terrain, à l'aide de critères simples au moment de la réalisation de ce travail (décembre 1967 - janvier 1968). La liste ci-dessous, dans l'ordre alphabétique des familles, en donne le détail :

Araliaceæ : *Dendropanax arboreus* ; Burseraceæ : *Protium* sp ;
Lecythidaceæ : *Gustavia superba* ; Leguminosae : *Clitoria arborescens* ; Melastomaceæ : *Miconia argentea* et *Mouriria parviflora* ;
Moraceæ : *Cecropia* sp., *Ficus* (toutes espèces), *Olmedia aspera* et *Poulsenia armata* ; Palmaceæ : *Astrocaryum standleyanum*,

(1) Quelques prélèvements de la faune du sol effectués sur ces deux portions de forêt semblent montrer une différence. On remarque, à côté d'une faune relativement homogène, la présence de quelques familles d'Acariens Oribates et Mésostigmates différentes dans les deux lots. Des prélèvements plus nombreux seraient nécessaires pour confirmer cette remarque dont nous devons l'essentiel à J.-P. Cansela Da Fonseca (Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy, France).

Desmoncus sp., *Scheelea zonensis* et *Socratea durissima*; Rubiaceæ : *Faramea occidentalis*, *Pentagonia pubescens* ; Simaroubacææ : *Quassia amara* ; Sterculiaceæ : *Sterculia apetala* ; Tiliceæ *Apeiba aspera*.

Les deux relevés ont été effectués en suivant les sentiers balisés tous les 100 mètres par un repère à l'usage des naturalistes. Nous avons mesuré une bande de 20 m de large, d'un seul côté du sentier et noté sur la surface ainsi délimitée l'emplacement approximatif des espèces dont nous donnons la liste, à l'exclusion de toute autre (fig. 7). Précisons que le petit sentier le long duquel nous avons opéré ne perturbe en rien la végétation avoisinante. C'est davantage un repérage qu'une piste, sur lequel un minimum de végétation a été coupé pour permettre un passage aisé.

Pour chaque espèce, nous avons noté les jeunes plantes à partir de 2 cm de diamètre de tronc, en général, et nous avons calculé la surface couverte par la couronne. Ce dernier chiffre n'est forcément qu'approximatif ; il est basé sur la mesure, au sol, du rayon d'un cercle ou des côtés d'un rectangle correspondant à la périphérie de la couronne de l'arbre. La marge d'erreur est de l'ordre de 20 %. Les hauteurs, le diamètre des troncs et la production de fruits par les palmiers ont également été notés.

Trois autres espèces particulièrement importantes pour l'alimentation des Primates ont été étudiées en dehors des parcelles précédentes, à l'époque de leur fructification. Ce sont : Anacardiaceæ : *Spondias Monbin* ; Dilleniaceæ : *Dolioscarpus* sp. ; Rubiaceæ : *Faramea occidentalis*. (Cette dernière espèce était également comprise dans les relevés généraux).

La méthode suivie dans ce cas a consisté essentiellement à repérer ces plantes sur les sentiers le long desquels une bande de 10 mètres de largeur a été explorée. Pour le *Spondias* 1 000 m ont été parcourus (surface explorée : 10 000 m²). Pour le *Dolioscarpus* 3 000 m ont été parcourus (surface explorée : 30 000 m²). Pour la *Faramea* 400 m ont été parcourus (surface explorée : 4 000 m²).

Résultats. Nous représentons sur la figure 7 (A et B) un plan des deux parcelles étudiées. Rappelons que sur cette figure ne sont mentionnées que les espèces indiquées dans la liste, ce qui représente de façon très approximative le tiers peut-être de la biomasse végétale totale. Sur les tableaux II et III figurent, par espèces, les nombres totaux d'individus trouvés sur chaque portion de 100 mètres de relevé. La couverture totale indiquée est la somme des couvertures de chaque individu, celles-ci pouvant éventuellement se chevaucher les unes les autres. Nous avons indiqué la couverture partielle pour les arbres situés à la limite du relevé. Toutes les lianes du genre *Clitoria* n'ont certainement pas été repérées en raison de leur dissimulation dans la couronne des arbres

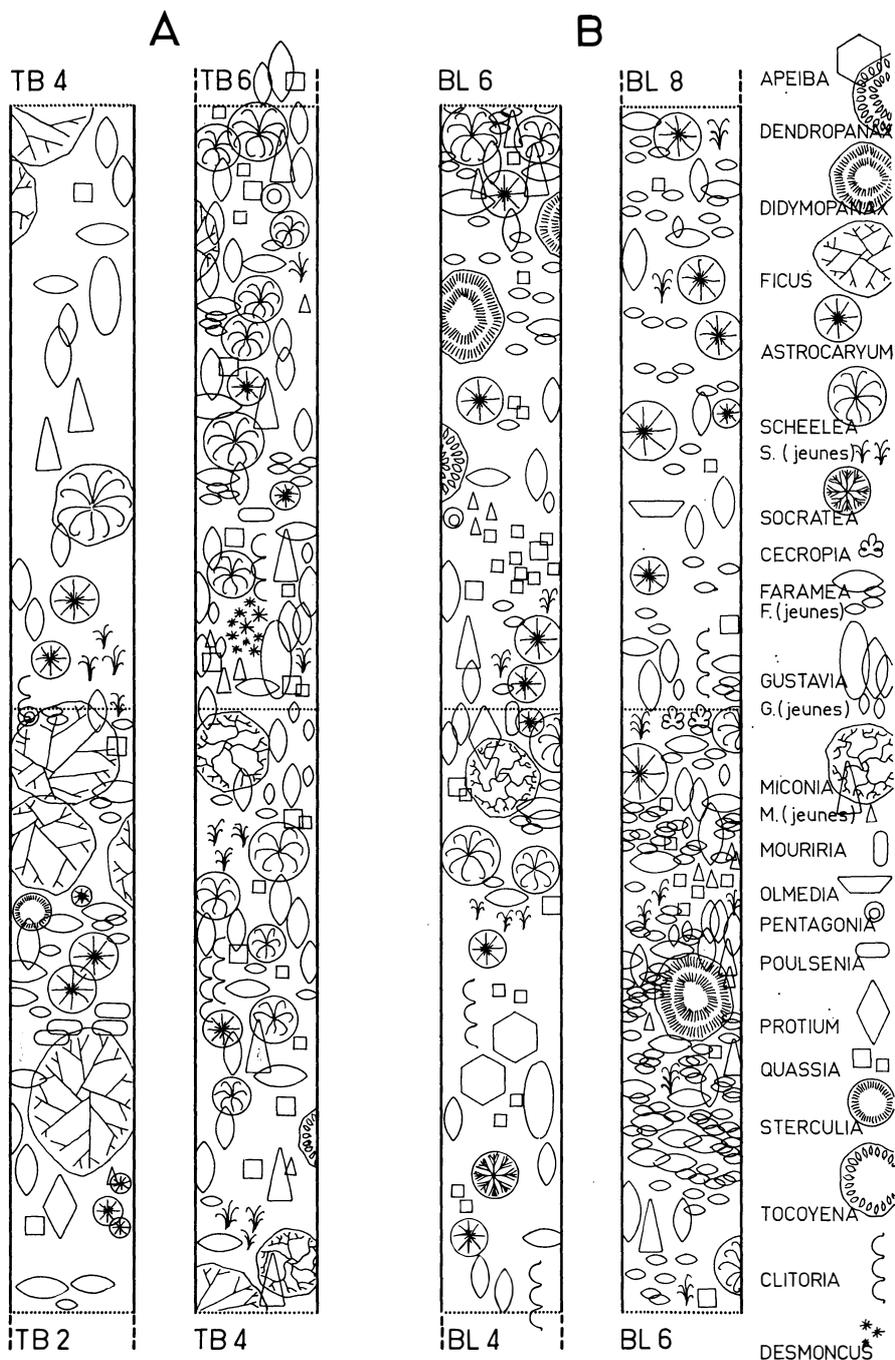


Fig. 7. — Schéma figurant la répartition des espèces désignées dans la liste. Le reste de la végétation n'est pas représenté sur ces bandes de 20 mètres de largeur. Les localisations et les proportions des plus gros arbres sont respectées ; les autres espèces sont représentées symboliquement et réparties le long des bandes dans l'ordre où nous les avons repérées.

A : Bande de 8 000 m² le long de Thomas Barbour trail.
 B : Bande de 8 000 m² le long de Barbour Lathrop trail.

TABLEAU II

RÉPARTITION (sur 8 000 m²) DES ESPÈCES RÉPERTORIÉES
SUR THOMAS BARBOUR TRAIL, ENTRE LES REPÈRES 2 ET 6.

ESPECES	TB 2 à TB 3		TB 3 à TB 4		TB 4 à TB 5		TB 5 à TB 6		TOTAUX	
	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²
Grands arbres de la « Strate supérieure »										
<i>Ficus</i> (Toutes es- pèces)	4	800	1	100	1	100	1	20	7	1 020
Palmiers										
<i>Astrocaryum</i> <i>Standleyanum</i>	3 + jeunes	100	2	40	1	10	2 jeunes		8 + jeunes	150
<i>Scheelea zonensis</i>	1 jeune		1 jeune	100	4 jeunes	180	7 + jeunes	450	14 + jeunes	730
Petits arbres, arbus- tes et formes jeunes										
<i>Faramea</i> <i>occidentalis</i>	13 + jeunes	60	2	30	8	40	7 + jeunes	40	30 + jeunes	170
<i>Gustavia superba</i> .	3	35	8	70	17	235	22	320	50	660

TABLEAU II (suite)

RÉPARTITION (sur 8 000 m²) DES ESPÈCES RÉPERTORIÉES
SUR LE THOMAS BARBOUR TRAIL, ENTRE LES REPÈRES 2 ET 6.

ESPECES	TB 2 à TB 3		TB 3 à TB 4		TB 4 à TB 5		TB 5 à TB 6		TOTAUX	
	Nombre	Couverture m ²	Nombre	Couverture m ²	Nombre	Couverture m ²	Nombre	Couverture m ²	Nombre	Couverture m ²
<i>Miconia argentea</i> .	0	0	2	60	5	270	7	30	14	360
<i>Pentagonia</i> sp. ...	1	(petite)	0	0	0	0	1	(petite)	2	(petite)
<i>Poulsenia armata</i> .	1 + 3 jeunes	30	0	0	0	0	1 jeune	(petite)	1 + jeunes	30
<i>Protium</i> sp.	1 jeune	(petite)	0	0	0	0	0	0	1 jeune	(petite)
<i>Quassia amara</i> ..	2	(petite)	1	(petite)	9	30	10	50	22	80
<i>Sterculia apetala</i> .	1 jeune	(petite)	0	0	0	0	0	0	1 jeune	(petite)
<i>Tocoyena Pittieri</i> .	0	0	0	0	1	20	0	0	1	20
Lianes										
<i>Clitoria arborescens</i>	1	?	0	0	2	?	2	?	5	incalculable
<i>Desmoncus</i> sp. ...	0	0	0	0	0	0	10	?	10	id.

TABLEAU III

RÉPARTITION (sur 8 000 m²) DES ESPÈCES RÉPERTORIÉES
SUR BARBOUR LATHROP TRAIL, ENTRE LES REPÈRES 4 ET 8.

ESPECES	BL 4 à BL 5		BL 5 à BL 6		BL 6 à BL 7		BL 7 à BL 8		TOTAUX	
	Nombre	Cou- ture m ²	Nombre	Cou- ture m ²	Nombre	Cou- ture m ²	Nombre	Cou- ture m ²	Nombre	Cou- ture m ²
Grands arbres de la « Strate supérieure »										
<i>Apeiba aspera</i>	2	65	0	0	0	0	0	0	2	65
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	10	0	0	0	0	0	0	1 (cou- ture par- tielle)	10
Palmiers										
<i>Astrocaryum Standleyanum</i>	3 jeunes	(petite)	4	120	1	50	6	130	14	300
<i>Scheelea zonensis</i>	3 + jeunes	140	3	90	4 + jeunes	45	1 + jeune	10	11 + jeunes	285
<i>Socratea durissima</i>	1	30	0	0	0	0	0	0	1	30
Petits arbres, arbus- tes et formes jeunes										
<i>Cecropia</i> sp.	0	0	0	0	2 jeunes	1	0	0	2 jeunes	1

TABLEAU III (suite)

RÉPARTITION (sur 8000 m²) DES ESPÈCES RÉPERTORIÉES
SUR BARBOUR LATHROP TRAIL, ENTRE LES REPÈRES 4 ET 8.

ESPECES	BL 4 à BL 5		BL 5 à BL 6		BL 6 à BL 7		BL 7 à BL 8		TOTAUX	
	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	Couver- ture m ²	Nombre	ture Couver- m ²
<i>Fareamea occidentalis</i>	9	50	28	100	114	465	34	214	185	830
<i>Gustavia superba</i> ..	7	100	7	40	15	130	9	60	38	330
<i>Miconia argentea</i> ..	1	100	4 + jeunes	170	5 + jeune	40	0	0	10 + jeunes	310
<i>Mouriria parviflora</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Olmedia aspera</i> ..	0	0	0	0	0	0	1	3	1	3
<i>Pentagonia</i> sp. ...	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protium</i> sp.	1	20	0	0	0	0	0	0	1	20
<i>Quassia amara</i> ..	9	45	9	50	10	60	3	5	31	160
Lianes <i>Clitoria arborescens</i>	1	?	0	0	0	0	1	?	2	incal- culable

supports. Par contre, les palmiers *Desmoncus* ont tous été repérés grâce à leurs tiges épineuses.

Dans les relevés complémentaires nous avons dénombré 21 *Spondias Mombin* (Anacardiaceæ) sur les 10 000 m² prospectés selon la méthode décrite. Il ne s'agit ici que d'arbres de grande taille, en cours de fructification. Leur distribution n'est pas uniforme, mais par groupes.

La liane *Doliocarpus* sp. (Dilleniaceæ) semble être dispersée assez uniformément dans certaines parties de la forêt et par groupes dans d'autres. Sur 30 000 m², il y avait 24 individus. 37 *Faramea occidentalis* (Rubiaceæ) ont encore été dénombrées le long de Snyder Molino trail, sur 4 000 m².

Les résultats de nos relevés ne doivent pas être extrapolés à l'ensemble de la forêt de Barro Colorado, nos parcelles d'étude ayant été choisies dans les zones où nous avons observé les Primates. Il est d'ailleurs difficile de délimiter un échantillon représentatif de l'ensemble d'une forêt tropicale, étant donné le grand nombre d'espèces végétales et leur répartition particulière. Nous avons, à titre de sondage, dénombré 56 espèces d'arbres et plantes herbacées sur 10 m² à Barro Colorado. Au Gabon, N. Hallé (1967) a trouvé 45 espèces sur 25 m² d'un type de forêt primaire, et 75 espèces (arbres et arbustes) appartenant à 25 familles différentes sur 400 m². Il serait donc vain de tenter de généraliser à partir d'un petit échantillon.

Cependant plusieurs espèces très communes ont une distribution relativement uniforme. C'est le cas du palmier *Astocaryum Standleyanum* de *Gustavia superba*, encore plus abondant, ou de *Quassia amara*.

Pour *Faramea occidentalis*, on note également une distribution assez irrégulière mais une quantité beaucoup plus importante d'individus sur le tableau III. Cela pourrait provenir d'un type de structure forestière plus favorable au développement de ces petits arbres dont la dispersion des graines ainsi que nous le verrons plus loin, s'opère très largement par l'action des Primates.

En ce qui concerne les *Ficus*, les relevés ne nous fournissent que peu d'informations (aucun ne figure au tableau III). Nous avons remarqué que ces arbres sont souvent groupés et forment de véritables petites « forêts de figuiers » où de nombreux individus se côtoient formant à eux seuls une strate supérieure quasi continue. Sur les 2 000 m² compris entre les repères 2 et 3 du Thomas Barbour Trail, 800 m² sont, par exemple, couverts par des *Ficus*. Plusieurs autres groupes de ce type se trouvaient proches de notre zone de relevé.

Certaines espèces beaucoup plus dispersées figurent aussi sur certaines portions de nos relevés, comme les *Tocoyena*, *Protium* et *Poulsenia*. Pour les lianes, on peut remarquer l'abondance

relative de *Clitoria arborescens* et celle de *Dolioscarpus*. La grande abondance du *Spondias Mombin* dans nos relevés complémentaires est particulièrement intéressante à noter, vu l'énorme production de ces grands arbres dont les fruits sont recherchés par presque tous les Mammifères.

C — *Estimation de la production en fruits et autres matières comestibles des espèces importantes.*

La mesure de la production de fruits par plusieurs espèces a été tentée en utilisant des méthodes très différentes. Pour les *Spondias*, on pouvait aisément dénombrer sur le sol les noyaux des fruits dont la plupart restent sur place ; par contre, les fruits des *Ficus*, qui se décomposent quelques jours après leur chute (s'ils ne sont pas mangés par les Pécaris !) demandaient un délicat comptage lorsqu'ils étaient encore en place à 40 m de hauteur. Nous définirons donc la méthode suivie dans chaque cas particulier, avant d'exposer les résultats obtenus.

1°) *Grands arbres de la strate supérieure*

— *Spondias Mombin* (Anacardiaceæ). Les derniers fruits tombés au sol pendant une période de fructification et tous les noyaux frais ont été dénombrés sous deux arbres-échantillons. La coque des noyaux est résistante, mais elle se détériore progressivement en surface, ce qui donne un aspect très buriné à ceux qui proviennent de la précédente période de fructification. Ces derniers n'ont donc pas été compris dans les totaux. La couverture de l'arbre est calculée par la méthode déjà décrite. Sur cette surface où les fruits sont répartis assez inégalement, nous en avons évalué le nombre en comptant ceux qui se trouvaient à l'intérieur d'un cadre de bois délimitant un quadrat de 0,25 m², que nous jetions au hasard.

Ceci nous a donné les résultats suivants. Sous l'arbre n° 1, couvrant 300 m², nous avons compté 315 fruits pour 2 m². Sous l'arbre n° 2, couvrant 200 m², nous avons dénombré 447 fruits pour 2,5 m². La production totale du premier arbre fut donc d'environ 50 000 fruits et celle du second d'environ 35 000 fruits.

Sur un troisième échantillon nous avons tenté un dénombrement des fruits en place d'après le total des rameaux fructifères (chacun d'eux en porte 20 en moyenne). Le total trouvé était très inférieur à celui des fruits comptés au sol. Cela nous démontre surtout le peu de sûreté d'une telle méthode, qu'il nous a fallu néanmoins utiliser pour les *Ficus*.

Les fruits de *Spondias* pèsent 8 g en moyenne (variant entre 4 et 12 g) et portent environ 5 g de pulpe comestible (entre 2,5 et 8 g). Un arbre peut donc fournir jusqu'à 250 kg de matière

comestible, répartis à raison de 1 kg environ par mètre carré de couverture.

— *Ficus insipida* (Moraceæ) type à « grosses figues ». L'estimation de la production en fruits a été réalisée sur un seul arbre, par comptage direct. La production totale était de 8 000 fruits environ, pesant 5 gr en moyenne — soit 30 kg de fruits.

Nous devons préciser que cet échantillon a été choisi en raison de la faible densité de son feuillage, ce qui permettait un repérage facile des rameaux, le chiffre de production correspondant à $\pm 0,4$ kg de fruits mûrs par mètre carré de couverture doit donc être considéré comme un minimum. Ajoutons qu'il y a plus d'un cycle par an, ce qui doit presque doubler la production annuelle.

— *Virola panamensis* (Myristicaceæ). L'échantillon choisi était un arbre assez jeune de 30 à 35 m de haut. La période de production étant assez courte, toutes les coques des fruits fraîchement tombées sont repérables et nous les avons comptées sur des quadrats-échantillons de surface connue (même méthode que pour le *Spondias*). Nous avons trouvé une production totale d'environ 3 400 fruits. Ceux-ci sont gros, avec deux coques déhiscentes, mais seul l'arille entourant la graine est consommé et ne pèse que 2 g environ. La production totale de matière comestible et donc de ± 8 kg — ce qui correspond à $\pm 0,2$ kg par mètre carré de couverture.

2°) Palmiers

— *Astrocaryum Standeleyanum*. Sur un spadice (rameau portant les fruits) que nous avons abattu, nous avons compté 554 fruits. Ce nombre varie considérablement d'une grappe à l'autre selon la quantité de fruits jeunes avortés.

Pour chaque individu rencontré sur nos deux relevés principaux, nous avons observé au mieux et estimé la production en comptant une moyenne de 500 fruits pour une grappe bien fournie, 250 pour une moyenne et 100 pour les moins fournies. Cela nous a donné un total de $\pm 11 500$ fruits pour 22 individus. Si l'on inclue dans ces deux relevés de 8 000 m², la plupart des jeunes palmiers improductifs, nous arrivons à une production de l'ordre de 20 à 25 fruits par mètre carré de couverture.

Les fruits pèsent 20 à 30 g mais seulement une partie de la chair (mésocarpe) peut être utilisée comme aliment, en raison de sa nature fibreuse, adhérent à la noix. Nous estimons à 3 g la quantité que peuvent récupérer les Primates. La production globale de cette substance alimentaire est donc de 0,06 kg par mètre carré de couverture (35 kg pour les 16 000 m² des relevés). Mais un seul grand *Astrocaryum* peut donner 75 kg de fruits pour 50 m²

de couverture ($\pm 0,15$ kg de matière consommable par mètre carré de couverture).

— *Scheelea zonensis*. La même méthode a été appliquée pour estimer la production de ce palmier extrêmement répandu et nous avons ainsi compté $\pm 10\,700$ fruits sur 25 palmiers d'âges différents représentant $1\,150$ m² de couverture. Mais les relevés ont été faits trois mois avant la principale période de production. Les fruits observés étaient très immatures et de nouvelles floraisons étaient sans doute à prévoir chez un bon nombre d'individus. Une estimation avait été faite auparavant par C.C. Smith (comm. pers.), qui nous a donné des chiffres plus valables (ce travail était fait dans le but de compter les noix ouvertes par les rongeurs terrestres, et les écureuils, qui mangent l'endosperme et l'embryon). Smith a compté 11 407 noix sous 5 palmiers (60,7 % avaient été ouvertes par les rongeurs ; 16 % avaient germé ou étaient encore viables ; les autres avaient été détruites par des insectes).

La production globale serait donc de l'ordre de 10 fruits par mètre carré de couverture ; mais avec les réserves que nous faisons, ce chiffre est un minimum.

Un seul palmier peut donner plus de 2000 fruits avec une couverture de l'ordre de 100 m² : on arrive donc à une production en fruits du même ordre que celle de l'*Astrocaryum*. Les chiffres de C.C. Smith semblent confirmer cet ordre de grandeur. (Le nombre total qu'il trouve est sans doute augmenté de restes éventuels des années passées, mais diminué de tout ce que les rongeurs ont pu emporter).

Le fruit pèse 30 g avec environ 4 g de pulpe utilisable dans le mésocarpe fibreux. Nous avons donc $\pm 0,04$ kg à $\pm 0,08$ kg de matériel alimentaire au mètre carré de couverture et une production minimum de 40 kg pour les 16 000 m² des relevés. Ces chiffres n'incluent évidemment pas toute la matière disponible pour les rongeurs à l'intérieur de la noix.

3°) *Petits arbres et arbustes*

— *Gustavia superba* (Lecythidæ). Cette espèce très commune a retenu notre attention essentiellement pour la moelle de ses apex dont se nourrit le *Cebus capucinus*. C'est une nourriture disponible en abondance tout le long de l'année, mais qui semble recherchée surtout en fin de saison humide, soit parce qu'il y a alors une poussée plus intense donnant un matériel plus tendre, soit parce que cette nourriture est choisie faute d'autre chose (peu de fruits à cette époque).

On peut extraire au moins 10 g de moelle des extrémités de ces tiges. Mais la quantité de nourriture utilisable est beaucoup plus grande, les feuilles tendres étant également utilisées, ainsi

que la sève brute abondante à leur base (rappelons que les apex sont des sortes de grands plumeaux dont le bouquet de feuilles peut atteindre 1 mètre de diamètre).

Dans les relevés effectués, le nombre d'apex comptés sur chaque arbre a varié de 3 à 50. Au total 88 arbres en comptaient 1269 et couvraient 1265 m². Chaque apex correspond donc à environ 1 m² de couverture et il y aurait environ 12 kg de moelle de ces apex disponibles sur les 16 000 m² de nos deux relevés. La masse de matière utilisable est donc importante, mais on ne saurait mettre en parallèle cette production dont la totalité ne peut pas être utilisée (il s'agit d'une partie vitale de la plante) avec celle des fruits où la totalité de la matière comestible est disponible sans aucun inconvénient pour l'espèce végétale.

— *Miconia argentea* (Melastomaceæ). Cet arbre que l'on rencontre fréquemment est généralement petit et, en période de fructification, couvert de cymes portant de très petites baies dont la saveur rappelle la myrtille (environ 500 baies par cyme, soit ± 18 g de matière comestible).

Nous avons choisi un échantillon exceptionnellement grand (diamètre du tronc : 25 cm, hauteur : 25 m, couverture : 100 m²) qui avait été particulièrement bien utilisé par les *Cebus* observés. Les cymes étant cassées en grand nombre au moment de la fructification, c'est au moment de la floraison suivante (janvier 1968) que nous avons fait un comptage.

Ce dernier doit être considéré comme relativement précis, car nous nous sommes déplacés dans l'arbre même, branche après branche. Nous avons dénombré de 4000 à 5000 cymes. Cela représente donc 80 kg de fruits environ pour cet arbre couvrant 100 m² — soit $\pm 0,8$ kg par mètre carré de couverture. Nous obtenons donc une production analogue à celles des arbres à gros fruits.

— *Faramea occidentalis* (Rubiaceæ). Les drupes ont été produites en quantités très différentes par ces petits arbres lors des deux périodes de fructification que nous avons observées. L'estimation de la quantité a été faite en fin de saison humide 1967, année de très faible production. Les comptages-témoins ont été réalisés après abattage des arbres.

Sur les 4000 m², nous avons trouvé 4 arbres riches en fruits (± 900 chaque), 3 arbres portant chacun ± 450 fruits et 30 arbres n'ayant chacun que ± 100 fruits — soit un total de $\pm 7 950$ fruits pour ces 37 arbres couvrant ± 250 m². Il y a donc, par mètre carré de couverture, 32 fruits avec $\pm 0,7$ g de chair utilisable — soit $\pm 0,025$ kg. Il nous semble que ce chiffre est à multiplier par dix, lors des années de grande abondance.

Pour les deux relevés principaux et le relevé complémentaire,

soit 20 000 m² au total, on trouve donc un minimum de 30 kg de chair de drupes de *Faramea*.

4°) Lianes

— *Dolioscarpus* sp. (Dilleniaceæ). Il semble difficile de définir la production fruitière d'une liane avec quelque précision. Nous avons simplement noté dans un cas le nombre de fruits sur une extrémité (120). Lorsque les coques rouges de ces fruits s'ouvrent, elles laissent à nu une mince enveloppe blanche avec la graine entourée de liquide gélatineux sucré ($\pm 0,7$ g par fruit) très recherché par les singes, bien qu'il soit irritant pour la muqueuse buccale humaine (on y trouve des inclusions ressemblant à des microcristaux en aiguilles fines de 100 μ de long). Chaque liane

TABLEAU IV
PRODUCTION COMPARÉE DE QUELQUES ESPÈCES

ESPECES	Production par mètre carré de couverture par an.	Production par hectare et par an, selon la dispersion des espèces
<i>Spondias mombin</i>	1 kg de pulpe de fruit	5 tonnes (maximum dans la zone du relevé)
<i>Ficus insipida</i>	0,4 kg minimum (Probablement > 1 kg par an)	> 2 tonnes (dans les zones de concentration de <i>Ficus</i>) minimum : 500 kg
<i>Virola panamensis</i>	0,2 kg d'arilles	non mesurable 8 kg par arbre (arbres assez dispersés)
<i>Astrocaryum Standleyanum</i>	0,15 kg de pulpe extraite du mésocarpe	20 kg (moyenne globale)
<i>Scheelea zonensis</i>	0,08 kg de pulpe extraite du mésocarpe	25 kg (minimum)
<i>Gustavia superba</i>	0,01 kg de moelle extraite d'un apex	7 kg (non disponible en totalité)
<i>Miconia argentea</i>	0,8 kg de baies	300 kg (maximum)
<i>Faramea occidentalis</i>	0,025 kg de pulpe (à multiplier par un facteur 10 les années de forte production)	15 kg (minimum, le maximum atteint probablement 150 kg)

fournit donc 100 g de ce liquide au minimum ; et sur certaines parties de nos relevés où la liane est commune, il s'en trouve probablement plus de 1 kg par hectare.

— *Clitoria arborescens* (Leguminosæ). C'est encore une liane très utilisée, du moins par les *Cebus*, et dont seule la base sucrée (nectarifère) des fleurs est attaquée. On peut juger de sa grande abondance par le nombre de fleurs laissées au sol après le passage des sajours (quelquefois 2 ou 3 par m² dans certaines zones).

Ces grandes fleurs roses (8 cm de long) sont groupées par ensembles de 4 à 10-12 sur la tige ligneuse (aspect cauliflore, comme beaucoup de lianes) et nous en avons dénombré jusqu'à 53 par mètre de tige. Il y a $\pm 0,3$ g de matière comestible utilisée dans la base de la fleur. Malgré l'abondance de cette liane la production globale est donc assez réduite.

Discussion. — Les résultats obtenus ne sont que des ordres de grandeur mais ils ont une valeur indicative. Etant donné la grande diversité des espèces, il nous était difficile d'entreprendre des comptages sur une plus vaste échelle et nous nous sommes limités à cette série d'estimations préliminaires qui nous permettent une première évaluation numérique de la production primaire utilisable par les Primates dans la forêt de Barro Colorado (Tableau IV).

Il est intéressant de noter que les chiffres de production par mètre carré de couverture de ces espèces sauvages sont souvent très proches de ce que l'on trouve chez les espèces fruitières sélectionnées cultivées en Europe. Nous avons, par exemple, calculé par les mêmes méthodes la production d'un cerisier de la région parisienne en juillet 1968. Un arbre couvrant 60 m² a donné au minimum 70 kg de fruits (environ 10 000), ce qui correspond à 60 kg de pulpe. Ceci est analogue à la production du *Spondias* (1 kg par m²). Un tel chiffre peut être dépassé, mais pas notablement. Un pommier de plein vent, couvrant une surface plus vaste, peut produire annuellement jusqu'à 400 kg de pommes.

La sélection des fruits comestibles pour l'homme s'est opérée sur la masse totale du fruit, mais aussi sur les proportions entre la pulpe et la partie servant à la reproduction. Pour la cerise, dans l'exemple cité, l'endocarpe formant le noyau est très réduit ; un fruit de 7 g possède 6 g de chair comestible. Au contraire, pour presque toutes les espèces de forêt tropicale que nous mentionnons, la partie servant à la reproduction pèse à peu près autant que la chair ayant un rôle dans la dissémination (Tableau V).

Certaines espèces ont cependant tendance à développer davantage la partie comestible et ce sont précisément ces végé-

taux qui sont les plus favorisés par la dispersion effectuée par les animaux, comme on le verra plus loin. Ceux-ci exerceraient donc une pression de sélection fort importante, que l'on peut comparer à la sélection artificielle effectuée par l'Homme. Chez *Spondias Mombin*, on trouve des arbres portant des fruits de tailles très différentes. Chacun d'eux pourrait représenter une race, traduisant une espèce en pleine évolution. Il est bien évident que la « race » ayant le plus de chair comestible serait très favorisée dans sa dispersion par les animaux.

Dans le cas des palmiers, où d'autres facteurs interviennent pour la dissémination des graines, la quantité de matière comestible est beaucoup moindre. Il en est de même pour l'Almendro *Dipteryx panamensis*, où nous n'avons pu extraire que 25 g de pulpe comestible pour 240 g (12 fruits). Dans ces derniers cas ce sont les rongeurs qui interviennent ; ils stockent les graines, et les oublient fréquemment en des endroits où elles germeront (N. Smythe, 1968).

TABLEAU V
POIDS DE LA CHAIR ET DE LA GRAINE DE QUELQUES FRUITS.

ESPECES	Nombre de fruits étudiés	Poids de la chair comestible (en g)	Poids de la graine (en g)
<i>Trichilia cipo</i>	20	6,0 (arille)	6,3
<i>Perebea xanthochyma</i> ..	40	26,0	25,5
<i>Genipa americana</i>	1	17,9	11,7
<i>Zanthoxylum</i> sp.	20	1,3	0,7
<i>Inga</i> sp.	6	3,2	4,7
<i>Eugenia purpurea</i>	4	11,5	7,0
<i>Doliocarpus</i> sp.	20	13,5	6,4
Fruits indéterminés mangés par <i>Saguinus</i>	6	0,7	0,7

LES PRIMATES, LEUR ALIMENTATION ET LEURS PRINCIPALES ACTIONS SUR LES VÉGÉTAUX.

Les cinq espèces de Primates de l'île de Barro Colorado ont été régulièrement observées, à tour de rôle, pendant notre séjour (novembre 1966 à janvier 1968). Les résultats que nous rapportons sur leur régime alimentaire sont basés le plus souvent sur des observations directes. Les groupes furent suivis à la jumelle aussi longtemps que le contact était possible. Une part de ce travail de terrain a été faite en coopération avec des zoologistes intéressés par d'autres aspects du comportement des Primates J.R. Oppenheimer, D. Chivers et C.C. Smith. Nous mentionnerons dans ce travail certaines de leurs observations originales.

Des exemplaires de chaque espèce ont été abattus en dehors de la réserve, pour une étude d'anatomie et d'histologie comparées du tractus digestif que nous poursuivons par ailleurs. Ces spécimens nous ont fourni une série de contenus stomacaux et intestinaux dont la composition nous a permis de recouper nos observations de terrain.

Pour préciser le régime alimentaire, tous les échantillons botaniques ont été collectés dans l'état même où les choisissaient les Primates. Cela a souvent exigé l'escalade des arbres pour obtenir un bon matériel. Nous avons fixé et préservé la plupart de ces échantillons en vue d'analyses biochimiques ultérieures. Ces dernières nous ont paru utiles pour préciser la ration alimentaire de ces espèces, en particulier quant à sa valeur énergétique et sa richesse en certains facteurs « plastiques » ; cela pourrait expliquer quelques choix très spécifiques.

La systématique adoptée ici est basée sur Hershkovitz (1958 et 1966) pour les genres ; les noms d'espèces et de sous-espèces sont ceux qu'utilise Hill (1950, 1960 et 1962).

1. — LE HURLEUR A MANTEAU.

Alouatta palliata æquatorialis.

C'est le plus gros des singes du Nouveau Monde (7 à 8 kg), entièrement noir avec les flancs marqués de roux. Sa queue préhensile lui permet de se déplacer dans la haute futaie en passant d'une branche à l'autre sans presque jamais se dessaisir d'un point d'appui.

Quelques aspects du comportement. — On ne saurait manquer d'évoquer le nom de Carpenter à propos de cette espèce. Les premières études de terrain qu'il a entreprises dès la fin de l'année 1931, sur l'île de Barro Colorado, ont permis de définir la structure sociale des groupes.



Fig. 8. — *Alouatta palliata*, mâle adulte défendant le groupe contre l'approche d'un élément étranger (il s'agit ici du photographe localisé dans l'arbre voisin, auquel il fait face).

Aucune hiérarchie nette n'existe parmi les mâles qui coopèrent tous à la défense du « clan ». Celui-ci composé de 15 à 20 individus habite un domaine vital défini, qu'il défend contre les intrusions de ses congénères. Les hurlements caractéristiques, qui ressemblent souvent à un puissant aboiement ont une fonction d'avertissement territorial (fig. 8). Les déplacements du groupe sont très lents et ne dépassent guère quelques centaines de mètres par jour. Les hurleurs sont alors en file et empruntent tous les mêmes passages sur une route aérienne toujours située dans le feuillage des grands arbres. Ils ne descendent jamais de cette strate supérieure de la forêt dans laquelle ils trouvent toute la nourriture dont ils ont besoin. Une bonne partie de leur temps est consacrée à une longue sieste, chacun des *Alouatta* prenant position sur les grosses branches des arbres où il a trouvé sa nourriture.

Régime alimentaire. — Le régime est caractérisé par la présence de feuillage en quantité importante (jusqu'à 50 % en poids). L'*Alouatta* est le seul platyrrhinien capable de digérer ce type d'alimentation, comparable à celui des *Colobidæ* de l'Ancien Monde ; mais, contrairement aux Colobes qui s'y sont adaptés en développant un estomac très complexe, le Hurleur a conservé un tractus digestif dont la morphologie est plus « classique » (1). C'est au niveau du cæcum et du côlon très développés en volume et en surface muqueuse que peuvent s'opérer des fermentations.

Outre nos observations périodiques sur la qualité des aliments consommés par les hurleurs, nous avons tenté de préciser la *quantité de nourriture prélevée par un individu au cours de sa période d'activité*. Pour ce faire, nous avons suivi un groupe pendant 12 ou 14 heures consécutives en notant le nombre de fruits ou de « bouchées » de feuilles mangées. Les poids étaient calculés à posteriori, par pesée de fruits et de feuilles témoins. Bien entendu, un même individu ne pouvait être suivi à la jumelle pendant toute la journée et les chiffres qui suivent indiquent des *moyennes de consommation individuelle* pour l'ensemble d'un même groupe.

En voici deux exemples :

(1) Notre travail en cours sur la cytologie comparée du tube digestif montre que la ressemblance n'est, en fait, que très superficielle. La « bordure en brosse » des entérocytes de l'*Alouatta* présente des aspects jamais observés chez d'autres Primates, ni même, semble-t-il, chez d'autres mammifères (les microvillosités sont anastomosées au niveau du duodénum).

12 juin 1967, de 5 h. 38 à 18 h. 50 (CHIVERS et HLADIK)

10 g de boutons floraux d' <i>Apeiba aspera</i>		20 g de feuilles et bourgeons de <i>Ficus</i>
50 g de figes immatures		40 g de feuilles de <i>Poulsenia</i>
200 g de fruit de <i>Cecropia peltata</i>		30 g de feuilles de <i>Cecropia</i>
5 g de <i>Perebea</i>		140 g de jeunes feuilles de légumineuse
500 g de <i>Ficus tonduzii</i>		150 g de jeunes feuilles de <i>Quararibea</i>
<hr/>		<hr/>
765 g de fruits et fleurs	+	380 g de feuilles et bourgeons

9 novembre 1967, de 5 h 52 à 18 h 21 (SMITH et HLADIK)

200 g de <i>Ficus insipida</i> mûr		150 g de feuilles de jeune légumineuse
200 g id.		120 g de bourgeons de <i>Platypodium</i>
75 g id.		250 g de feuilles de <i>Protium</i>
75 g id.		150 g de bourgeons de <i>Ficus insipida</i>
<hr/>		<hr/>
550 g de fruits	+	670 g de feuilles et bourgeons

Sur un diagramme comparatif (diététogramme de la fig. 20 A) nous avons récapitulé l'ensemble des résultats apportés par ce type d'observations (46 journées réparties sur l'année, dont 12 pendant lesquelles les observations ont été poursuivies pendant plus de 10 heures), complétées par l'analyse des contenus stomacaux et intestinaux de 3 spécimens. Les proportions globales correspondent à une moyenne de 40 % de feuillage et de pousses et 60 % de fruits.

On peut inclure dans une liste de longueur limitée les espèces végétales formant au moins 80 % du total de la matière ingérée.

Ce sont :

<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Dipteryx panamensis</i>	<i>Cecropia</i> spp.
<i>Spondias Monbin</i>	<i>Inga</i> spp.	<i>Ficus</i> spp.
<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Platypodium maxonianum</i>	<i>Perebea xanthochyma</i>
<i>Quararibea asterolepis</i>	<i>Brosimum bernadettae</i>	<i>Virola panamensis</i>

Les divers *Ficus*, et en particulier *F. insipida*, jouent un rôle primordial dans l'alimentation du Hurlleur (plus de 50 % en biomasse sur la totalité des relevés quantitatifs ; l'un des contenus stomacaux renfermait 100 % de fruits immatures). Les *Ficus* fournissent, on l'a vu, des fruits murs plusieurs fois par an et avec des cycles qui sont complémentaires. De plus, le « fruit » immature est également fort apprécié (il s'agit en fait d'une inflorescence refermée sur elle-même, charnue et riche en latex). Aucun autre Mammifère de Barro Colorado ne semble apprécier la fige sous cette forme immature, et c'est là sans doute une des plus importantes caractéristiques de l'adaptation alimentaire de l'*Alouatta*, à rapprocher de sa possibilité de se nourrir de feuilles coriaces. Les figes contiennent en outre des insectes en quantité non négligeable : quelquefois une centaine de *Blastophaga* ou une dizaine de grosses larves (de Diptères?). Vu la grande



Fig. 9. — *Alouatta palliata*, femelle adulte mâchant les feuilles les plus coriaces du *Ficus insipida*.

quantité ingérée régulièrement, il s'agit là d'un complément en acides aminés pouvant compenser certaines déficiences de ce régime (1). Les *Ficus* fournissent également des feuilles très appréciées des hurleurs (fig. 9) et ils portent toujours des bourgeons terminaux de grande taille, en croissance presque permanente. Ajoutons une observation faite dans l'Ouest de l'Etat de Panama (Province de Chiriqui) en février 1967 : 15 Hurleurs d'un « clan » étaient regroupés sur un *Ficus* sp. (forme « étrangleur ») et se sont nourris pendant deux jours de feuilles, de bourgeons et de petites figes immatures. Au dire de témoins, ils étaient dans cet arbre déjà depuis quelques jours. L'arbre était très isolé dans une zone défrichée, et les animaux ne pouvaient guère en bouger sans descendre à terre ; or, ces singes ne s'y résolvent que très difficilement (même lorsqu'il s'agit d'aller ramasser un jeune

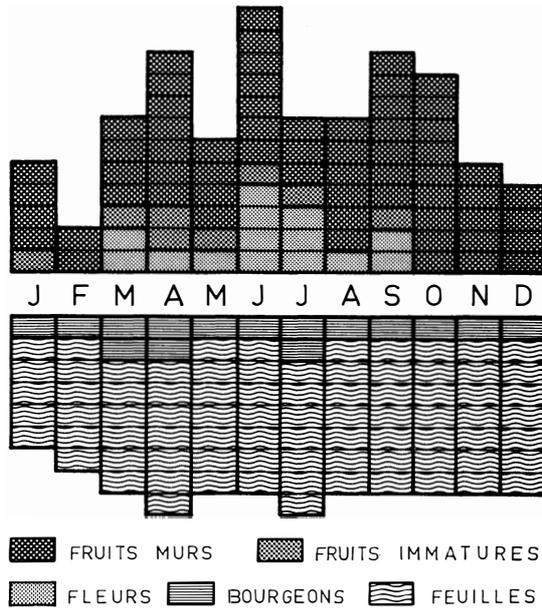


Fig. 10. — Nombre d'espèces végétales productrices d'aliments pour le Hurleur *Alouatta palliata* aux divers mois de l'année. Ce diagramme ne concerne que les espèces figurant sur le Tableau I. Le nombre de symboles dans les colonnes correspondant aux mois de l'année 1967 est égal au nombre d'espèces productrices.

(1) Les premiers résultats des analyses de nos échantillons semblent montrer, dans le fruit des *Ficus*, une teneur assez élevée en matières azotées (par exemple : 7,3 % du résidu sec insoluble à l'alcool, pour *Ficus tonduzii*). Le fractionnement des acides aminés est en cours.

Dans son traité sur les Plantes Alimentaires de l'Ouest Africain, Busson (1965) signale de même une très forte teneur en protides dans les feuilles d'un *Ficus* : 10,7 % du poids sec.

tombé au sol). Une semaine plus tard, le même groupe était toujours sur le même arbre dont la quantité de feuilles et de bourgeons disponibles avait alors assez notablement diminué.

Disponibilité en nourriture au cours du cycle saisonnier. — La figure 10 dérive du tableau I, mais concerne uniquement les espèces végétales utilisées par les hurleurs mentionnées dans notre liste-échantillon. Le nombre d'espèces en fructification présente les maximums caractéristiques de la figure 2, en fin de saison sèche et avant la fin de la saison humide, suivis ensuite d'une nette décroissance. Par contre, nous pouvons remarquer la grande régularité de production en feuilles et bourgeons avec une seule période de décroissance correspondant au début de la saison sèche.

Nous venons de remarquer l'importance primordiale jouée par le genre *Ficus*. Il constitue une masse de nourriture disponible à tous moments de l'année, puisque les fruits immatures aussi bien que les fruits mûrs sont mangés par les Hurleurs. Et la complémentarité des cycles, même si elle n'est pas encore clairement démontrée pour chaque espèce, l'est au moins, en pratique, pour le genre : sur le Tableau I, on peut voir qu'en tous les mois de l'année 1967 il y a des fruits de *Ficus* disponibles dans la zone étudiée.

Une autre Moraceæ joue un rôle remarquable à cause de la longue durée de son cycle de fructification, c'est *Brosimum bernadettæ*.

Par contre, le genre *Cecropia*, toujours mentionné par les observateurs travaillant dans la clairière, nous est apparu comme ayant une importance quantitative beaucoup moindre. Ses larges feuilles disponibles en toutes saisons et ses boutons floraux sont autant appréciés que ses fruits. Les fourmis toujours présentes sur les feuilles pourraient constituer un apport protéique, mais d'importance très limitée.

Les Leguminosæ constituent l'autre partie importante du régime des Hurleurs. Les feuilles et les bourgeons sont surtout consommés et nous avons observé ces singes mangeant le feuillage de nombreuses espèces (beaucoup, non identifiées, ne figurent pas au Tableau I) dont les périodes d'apparition des feuilles nouvelles se suivent au fil des mois. Le genre *Platypodium* est le plus abondamment utilisé. C.C. Smith (comm. pers.) qui a récemment établi le « budget d'utilisation du temps » pour un *Alouatta* pendant la saison sèche de 1968, trouve une durée comparable pour l'utilisation des fruits et pour celle des feuilles (environ 20 heures d'observations pour chaque) ; environ le tiers du temps utilisé à manger des feuilles est passé sur le *Platypodium*.

Carpenter (1934) mentionne de son côté une longue liste de plantes utilisées par les Hurleurs, dont certaines espèces d'im-

portance qui ne figurent pas sur notre tableau I. Cette liste est la suivante :

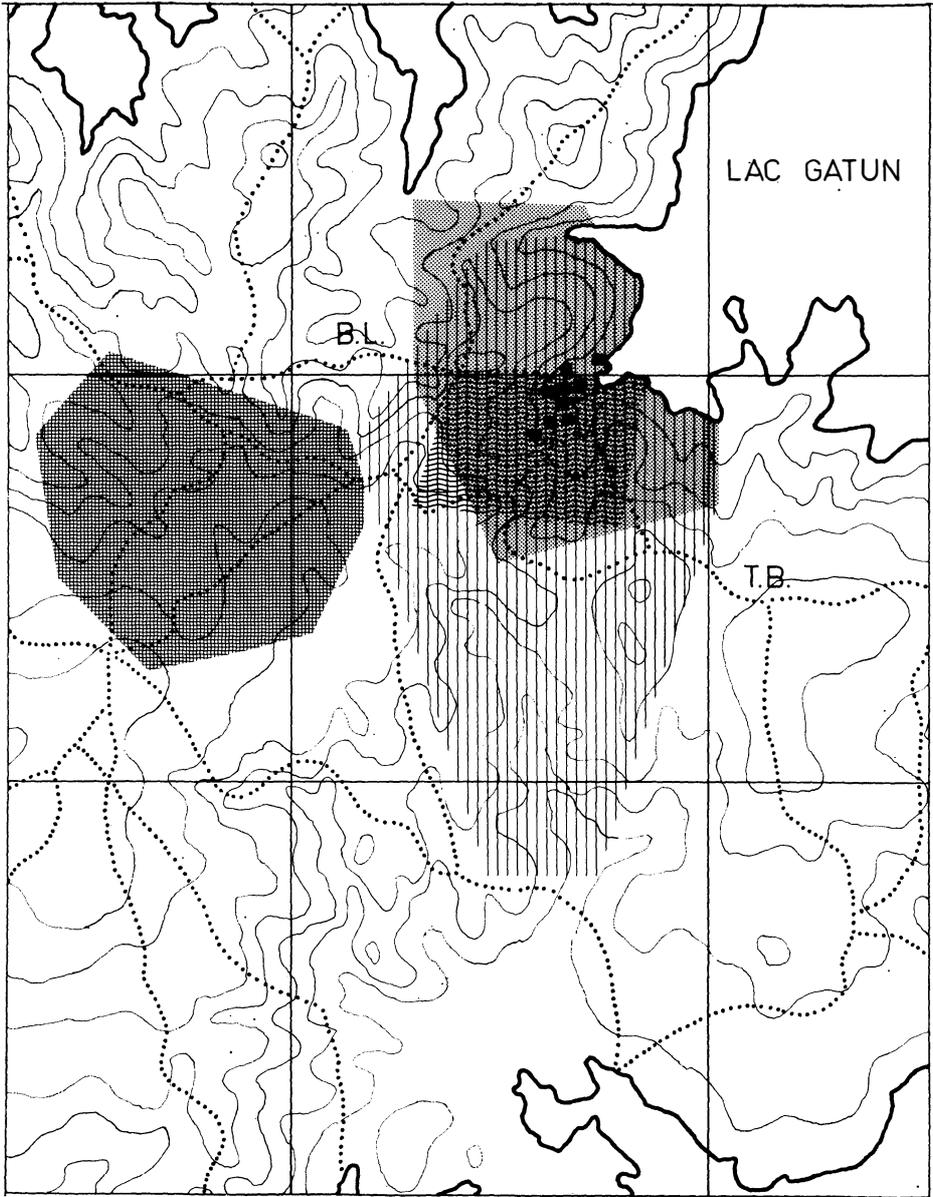
Annonaceæ : *Guatteria amplifolia*, feuilles, fleurs, fruits (ech. A. Hladik n° 18).

Araliaceæ : *Didymopanax morototoni*, bourgeons et jeunes feuilles (nos échantillons : 14, 309 et autres). La principale poussée a lieu après la chute des fruits, en mars et avril ; nous avons également observé les hurleurs sur ces arbres assez communs, mais aucune activité alimentaire n'a été notée.



Fig. 11. — Femelle et deux juvéniles du groupe GC de Hurleurs, en progression lente dans la haute futaie.

Bignoniaceæ : *Arrabidaea pachycalyx*, feuilles et fleurs ; *Tabebuia guayacan*, fleurs et feuilles ; *T. pentaphylla*, fleurs et bourgeons. Les *Tabebuia* ont des périodes de floraison particulières. Le « guayacan », à remarquables fleurs jaunes, annonce, dit-on, la



 ALOUATTA

 ATELES

 CEBUS

 NASUA

fin de la saison sèche lorsque ses fleurs paraissent pour la troisième fois.

Bombacaceæ : *Bombax barrigon*, fleurs ; *Cavanillesia platanifolia*, fleurs ? Ces arbres à fleurs volumineuses sont assez communs ; nous n'avons pas eu l'occasion d'y observer les hurleurs.

Euphorbiaceæ : *Hieronyma alchorneoides*, bourgeons et fruits (arbre assez commun).

Guttiferæ : *Calophyllum longifolium*, feuilles ; fruits (?) (arbre assez commun à feuilles très coriaces de forme particulière).

Leguminosæ : *Diphyssa robinoïdes*, fleurs et bourgeons ; *Platymiscium polystachium*, feuilles et fleurs (correspondent probablement à des échantillons incomplets que nous n'avons pas pu déterminer).

Malpigiaceæ : *Stigmaphyllon Humboldtianum*, feuilles et fleurs. (C'est une liane.)

Sapindaceæ : *Paulinia Bayleyi*, feuilles. Ce genre comporte beaucoup de lianes communes dont nous avons trouvé des échantillons cassés sans doute par les hurleurs.

Tiliaceæ : *Apeiba aspera*, feuilles ; *Belotia panamensis* (= *Trichospermum panamensis*), feuilles (Ech. n° 60).

Verbenaceæ : *Petræa volubilis*, fleurs (liane commune).

L'adjonction de ces 16 espèces à la liste correspondant à nos observations plus récentes (tableau I), ne semble pas changer notablement le diagramme de disponibilité au cours des cycles saisonniers.

Disponibilité de la nourriture sur le territoire. — Un groupe de hurleurs a été particulièrement suivi au cours de nos observations parce qu'il évoluait à proximité du laboratoire (fig. 11). Il était identifiable grâce à la présence d'un vieux mâle portant une large cicatrice à la lèvre inférieure et baptisé « gueule cassée ».

Le territoire utilisé par ce « clan » est délimité sur la figure 12, d'après les plus récentes observations de C.C. Smith (avril-juin 1968) qui a noté les points extrêmes de progression. Sa superficie totale équivaut à celle d'un rectangle de 400 × 600 m soit 25 ha environ. Mais on doit remarquer que ce territoire chevauche par-

Fig. 12. ci-contre — Identification et comparaison des territoires et domaines vitaux utilisés par les trois espèces de Primates les plus fréquentes autour du Laboratoire de Barro Colorado (Carte de base : Institut de Géographie de Panama ; 1964 ; carroyage kilométrique). Les données de J.F. EISENBERG (1966) sur le domaine vital des Atèles *Ateles geoffroyi*, ont été complétées par nos observations. Le territoire des Hurleurs, *Alouatta palliata*, est délimité d'après les données communiquées par C.C. SMITH (1968) et nos observations. Celui du Sajou, *Cebus capucinus*, correspond aux observations publiées par J.-R. OPPENHEIMER (1968). Nous ajoutons, à titre comparatif, les limites du domaine vital utilisé par une bande de Coatis *Nasua narica* (bande 4) telles qu'elles ont été définies par J.H. KAUFMANN (1962). Deux bandes voisines (bandes 1 et 3) auraient leurs domaines vitaux superposés à la partie commune aux trois territoires de Primates. (Les Coatis sont en concurrence partielle avec ces Primates.)

tiellement ceux des « clans » voisins. Il est donc préférable de calculer la surface correspondant à l'ensemble de végétation disponible pour l'alimentation des hurleurs du groupe GC, en tenant compte de cette remarque — et aussi du fait que nous avons observé ce groupe plus fréquemment, en 1967, dans une zone délimitée par Donato Trail, Thomas Barbour Trail, et assez modérément au-delà de Snyder Molino Trail. La surface exploitée serait donc comprise entre 15 ha et 20 ha.

Le groupe GC est peu nombreux : 10 individus (3 mâles adultes, 4 femelles adultes et 3 juvéniles en 1967) ; au dernier comptage de C.C. Smith en juillet 1968, l'effectif était passé à 13 individus. Il s'agit donc d'un petit groupe par rapport à la moyenne. D'après les chiffres mentionnés, on peut admettre que chaque individu demande 1 kg par jour de nourriture brute (soit 10 kg par jour pour le groupe, en 1967).

Or sur le territoire exploité par ces hurleurs, les seuls fruits de *Spondias* produisent une centaine de tonnes de chair comestible ! Il est évident que cette énorme production, limitée seulement à deux mois de l'année, n'a pas un intérêt vital pour l'*Alouatta*. Bien que tous les autres Mammifères recherchent et apprécient aussi ces fruits, la plus grande partie en est perdue ; elle fermente sur place, en répandant une odeur éthérée qui attire les consommateurs. On peut donc admettre que pendant la fructification des *Spondias*, il y a surproduction temporaire d'aliments. Il en est de même pour l'Almendro (*Dypterix panamensis*), comme l'a mentionné Chapman et de nombreux auteurs.

Les *Ficus* sont les végétaux producteurs les plus importants pour l'*Alouatta* : sur le territoire en question ils produisent un minimum annuel de 10 tonnes de fruits (chiffre probablement très inférieur à la réalité, étant donné la méthode de calcul). Il y a donc largement de quoi nourrir une population de hurleurs trois fois plus importante, puisque les fruits peuvent même être cueillis immatures en toute période de l'année. Mais les « figes » sont plus recherchées quand elles sont mûres et seule une faible partie de la production est effectivement utilisée. Là encore, les autres Mammifères, Primates ou non, interviennent pour utiliser ces fruits, sans jamais les épuiser.

La production en feuilles des *Ficus* serait également à considérer, mais nous n'avons pas pu en estimer l'importance. De toute façon le groupe GC n'en mange qu'une quantité inférieure à une tonne par an.

Nous pensons donc pouvoir conclure que, sous l'angle alimentaire, le territoire en question pourrait abriter un nombre beaucoup plus grand de hurleurs si l'on ne tient compte que de la production moyenne annuelle.

Mais les fruits de certains arbres peu abondants pourraient

avoir également de l'importance dans l'alimentation des hurleurs. Si cette hypothèse s'avérait exacte, la dispersion irrégulière de ces arbres ferait apparaître, les années de faible production, des espaces limités où la quantité d'aliments disponibles serait presque nulle. De tels points de moindre production peuvent coïncider avec un territoire peu étendu, comme celui où le groupe G.C. est maintenu par la pression des clans voisins. Il est donc probable qu'avec une densité de Hurleurs plus grande, la structure sociale écologiquement la mieux adaptée serait un groupe plus nombreux cantonné sur un territoire de plus de 20 hectares. Les « clans » comptent d'ailleurs un effectif moyen généralement supérieur à celui du groupe que nous avons observé.

Il n'en demeure pas moins qu'une troupe de ces singes peut vivre en permanence sur une surface de forêt très restreinte, de l'ordre de 1 ha par individu. Un exemple nous en a été fourni par un correspondant habitant la zone frontalière entre le Panama et le Costa-Rica. Lors du défrichement de la forêt, une petite parcelle d'une dizaine d'hectares avait été préservée au milieu des prairies et des cultures. Le noyau initial d'un groupe de hurleurs, formé de quelques individus seulement s'est trouvé « emprisonné » dans ce bosquet qu'il ne pouvait plus quitter sans descendre au sol. En une dizaine d'année, ce groupe s'est régulièrement accru d'au moins un individu par an, sans aucun échange avec les forêts environnantes. Ce petit territoire isolé est maintenant occupé par un « clan » d'une quinzaine d'individus.

Action sur la végétation. — Nous avons mentionné l'exemple particulier d'un groupe de hurleurs demeurant plus de 8 jours sur le même *Ficus*. La plupart des figes immatures sont alors détruites ainsi qu'une partie importante du feuillage. Quelques rameaux sont également cassés lorsque les *Alouatta* cueillent des fruits situés à l'extrémité des branches, hors d'atteinte de leur bouche dans laquelle ils ne font qu'attirer d'un geste de la main le rameau couvert de fruits, lorsqu'il se trouve à leur portée. Le mode de croissance du *Ficus*, qui forme constamment des feuilles nouvelles sur les apex, est une bonne compensation de cette attaque constante qui n'atteint qu'exceptionnellement le degré d'intensité montré par l'exemple cité. La grande production en figes régulièrement dispersées sur tous les rameaux compense aussi les destructions partielles causées par les hurleurs sur les fruits immatures.

Nous avons aussi observé un *Cecropia* dans la clairière dont toutes les feuilles avaient été détruites par un groupe de hurleurs. De telles destructions qui arrêtent la croissance d'un arbre sont cependant fort rares.

L'action des hurleurs sur la végétation se manifeste surtout d'une autre façon, positive celle-là. Ils dispersent par endozoochorie les graines des genres *Ficus*, *Spondias*, *Virola*, *Quararibea*,

Doliocarpus, *Trichilia*, *Zanthoxylum*, etc... (Tableau I et fig. 32). Cette action est indéniable mais faible par rapport à celles des autres Primates, car l'*Alouatta* a des déplacements très limités. Les peuplements denses et localisés de *Ficus* peuvent cependant s'expliquer de cette façon.

2. — L'ATÈLE ROUX DE GEOFFROY *Ateles geoffroyi panamensis*

Cette espèce a été récemment introduite à Barro Colorado où elle avait dû exister autrefois.

Quelques aspects du comportement. — Une étude a été réalisée par Eisenberg et Kuehn (1966) sur le comportement des Atèles, et beaucoup des observations rapportées dans ce mémoire ont été faites à Barro Colorado. Ces Platyrrhiniens de grande taille possèdent une longue queue par laquelle ils peuvent se suspendre tête en bas (d'où leur nom de singes-araignées). Avec leurs longs membres antérieurs et leurs mains démunies de pouces, ils sont un exemple parfait du type de locomotion « suspendu » et sont adaptés à la haute futaie dans laquelle ils peuvent faire d'immenses bonds. Pourtant, on les voit fréquemment à terre autour du laboratoire. Ils sont en effet devenus très familiers et viennent tenter de dérober de la nourriture à la Station. En forêt, le groupe se disperse dans la haute futaie.

La cohésion d'un groupe social d'*Ateles* est moins forte que celle des hurleurs. Cependant les femelles et les jeunes peuvent former un petit ensemble cohérent. Dans le groupe existe une certaine hiérarchie entre les individus, mais celle-ci est beaucoup moins stricte que chez les macaques ou les babouins. Les mâles adultes ne sont pas le centre de l'activité sociale. Une large tolérance entre les individus permet la formation de grandes troupes peu organisées, où les seules unités cohérentes sont des sous-groupes de femelles avec leurs nouveaux-nés et les juvéniles. Le comportement territorial semble peu développé ; dans les régions où ces « singes-araignées » ont été observés en grand nombre, il y a une superposition des domaines vitaux des groupes voisins (Carpenter, 1935).

Régime et comportement alimentaire. — Comme dans le cas précédent, nos observations sur l'alimentation des Atèles ont été faites en suivant le groupe dans ses déplacements.

La caractéristique la plus nette du régime alimentaire de ce singe est la grande proportion de fruits mûrs qu'ils consomment. Les feuilles et les bourgeons de plusieurs végétaux sont également régulièrement consommés mais forment une proportion du régime beaucoup moindre que chez le hurleur. L'espèce la plus recherchée

est *Poulsenia armata* (Moraceæ) dont les jeunes feuilles aux épines encore tendres sont particulièrement appréciées. Aucun aliment d'origine animale ne semble être recherché (1).

Voici deux exemples des renseignements obtenus par observation directe (poids calculés par comparaison avec des échantillons équivalents) :

17 avril 1967, de 8 h 20 à 13 h 45 :

5 g de fruits de <i>Mouriria</i>	20 g de feuilles de <i>Poulsenia</i>
60 g de pulpe d' <i>Astrocaryum</i>	120 g de feuilles d' <i>Olmedia</i>
5 g de fruits non identifiés	5 g d'écorce
300 g de fruits de <i>Cecropia peltata</i>	30 g de bourgeons de <i>Cecropia</i>
10 g de fruits de <i>Miconia</i>	
-----	-----
380 g de fruits divers	175 g de feuilles et bourgeons + quelques tiques (moins de 1 g)

18 octobre 1967, de 8 h 40 à 16 h 08

400 g de Goyaves (<i>Psidium</i>)	10 g de feuilles de liane indéterminée
10 g de fruits indéterminés	30 g de feuilles de <i>Poulsenia</i>
20 g de fruits de <i>Doliocarpus</i>	15 g de feuilles d' <i>Olmedia</i>
5 g de pulpe du jeune fruit d'Almendro (<i>Dipteryx</i>)	10 g d'écorce et de bourgeons d'une liane indéterminée.
2 g d'arilles de <i>Trichilia</i>	-----
60 g de pulpe du fruit + d' <i>Astrocaryum</i>	65 g de feuilles et de bourgeons
30 g de jus des figues de <i>Ficus insipida</i> « long bec »	30 g de fruit (surtout Papaye) 50 g de pain pris dans les cages d'élevage.
-----	-----
527 g de fruits ou de leurs extraits +	80 g de nourriture « artificielle »

Le *diétéogramme* traduisant les proportions de chaque catégorie d'aliments absorbés (fig. 20-B) a été établi en additionnant l'ensemble des périodes de 2 à 10 heures d'observation réalisées pendant 26 journées réparties au cours de l'année. Nous obtenons un pourcentage global de 20 % de feuillage et de pousses et de 80 % de fruits ou de leurs extraits.

La liste suivante englobe les espèces qui, à elles seules, représentent plus de 80 % de toute la matière alimentaire utilisée (en dehors de la nourriture « artificielle » dérobée) :

<i>Mangifera indica</i>	<i>Inga</i> spp.	<i>Psidium guajava</i>
<i>Spondias monbin</i>	<i>Trichilia cipo</i>	<i>Astrocaryum standleyanum</i>
<i>Annona spraguei</i>	<i>Cecropia</i> spp.	<i>Socratea durissima</i>
<i>Quararibea asterolepis</i>	<i>Ficus</i> spp.	<i>Tocoyena pittieri</i>
<i>Doliocarpus</i> sp.	<i>Poulsenia armata</i>	<i>Citrus</i> sp.
<i>Dipteryx panamensis</i>	<i>Virola panamensis</i>	<i>Chrysophyllum cainito</i>

(1) Il se peut que la nourriture artificielle que les Atèles arrivent à dérober puissent provoquer des changements dans leur comportement. La seule matière animale que nous leur avons vu prélever dans la nature consiste en quelques acariens collectés lors du grooming.

Le deuxième exemple cité montre une tendance, pour l'*Ateles*, à rechercher les aliments les plus « riches » : *Psidium*, *Astrocarpum*, *Ficus*, etc, auxquels il consacre la plus grande partie de ses heures de recherche alimentaire. Il ne prend, au cours de ses déplacements, que de faibles quantités des autres aliments disponibles. Cette recherche des aliments riches explique peut-être la propension de ce singe à exploiter la présence de ressources « artificielles » (nourriture déposée dans des cages d'élevage dispersées dans la forêt).

Un tel comportement n'existe pas chez les *Cebus capucinus* qui exploitent un nombre d'espèces beaucoup plus grand. L'Atèle se différencie aussi du Hurlleur par sa façon d'utiliser les fruits du *Ficus*. Il n'en retient que le jus qu'il suce en mâchant la figue, recrachée dans sa main à plusieurs reprises et remâchée. Après avoir extrait environ 1 g de jus sucré, il laisse tomber au sol la pulpe du fruit pressé contenant presque toutes les graines. Des feuilles de *Cecropia*, il ne mange souvent que le pétiole qu'il casse et qu'il épluche soigneusement avant de le croquer.

La cueillette des fruits sur le palmier *Astrocaryum Standleyanum* représente une performance spectaculaire. Comme il est impossible de grimper le long du tronc, bardé de longues épines implantées en direction du sol, l'Atèle se déplace en se suspendant aux pennes des feuilles du palmier, dont il saisit un nombre assez important pour supporter son poids. Il ne peut pas s'accrocher à la nervure principale qui est également bardée de longues épines acérées. Le singe parvient ainsi près du spadice porteur des fruits, après avoir évolué sous la grande feuille du palmier, et il reste accroché au bout des pennes pendant la cueillette.

La pulpe aqueuse contenue dans le mésocarpe fibreux des fruits d'*Astrocaryum* est consommée en large quantité. Il s'agit là d'un choix très précis, car les fruits de l'autre palmier commun, le *Scheelea zonensis*, ne sont jamais touchés alors qu'ils se trouvent à portée de main.

Un comportement encore plus remarquable concerne l'utilisation des fruits de *Tocoyena pittieri* (Rubiaceæ). Ces gros fruits piriformes possèdent un épais péricarpe vert très résistant. Un Atèle attaque le fruit alors qu'il est encore dans l'arbre, suspendu au bout d'un pédoncule résistant. En mordant le fruit avec ses incisives et ses canines, il arrive à percer en quelques minutes un trou circulaire dans la coque protectrice. Il atteint le centre où les graines sont enrobées dans une chair encore très dure et peu sucrée. Il laisse alors en place, au bout de son pédoncule, le fruit ainsi ouvert dont il ne semble pas apprécier le goût. Un ou deux jours plus tard, revenant sur le même arbre, il passe sa main dans le trou et sort de l'intérieur du fruit une pulpe ramollie, extrêmement sucrée et poisseuse, comme de la confiture. Il la mange jusqu'à la dernière bouchée, en raclant soigneusement

de ses longs doigts tout l'intérieur du fruit. La coque vidée de son contenu reste souvent en place, au bout de son pédoncule que l'Atèle n'a pas cherché à casser.

La plupart des graines de *Tocoyena*, qui étaient mêlées à cette « confiture » extraite du fruit, ont été recrachées sur place par le singe.

Il est évidemment peu probable que l'ouverture du fruit soit effectuée par l'animal en vue de pouvoir récolter la « confiture » quelques jours plus tard ; et le bénéficiaire de l'opération doit souvent être un autre animal du groupe. Mais, alors que la maturation normale est très longue et que des fruits seraient perdus dans ce cas, les coups de dent d'essai, en mutilant le fruit,



Fig. 13. — *Ateles geoffroyi*, femelle adulte buvant l'eau accumulée au creux d'un bambou (la sève de ce tronc fraîchement coupé est peut-être mélangée à l'eau). Elle boit le liquide coulant sur le pelage du dos de sa main qu'elle plonge et retire de la cavité.

provoquent une maturation accélérée (nous en avons fait l'expérience) et permettent une meilleure utilisation de cette matière nutritive par l'ensemble du groupe d'*Ateles*.

Quelques autres traits particuliers du comportement alimentaire de ce singe découlent de la morphologie de l'animal. Ses longues mains démunies de pouce l'obligent à saisir les fruits en les pinçant entre sa paume et l'ensemble de ses doigts repliés. Les fruits juteux saisis de cette façon, sont mangés lorsque l'ani-



Fig. 14. — *Ateles geoffroyi* attaquant un fruit de *Psidium* (Goyave) encore vert et relativement dur.

mal est pendu par la queue, tête en bas. Ainsi son pelage n'est point souillé de jus sucré. La longue main de l'Atèle lui permet aussi de boire en léchant l'eau qui en découle après l'avoir plongée dans un tronc creux (fig. 13).

L'usage des dents pour attaquer les matériaux durs montre leur importance en tant qu'outil autant que pour la mastication : les plus gros *Inga* dont les gousses sont très résistantes ne peuvent être ouverts par les Sajous, alors que les Atèles s'attaquent de préférence à ces espèces ainsi qu'à d'autres fruits à coque résistante (fig. 14).

Disponibilité de la nourriture au cours du cycle saisonnier. — La figure 15 montre, parmi les espèces mentionnées au Tableau I, celles qui ont une production notable aux différentes périodes de l'année. Le total mensuel d'espèces à produits consommables présente les deux maximums que nous avons déjà mentionnés (fin de saison sèche et milieu de saison des pluies). Mais le cycle de production de l'*Astrocaryum*, étalé sur une longue période,

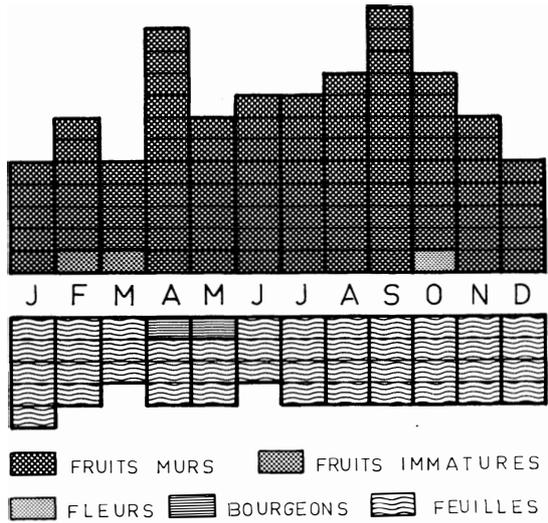


Fig. 15. — Nombre d'espèces végétales productrices d'aliments pour l'Atèle roux *Ateles geoffroyi* aux divers mois de l'année. Ce diagramme ne concerne que les espèces figurant sur le Tableau I. Le nombre de symboles dans les colonnes correspondant aux mois de l'année 1967 est égal au nombre d'espèces productrices.

est presque exactement complémentaire de celui de *Psidium*. Or ces deux végétaux forment la fraction la plus importante des « menus journaliers » des Atèles que nous avons notés. Il existe, malgré tout, quelques périodes de disette relative, notamment en fin de saison humide. Mais la présence de la nourriture « artificielle » que les Atèles, moyennant quelques ruses, arrivent

toujours à dérober dans les élevages du laboratoire, leur permet alors de subsister sans difficulté. Il est probable qu'en l'absence de cette source accessoire de nourriture, la troupe aurait à prospecter une étendue de forêt plus vaste, pour compenser la dispersion de certaines espèces choisies dont ils n'utilisent souvent qu'une partie du fruit mûr.

Dans l'intéressante étude de terrain publiée par Carpenter (1935) sur des Atèles roux vivant près de la frontière du Panama et du Costa-Rica, la liste des végétaux consommés ne contient pratiquement que des espèces identiques ou très proches de celles que nous trouvons à Barro Colorado (dans les genres *Ficus*, *Inga*, *Dipteryx*, *Anacardium*, *Spondias*, *Rheedia*, *Psidium* et *Chrysophyllum*). Cet auteur mentionne en outre le *Gustavia superba* dont nous n'avons pas vu les singes user. Ces fruits dont l'odeur est assez peu attractive, apparaissent à une période où l'*Astrocaryum* et de nombreuses autres espèces sont disponibles à Barro Colorado.

Disponibilité en nourriture dans le domaine vital. — La superficie de forêt utilisée par le groupe d'Atèles roux de Barro Colorado est modérément étendue et ses limites sont assez floues puisqu'il n'est pas nécessaire de la défendre contre d'éventuels intrus de la même espèce. On doit parler dans ce cas, de domaine vital et non pas de territoire. Les groupes observés par Carpenter (1935) dans d'autres forêts de Panama avaient un comportement « semi-nomade », et il n'existait pas non plus de limites territoriales bien tranchées entre eux.

Nous avons tracé les limites de l'aire utilisée, d'après nos observations les plus courantes de la position du groupe d'Atèles (fig. 12). En fait le vieux mâle rayonne souvent beaucoup plus loin, mais toujours isolément. Nous avons également tenu compte des observations publiées par Eisenberg et Kuehn (1966 ; carte p. 51). La surface utilisée mesure environ 40 hectares (1 km de longueur dans sa plus grande dimension) pour 6 individus adultes ou subadultes.

Nous pouvons calculer l'ordre de grandeur de la production d'un des aliments les plus couramment utilisés, les fruits de l'*Astrocaryum standleyanum*. Les chiffres indiqués précédemment aboutissent à une production annuelle de l'ordre d'une tonne de matière comestible (pulpe séparable du mésocarpe) pour 40 hectares. La noix de ce palmier étant disponible sur différents arbres, pendant presque toute l'année, et par ailleurs, les fruits immatures pouvant aussi bien être utilisés (presque entiers avec le liquide remplissant la cavité interne), il s'agit là, on le voit, d'une ressource quasi inépuisable. L'ensemble du groupe ne consomme quotidiennement guère plus d'un demi-kilogramme de cette matière extraite du fruit (100 à 200 kg annuels) et l'Atèle roux

semble être le seul animal à utiliser la pulpe de ces fruits lorsqu'ils sont encore en place sur le palmier.

D'autres espèces sont exploitées beaucoup plus complètement, notamment les goyaves (*Psidium*) provenant surtout des arbres plantés ou favorisés par l'Homme dans la clairière autour du Laboratoire. La consommation peut atteindre 3 à 5 kg de pulpe par jour, pour l'ensemble du groupe, et pratiquement toute la production est absorbée par les Ateles. Nous avons vu que cette production était complémentaire dans le temps de celle des *Astrocaryum*.

Les fruits de *Spondias* et de *Ficus* sont également consommés, mais leur énorme production est très localisée dans le temps (seuls les fruits mûrs des *Ficus*, disponibles pendant quelques jours par cycle, sont recherchés). Ces deux productions restent donc toujours nettement supérieures aux besoins de l'ensemble des animaux qui les utilisent. La production fruitière de *Virola panamensis* ou de *Quararibea asterolepis* est plus étalée dans le temps mais beaucoup moins abondante (car une faible partie, arille ou mésocarpe, est seule utilisée).

Action sur la végétation. — L'*Ateles geoffroyi* s'attaque essentiellement aux fruits mûrs dont il peut avaler une énorme quantité de noyaux, même parmi les plus grosses formes (1). Son action sur la dispersion des semences est donc très importante, en particulier pour les espèces à gros fruits.

3. — LE SAJOU CAPUCIN *Cebus capucinus imitator*

Les troupes de capucins forment des sociétés très actives, toujours en mouvement, dont l'ardeur et l'agressivité contrastent avec la quiétude passive des clans de hurleurs. Le *Cebus capucinus* possède une queue préhensile, mais à un degré moindre que celle de l'*Alouatta* ou de l'*Ateles* dont l'extrémité est très sensible au support qu'elle touche. La queue du Capucin, couverte de poils sur toute sa longueur, lui sert surtout à maintenir son équilibre en s'accrochant à un support supplémentaire. Bien que très agile, ce singe est donc bien moins adapté à la haute futaie que les espèces précédentes et il vit surtout dans la strate inférieure de la forêt, sur les arbustes et les petits arbres, sans compter la grande partie du temps qu'il passe au sol.

Caractéristiques de comportement. — L'étude de la structure sociale des groupes de *Cebus capucinus* vient d'être réalisée, sur

(1) Son estomac, de forme très allongée et repliée sur elle-même, semble adapté à la nécessité d'ingérer de nombreux noyaux afin de digérer la pulpe qui adhère à leur surface.

l'île de Barro Colorado, par J.-R. Oppenheimer (1968), avec lequel nous avons eu le plaisir de pouvoir collaborer dans nos observations sur le comportement alimentaire de cette espèce.

La principale caractéristique du groupe est la dominance d'un individu (qui n'est pas toujours le mâle) sur les autres. C'est ce « leader » qui est le principal défenseur du territoire très vaste que le groupe utilise. Le « grooming » est pratiqué surtout par les femelles, selon un ordre préférentiel en rapport avec la dominance, comme chez beaucoup d'espèces de Primates où la cohésion sociale est importante. Le groupe est en déplacement presque continu : les individus sont alors dispersés sur une grande surface et avancent en maintenant le contact entre eux par des signaux sonores spéciaux. Les regroupements et les arrêts sont de brève durée, sur des arbres où les fruits sont abondants. Lors des quelques minutes de repos que les animaux s'accordent périodiquement, ils restent allongés sur les branches, les pattes pendantes, dans une position de relaxation totale. Il n'y a, dans le territoire des *Cebus*, aucun point fixe où les animaux se retrouvent pour dormir, comme c'est le cas aussi pour l'Atèle et le Hurlleur. L'ensemble du groupe passe la nuit dans l'arbre où il se trouve à la tombée du jour et reprend le lendemain sa longue randonnée interrompue. La grande agressivité de ces Sajous vis-à-vis d'étrangers qui pénètrent dans leur territoire est bien connue. Ils agitent les branches en criant, montrent leurs canines (comportement ritualisé) ou cassent de gros morceaux de bois dont la chute n'est pas sans danger.

Régime et comportement alimentaires. — Une très grande partie du temps que le groupe de *Cebus capucinus* consacre à ces longues randonnées quotidiennes est utilisé pour la recherche d'insectes et de petites proies. La proportion d'aliments d'origine animale que ces Primates arrivent à ingérer est en effet assez importante et s'oppose nettement à ce que nous avons observé chez le Hurlleur et chez l'Atèle.

Mais il est difficile d'estimer correctement les proportions des divers aliments utilisés par le Sajou. Le contact avec le groupe, toujours difficile à établir, ne peut souvent être maintenu que pendant quelques heures de marche ou de course rapides à travers un terrain fort accidenté. C'est pourquoi beaucoup de sorties ont été faites conjointement avec J.R. Oppenheimer, la somme des observations étant mise en commun en fin de journée. Nous avons travaillé principalement sur un groupe dont le territoire touchait la clairière du Laboratoire (groupe A 1, ayant « Spot » comme mâle dominant, dans la nomenclature d'Oppenheimer, 1968). Ce groupe avait déjà été familiarisé à la présence d'un observateur.

Voici quelques exemples d'estimations réalisées :

9 janvier 1967, de 8 h 10 à 13 h 19 (OPPENHEIMER et HLADIK)

5 g de mœlle de <i>Gustavia</i>		50 g de fruits de <i>Ficus</i> n° 83
1 g de mœlle d'une liane		50 g d'extrait de fruit de <i>Ficus</i> n° 84
10 g de pousses de <i>Bactris</i> (Palmier)		4 g de fruit de <i>Faramea</i>
3 g de réceptacles de fruits de		1 g de fruits de <i>Mouriria</i>
<i>Quassia</i>		
2 g de mœlle d'une liane		4 g d'extrait de base de fleur
10 g de pousses d'un palmier		de <i>Clitoria</i>
<hr/>		<hr/>
31 g de végétaux verts	+	109 g de fruits ou d'extrait
		3 g d'une chrysalide de lépidoptère
		2 g de larves d'insectes
		20 g d'insectes divers
		<hr/>
		25 g de proie animales

18 avril 1967, de 7 h 37 à 12 h 35 (OPPENHEIMER et HLADIK)

6 g de tige et mœlle de <i>Gustavia</i>		20 g de fruits de <i>Miconia</i>
2 g de tiges diverses		8 g de fruits de <i>Gustavia</i>
<hr/>		15 g de pulpe du fruit de <i>Scheelea</i>
8 g de végétaux verts		15 g de fruits orangés (<i>Annona</i>
		<i>purpurea</i> ?)
3 g de larves d'un nid de guêpes		7 g de <i>Cordia</i>
7 g d'insectes divers		40 g de fruit du <i>Ficus</i> n° 306
3 g d'une chrysalide		5 g de fruit de <i>Rhedia mairuno</i>
<hr/>		60 g de jus des fruits de <i>Ficus</i>
+ 13 g de proies animales		<i>obustifolia</i>
		<hr/>
		+ 170 g de fruits ou d'extraits

5 décembre 1967, de 7 h 20 à 17 h 20

15 g de pousses d' <i>Astrocaryum</i>		5 g de fruit d' <i>Olmedia</i> (avec
20 g de jeunes feuilles de <i>Gustavia</i>		l'amande probablement mâ-
5 g de mœlle de <i>Gustavia</i>		chée)
3 g de base de fleur d' <i>Heliconia</i>		10 g (?) 2 fruits non identifiés
2 g de mœlle d'une tige		0,5 g de fruit d' <i>Erythrina</i> (juste
<hr/>		mordu)
45 g de végétaux verts		30 g de pulpe de jeunes fruits
20 g d'insectes divers et d'araignées		d'Almendro
5 g de larves provenant de petits		20 g de banane verte (<i>Musa</i>)
nids de guêpes		2 g d'amande des fruits de <i>Mou-</i>
1 g de fougues		<i>riria</i>
1 g de pontes d'araignées		3 g de chair du fruit de <i>Faramea</i>
<hr/>		<hr/>
+ 27 g d'insectes et proies diverses		+ 70 g de fruits
		+ 30 à 50 g de pain lancé sur le par-
		cours du groupe.

Cette dernière observation est la plus longue dont nous disposons (un seul observateur, C.M.H., suivait le groupe de *Cebus capucinus*). Les fruits, à cette époque, étaient assez rares et

presque toute l'activité des animaux était consacrée à la recherche d'insectes et de proies dont nous avons probablement sous-estimé la quantité.

Le premier des exemples cités est à rapprocher d'une observation continue de 7 h 30 effectuée le 2 janvier 1968, en compagnie de R.W. Thorington. La plupart des espèces sont les mêmes que l'année d'avant et utilisées dans des proportions très voisines.

Des petits Vertébrés peuvent aussi être mangés, mais très occasionnellement. Oppenheimer (1968) a observé une fois un *Cebus capucinus* emportant deux écureuils nouveau-nés dont il n'a mangé que la peau.

Le diététogramme de la figure 20-C est une synthèse de l'ensemble de nos observations concernant le Capucin (34 journées d'observation réparties sur l'année, chacune de ces périodes variant de 1 à 10 h, selon les opportunités). Ces données sont complétées par les mesures faites sur 3 contenus stomacaux et les contenus intestinaux correspondants. On obtient une proportion globale de 15 % de végétaux verts ; 20 % de proies ; et 65 % de fruits.

La liste qui suit comprend des espèces végétales qui forment à elles seules 60 %, au minimum, de la masse totale de matière alimentaire ingérée par les *Cebus* que nous avons observés (se reporter au tableau I pour les parties consommées) :

<i>Anacardium excelsum</i>	<i>Clitoria arborescens</i>	<i>Desmoncus</i> sp.
<i>Mangifera indica</i>	<i>Dipteryx panamensis</i>	<i>Scheelea zonensis</i>
<i>Spondias mombin</i>	<i>Inga</i> spp.	<i>Alibertia edulis</i>
<i>Annona Spraguei</i>	<i>Miconia argentea</i>	<i>Faramea occidentalis</i>
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Mouriria parviflora</i>	<i>Pentagonia pubescens</i>
<i>Ochroma limonensis</i>	<i>Trichilia cipo</i>	<i>Randia armata</i>
<i>Cordia nitida</i>	<i>Cecropia</i> spp.	<i>Tocoyena Pittieri</i>
<i>Dolioscarpus</i> sp.	<i>Ficus</i> spp.	<i>Zanthoxylum</i> sp.
<i>Rheedia edulis</i>	<i>Olmedia aspera</i>	<i>Cupania latifolia</i>
<i>Rheedia madruno</i>	<i>Musa sapientum</i>	<i>Chrysophyllum cainito</i>
<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Virola panamensis</i>	<i>Apeiba aspera</i>
<i>Gustavia superba</i>	<i>Psidium guajava</i>	<i>Hybantus anomalus</i>

On remarquera la longueur de cette liste par rapport à celle que nous donnons pour les autres Primates. Encore, avons nous cru bon de nous limiter au minimum de 60 % de la matière végétale consommée, car de très nombreuses espèces dont le tableau I ne donne qu'une idée partielle, sont aussi utilisées ou du moins « essayées ».

L'alimentation du *Cebus capucinus* semble donc être la plus « opportuniste » de celles de tous les Primates de Barro Colorado. Au cours de sa longue randonnée quotidienne, ce singe s'attaque à presque toutes les plantes qu'il rencontre, arrachant avec ses dents et décortiquant de leur écorce de nombreuses tiges (fig. 16) ; il essaye d'ouvrir un peu tous les fruits et de les attaquer, ne mangeant réellement que ce qui semble à son goût.



Fig. 16. — *Cebus capucinus* arrachant un rameau vert. Il attaque ainsi presque tous les végétaux sur son passage, en essayant d'en tirer ce qui est comestible.

Nous avons même observé l'utilisation de fruits des genres *Doliocarpus* et *Sterculia*, dont la chair semble très irritante pour les muqueuses de l'Homme, à cause de fines aiguilles qu'elle renferme (peut-être des microcristaux, très fins et de 100 μ de long, chez *Doliocarpus*). Ils mangent même les fruits de *Cecropia longipes*, munis en surface d'une pilosité aussi dure et cassante que de la laine de verre. Cela ne semble en rien incommoder les Capucins, pas plus que les Atèles d'ailleurs, qui apprécient ces mêmes fruits.

Les sajou sont très actifs lorsqu'ils se trouvent sur un arbre où les fruits sont abondants ; mais ils ne prennent jamais d'énormes quantités d'une même espèce, comme les hurleurs ou les atèles. Il semble que leurs habitudes les poussent à circuler constamment à travers la forêt : Ils peuvent chasser d'un *Ficus* le groupe de hurleurs qui s'y trouve (sans qu'il y ait, en général, de comportement agonistique marqué) mais ils lui laisseront de nouveau la place libre après quelques minutes, quitte à s'arrêter une autre fois, plus loin, sur un autre *Ficus*.

Comme les atèles, ils sélectionnent certaines parties des fruits, ne retenant que le jus des figues mûres et crachant la pulpe. Mais leur choix porte, dans plusieurs cas, sur des espèces différentes. Le fait le plus marquant, dont nous avons déjà parlé à propos de l'Atèle, concerne les Palmiers : les *Cebus capucinus* mangent d'énormes quantités de pulpe du fruit de *Scheelea zonensis* (pulpe très consistante et peut-être riche en lipides et protides), alors que les *Ateles* choisissent spécifiquement *Astrocaryum Standleyanum* dont la pulpe est plus aqueuse (1). De même, en ce qui concerne les végétaux verts, alors que l'*Ateles* peut choisir de grosses quantités de feuillage jeune, le *Cebus* prendra plutôt l'aubier et la moelle des apex de lianes et d'arbustes.

L'originalité du régime du Sajou réside en fait dans la forte proportion des proies animales. Il se différencie nettement, à ce propos, de l'Atèle ou du Hurleur.

Disponibilité de la nourriture au cours du cycle saisonnier. — La figure 17 indique, pour chaque mois, le total des espèces du tableau I qui produisent des aliments utilisés par les *Cebus*. On y remarque surtout l'extrême abondance des fruits au début de la

(1) Les premiers résultats apportés par l'analyse permettent d'emblée de bien différencier ces deux espèces végétales :

Le *Scheelea* contient surtout des lipides (65 % du poids sec) et peu de matières azotées (3,3 %).

L'*Astrocaryum* qui ne renferme que peu de lipides (2,9 %) est par contre plus riche en matières azotées (8,8 %). Résultats obtenus sur résidu sec non soluble à l'alcool.

La chromatographie en phase gazeuse des glucides des deux échantillons nous permettra de préciser ces résultats. (Analyses effectuées au Laboratoire d'Essai et d'Analyse des Aliments ; I.N.R.A., Paris).

saison des pluies, ce qui se traduit sur ce graphique par un maximum brutal. D'après cette figure le choix semble très grand tout au long de l'année, mais cela est dû surtout au fait que le *Cebus* s'attaque à tout ce qui est disponible. Un peu plus tard en saison les choses changent. On peut voir d'après l'un des exemples de « menu journalier » donné plus haut (celui du 5 décembre 1967) que le nombre d'espèces que l'animal a trouvées en fin de saison

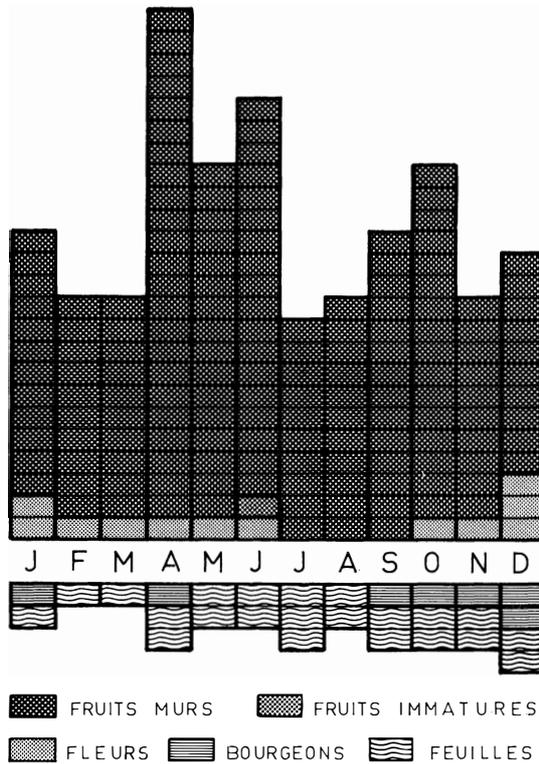


Fig. 17. — Nombre d'espèces végétales productrices d'aliments pour le Sajo, *Cebus capucinus* aux divers mois de l'année. Ce diagramme ne concerne que les espèces figurant sur le Tableau I. Le nombre de symboles dans les colonnes correspondant aux mois de l'année 1967 est égal au nombre d'espèces productrices.

des pluies est assez limité. C'est d'ailleurs l'époque où le groupe A1 approche de la clairière et cherche à obtenir quelques compléments de nourriture « artificielle ». D'autres mammifères frugivores font également leur apparition autour du laboratoire à cette époque, attirés par les restes laissés par les humains. C'est le cas des Coatis, des Pécaris, des Tapirs, etc... Il y a donc à ce moment de l'année une période de moindre abondance, qui

apparaît également très nettement sur les graphiques de N. Smythe (1968), montrant la quantité de fruits qui tombent à terre.

Mais les espèces dont les fruits sont disponibles sur les branches des arbres et exploitables par les singes sont encore en nombre important. C'est, en particulier le cas de l'Almendro dont le fruit encore immature est déjà comestible et aussi de certains *Ficus*, de divers *Inga*, etc... Il semble que ce soit l'habitude du *Cebus* de ne jamais exploiter à fond une espèce en cours de fructification, qui le pousse à s'attaquer à d'autres végétaux à faible production comme *Mouriria* et *Olmedia* dont l'animal ne peut tirer que quelques fractions de gramme de matières comestibles par bouchée.

Nous citerons, pour compléter ces données, les espèces non mentionnées au tableau I qui, dans la liste présentée par J.R. Oppenheimer, ont joué un rôle assez important dans le régime alimentaire des *Cebus* de Barro Colorado en 1966-67.

Annonacæ : *Annona pupurea* (?), mentionné dans l'exemple cité du 18 avril 1967.

Aracæ : *Anthurium* sp., fructification en spadice, de mai à juillet.

Boraginacæ : *Cordia bicolor*, fructifie en mai.

Euphorbiacæ : *Sapium* sp., arille rouge autour des graines, disponible en août.

Flacourtiacæ : *Casearia guianensis*, fructifie en mai ; *Casearia nitida* (?), fructifie en août.

Lacistemacæ : *Lacistema aggregatum*, chez cette espèce déjà citée, Oppenheimer a observé l'arille autour des graines consommé en mai.

Gnetacæ : *Gnetum leyboldii*, liane fructifiant en octobre.

Myrtacæ : *Eugenia chaopensis* (?), en mai ; *Eugenia nestiotica*, en janvier.

Nyctaginacæ : *Neea amplifolia*, fructification en juillet.

Palmacæ : *Bactris balanoïdes*, mentionné dans l'exemple cité du 9 janvier 1967.

Rosacæ : *Hirtella triandra*, jus des fruits en juin.

Sapindacæ : *Allophylus psilospermus*, en juillet ; *Cupania sylvatica*, arille blanc disponible en mai-juin ; *Paullinia turbacensis*, arille blanc disponible en mars.

Solanacæ : *Cestrum* (?)

Violacæ : *Hybanthus*. Chez cette plante le fruit mûr a été observé en avril-mai.

L'addition de ces espèces à notre liste confirme essentiellement le maximum du début de la saison humide (avril-mai) et modifie sa forme dans le sens d'une plus grande régularité entre avril et mai.

Possibilité de production alimentaire du territoire. — Le territoire du groupe A1 que nous avons pris comme exemple est extrêmement étendu : 90 ha (1/3 de mille carré, Oppenheimer, 1968). Il est bien défendu contre les incursions des groupes voisins et par conséquent utilisable dans sa totalité par les 14 *Cebus* de la bande (sans perdre de vue toutefois qu'il se superpose aux territoires contigus des *Alouatta*, dont un seul est délimité sur la figure 12, ainsi que les domaines vitaux des autres Mammifères, notamment ceux de *Nasua narica* (le Coati) dont la niche écologique est partiellement superposable à celle du *Cebus*.

Les estimations de production que nous avons mentionnées

dans la première partie de ce travail nous font supposer une production globale impressionnante de nourriture dans ces 90 ha : plusieurs centaines de tonnes de pulpe de *Spondias* seraient ainsi disponibles en août et septembre !

Les *Ficus* représentent de leur côté une production équivalente mais beaucoup plus également répartie sur l'ensemble de l'année. Il est impossible de préciser ces ordres de grandeur, étant donné le manque d'homogénéité dans la répartition de ces deux espèces. Il est, en tous cas, évident que les *Cebus* trouvent sur leur territoire beaucoup plus d'aliments qu'il ne leur en faut ; la bande ne doit guère consommer plus de 1 % de la production des seuls *Ficus* (en calculant le poids des fruits dont le jus sucré est souvent la seule partie absorbée).

La pulpe des fruits de *Scheelea* est également consommée abondamment. La troupe de 14 *Cebus* peut en utiliser près de 1 kg par jour (extraite de 100 kg de fruits), ce qui représente 100 à 200 kg de matière comestible pendant la période de production. Or il est produit plus de 2 tonnes de cette matière sur le territoire de la troupe, où seuls les *Cebus*, les *Nasua* et, occasionnellement, quelques écureuils vont exploiter ces fruits encore en place sur le palmier. Tous ensemble, ils en consomment moins de 10 % !

20 à 30 tonnes de *Miconia* sont également disponibles en mars et avril. Les *Cebus* du groupe A1 peuvent au plus en utiliser 50 à 100 kg (moins de 1 %). Il faut cependant tenir compte qu'une partie de ces fruits est gâchée par les saïous du fait de leur mode de cueillette ; les *Cebus* ne prennent en effet que quelques baies mûres sur une cyme après l'avoir cassée, et ils laissent tomber le reste.

Même au cours de l'année de très faible production, la *Farama occidentalis* produit au moins 1,5 tonne de pulpe de fruit, alors que les *Cebus* au cours d'une année d'extrême abondance n'en ont consommé que 50 à 100 kg !

Nous pensons que ces résultats sont généralisables à la plupart des productions fruitières qui dépassent très largement les besoins des animaux et dont la période de disponibilité est relativement bien étalée sur l'ensemble de l'année. Un territoire de moindre dimension donnerait certainement un résultat pratiquement analogue pour les *Cebus*, quant aux possibilités alimentaires (1). L'hypothèse selon laquelle les dimensions du territoire seraient déterminées par la nécessité d'un approvisionnement suffisant et constant en produits végétaux est donc exclue dans ce cas. La

(1) La densité relativement faible de la population de *Cebus capucinus* à Barro Colorado n'est peut-être pas constante. Il semble qu'il y ait eu une forte diminution suivie actuellement d'une augmentation progressive de cette population (M. Moynihan, com. pers.).

vaste taille du territoire des *Cebus* pourrait peut-être s'expliquer par la recherche de quelques plantes très rares et très dispersées dont ils auraient *qualitativement* besoin, mais seule l'analyse biochimique de leur régime pourrait en apporter la preuve. Une troisième hypothèse, la plus plausible, concerne la production du territoire en aliments d'origine animale : les très longues randonnées effectuées chaque jour selon des itinéraires différents s'expliquent beaucoup mieux par une recherche des invertébrés dont se nourrissent les *Cebus*. On remarque, en effet, qu'après plusieurs passages du groupe en un même lieu (au bord de la clairière, en fin de saison des pluies, par exemple), les recherches d'insectes



Fig. 18. — *Cebus capucinus* récoltant systématiquement toutes les larves d'insectes qui minent les penes de la feuille d'un palmier.

que les singes font par la suite dans de tels emplacements sont de moins en moins fructueuses. Il est évident que cette faune ne se maintient qu'à condition d'être modérément chassée, et les itinéraires des *Cebus* doivent donc former un réseau aux mailles assez lâches qui n'épuise pas le territoire. Les membres de la troupe sont d'ailleurs eux-mêmes fort dispersés lors de cette « chasse ». Les fruits ne seraient, dans cette hypothèse, récoltés qu'accessoirement — tout en constituant quand même une très large part du régime.

La plus grande partie des Invertébrés et des petits Vertébrés se rencontrant près du sol, où les conditions de température, d'humidité et de lumière sont très peu variables (Allee, 1926), cela pourrait expliquer que les *Cebus* passent dans la zone inférieure de la strate arbustive, ou même au sol, la plus grande partie de leur temps.

Action sur la végétation. — L'action des Sajous sur la végétation est probablement plus importante que le rôle de la production d'aliments végétaux sur les populations de *Cebus*. L'impact trophique de ces animaux est en effet fort important, comme l'a d'ailleurs déjà souligné Oppenheimer (1967). Nous montrerons dans la dernière partie de ce travail l'importance de ces singes dans la dispersion des végétaux forestiers. La variété des espèces végétales qu'ils consomment, et dont ils facilitent en même temps la dissémination, permet de comprendre leur rôle dans le maintien de l'équilibre complexe de la forêt très hétérogène où ils vivent.

En plus de cet effet global sur la végétation, il faut souligner des interactions particulières : ainsi, les fleurs de la liane *Clitoria arborescens* sont très recherchées par les *Cebus* et sont systématiquement détruites. Il en résulte une très faible production de graines (cependant les quelques graines que nous avons pu récolter germent à 100 % et les plantules semblent très résistantes).

Beaucoup d'autres actions sont, au contraire, favorables au milieu végétal, en particulier la chasse intensive aux insectes, ce qui empêche certaines pullulations. Oppenheimer a vu des *Cebus* faire des hécatombes de Cercopidæ, Homoptères qui attaquent les tiges et épuisent les arbres en utilisant leur sève pour former la mousse qui les protège. Les fruits d'*Apeiba aspera* infestés de larves de coléoptères en sont soigneusement débarrassés, et les graines indemnes peuvent être plus ou moins dispersées. Nous avons observé un jour l'extraction successive de 28 larves xylophages d'un tronc attaqué, et il semble que la « blessure » remplie de la sciure laissée par ces larves ait été intégralement nettoyée. L'action sur le palmier *Scheelea zonensis* doit aussi ne pas être négligeable, étant donné les longs moments que passe le *Cebus* à examiner les feuilles mortes, à dégager tous les résidus susceptibles de pourrir, et à manger les insectes qui attaquent les feuilles. On pourrait presque parler dans ce cas d'un « grooming des végétaux » ! Par ce biais, le *Cebus* protège une espèce qui lui fournit en abondance la pulpe de ses fruits. Sur d'autres palmiers (fig. 18), nous avons observé des *Cebus* capturant systématiquement toutes les larves détruisant les pennes des feuilles. Enders (1935) a déjà souligné le rôle de « nettoyeur de la forêt » que joue le *Cebus* : il casse toutes les branches mortes qu'il trouve sur son passage... On peut parler enfin d'une véritable taille de certaines

espèces végétales effectuée par le Capucin. Le port très tourmenté des plus vieux *Miconia argentea* est dû au moins en partie aux *Cebus* qui cassent de nombreuses branches chaque année, au moment de la fructification. *Gustavia superba*, ce petit arbre si abondant, a une forme presque monocaule (avec des cicatrices foliaires persistantes derrière le plumeau de grandes feuilles entourant l'apex). Il a été suggéré que la taille fréquente des apex par les *sajous* qui les brisent pour en extraire la moelle, pourrait déclencher un processus de régénération entraînant un port beaucoup plus ramifié de ces arbres. Nous n'avons cependant pas pu confirmer cette hypothèse, car il n'y avait pas de différence nette entre les *Gustavia* de Barro Colorado et ceux que nous sommes allés examiner dans une zone où le *Cebus* a été exterminé par les chasseurs.

4. — LE DOUROUCOULI

Aotus (= *Aotes*) *trivirgatus griseimembra*.

Le Douroucouli ou « Singe de nuit » est le seul platyrhinien nocturne. Il est connu depuis que Humboldt (1811) a publié à son sujet quelques narrations qui ne manquent pas d'intérêt encore aujourd'hui. Sa description de l'espèce a malencontreusement occasionné quelques confusions sur son nom générique. Le genre *Aotus* (Humbolt, 1811) est admis par beaucoup d'auteurs américains, tandis que les auteurs latins et germaniques lui préfèrent *Aotes* (Humboldt, 1811). Ce dernier nom, écrit en italique dans le texte, est pourtant utilisé sans équivoque comme pluriel du nom vernaculaire Aote, qu'Humboldt applique à l'ensemble des animaux de ce groupe dont il suppose l'existence. Dans sa liste systématique *Aotus* est employé.

Cet *Aotus* est un animal de taille intermédiaire entre un petit Sajou et le Tamarin. Ses énormes yeux lui permettent de se déplacer aisément au sommet des arbres et de bondir de branche en branche par les nuits les plus noires.

Caractéristiques du comportement. — Le seul mémoire important qui traite des différents aspects du comportement de l'*Aotus*, est dû à M. Moynihan (1964). Nous rappellerons brièvement que la tendance grégaire est très peu marquée chez le Douroucouli. Le groupe, lorsqu'il existe, est toujours un ensemble familial formé d'un seul couple accompagné d'un jeune ou deux. L'« allogrooming » qui est en général d'autant plus fréquent que la cohésion des groupes est forte, ne se manifeste dans cette espèce que lors du comportement sexuel. La très grande agressivité dont le Douroucouli fait preuve vis-à-vis de ses congénères est beaucoup moins ritualisée que chez le *Cebus* ou d'autres Primates. Souvent il attaque ouvertement, et l'on comprend que les couples

vivent séparés les uns des autres et ne se rencontrent que sur les arbres où des fruits très abondants et attractifs peuvent les attirer. L'*Aotus* s'oppose encore aux autres Primates, dont nous avons parlé dans les pages précédentes, par la fixité de son gîte (Enders, 1935). Il choisit en effet, pour passer la journée à l'abri des prédateurs ou d'autres indésirables, le creux d'un tronc dans lequel il se dissimule. Et il utilise pendant de longues périodes ce même gîte diurne.

Le Douroucoulis est bien adapté à la vie arboricole, mais surtout, semble-t-il, grâce à son agilité. Il passe l'essentiel de sa période d'activité dans la haute futaie, sans jamais descendre au sol. Sa longue queue non préhensile lui sert uniquement d'organe d'équilibration et il compense peut-être son défaut de préhensilité par une « démarche entièrement quadrupède » (il reste accroché après les branches à la fois des pieds et des mains, même pendant les périodes de repos. Son activité commence à la tombée du jour et se termine au petit matin. C'est à ces deux moments de la journée, celle qui suit juste la chute du jour et celle qui précède le lever du soleil, qu'il se montre le plus actif.

Régime alimentaire et action du Douroucoulis sur la végétation.
Nos observations directes sur le Douroucoulis se limitent à quelques heures, malgré d'assez nombreuses recherches effectuées à la tombée de la nuit. Nous n'avons pas eu la chance de trouver un gîte de Douroucoulis à proximité de la Station.

L'« observation directe » du comportement alimentaire s'avère fort difficile pendant la nuit : le faisceau éclairant l'animal se heurte toujours au feuillage des arbres les plus bas. Et nous n'avons guère pu suivre les animaux, pas plus en lumière infra-rouge qu'en lumière visible.

Les Douroucoulis ont été observés mangeant les fruits de *Quararibea asterolepis* dont la pulpe oléagineuse était recherchée par bien d'autres Mammifères (notamment les Opossums). Les quelques observations que nous avons pu faire sur les *Ficus* nous permettent de confirmer l'importance de leurs fruits dans son alimentation (cf. Krieg, 1930, cité par Hill, 1960). A partir des contenus stomacal et intestinal d'un animal, nous avons calculé les proportions suivantes : végétaux verts, 30 % ; fruits, 65 % ; insectes 5 %. S'il existe bien toujours des traces d'aliments d'origine animale (ainsi que Hill le mentionne) ceux-ci nous semblent moins abondants que chez le *Cebus* et en proportion bien moindre que chez le *Saguinus*. L'*Aotus* peut d'ailleurs vivre en captivité avec un régime formé seulement de fruits, mais il est bon de le compléter par un apport protéique. Par contre des végétaux verts (boutons floraux d'*Inga* sp.) ont été ingérés en quantité plus grande que jamais le *Cebus* ne le fait.

L'impact de l'*Aotus* sur son milieu est comparable à celui des

autres Primates frugivores qui dispersent de nombreuses graines. Mais ce rôle reste toujours discret du fait de la petite taille de cet animal et de la faible densité de ses populations.

5. — LE TAMARIN A NUQUE ROUSSE *Saguinus* (= *Leontocebus*) *geoffroyi*.

Sur l'île de Barro Colorado, cet animal joue un rôle de moins en moins important à cause de la décroissance progressive de ses populations qui ne semblent pas pouvoir subsister dans la forêt dense.

Le Tamarin à nuque rousse (ou Tamarin de Geoffroy) est un Callithricidæ pesant environ 0,5 kg. C'est le seul représentant de cette famille à Panama. Son aspect et sa démarche rappellent ceux des écureuils (avec lesquels on peut même le confondre, de très loin !). Il est muni de griffes assez fortes pour s'accrocher et monter le long des troncs verticaux.

Caractéristiques du comportement. — Les Tamarins sont plus grégaires que les Douroucoulis et forment fréquemment des groupes stables de 6 à 9 individus comprenant plusieurs couples et les jeunes de l'année. Le comportement social dans cette unité, et surtout les moyens d'intercommunication permettant la genèse de ce comportement, ont été étudiés par M.H. Moynihan (1968) dans un vaste travail de synthèse où les divers Platyrrhiniens sont comparés.

Les contacts inter-individuels dans un groupe de *Saguinus geoffroyi* sont assurés, comme chez les autres Primates, par des attitudes, des expressions faciales, mais surtout par des vocalisations particulièrement remarquables chez cette espèce. Certains cris ressemblent aux trilles d'un oiseau et Moynihan a suggéré l'existence d'un « mimétisme social » entre les deux espèces.

Lorsque le groupe se déplace, sa progression est ponctuée de vocalisations qui permettent aux Tamarins de se situer les uns par rapport aux autres. Les parcours effectués par l'ensemble du groupe se situent dans un domaine vital assez bien délimité, qui inclut surtout des lisières ou de la forêt secondaire. Dans les parties les plus broussailleuses où s'entremêlent les lianes, les Tamarins semblent particulièrement à l'aise.

Le rythme de vie du *Saguinus* diffère de celui des autres espèces par l'absence des périodes de repos ou d'une « sieste » au cours de la journée. Par contre, les Tamarins se lèvent toujours très tard, bien après l'aube, et retournent tôt le soir vers leurs abris (vraisemblablement des troncs creux) dans lesquels ils passent la nuit.

Régime alimentaire du Tamarin. — Les observations directes du comportement alimentaire ont donné, chez cet animal, quelques informations intéressantes. Mais nous n'avons pas pu faire d'observations « en continu » sur des périodes assez longues, les animaux disparaissant trop facilement dans l'épaisseur des taillis. Des données plus précises proviennent d'une série de contenus stomacaux et intestinaux obtenus à l'occasion d'une étude de morphologie et d'histologie comparées qui nécessitait la capture d'une série de spécimens.

Nous soulignerons ici que l'identification des éléments d'un contenu stomacal est assez aléatoire si elle n'est pas suivie aussitôt d'une prospection du terrain d'où provient l'animal, pour faire un inventaire des espèces végétales en cours de fructification et autres ressources locales. Ces prospections ont été faites à l'occasion des prélèvements effectués en mai, juin, août, octobre et novembre 1967.

Le travail de terrain (observation directe) a concerné principalement deux portions boisées situées loin de l'île de Barro Colorado : l'une d'elles au bord du Canal de Panama (Miraflores) et l'autre sur une colline dominant la ville de Balboa (Cerro Ancon). En 18 journées réparties sur l'année, nous avons établi le contact avec ces animaux pendant des périodes variant de 1/4 d'heure à 3 heures. Sur l'île, un seul contact (2 h.) a été établi avec des Tamarins qui semblaient fréquenter une portion broussailleuse de la forêt et venaient cueillir les fruits de *Lacmellea edulis*. Quelques autres observations ont été faites sur un mâle solitaire, aux abords de la clairière. Un résultat global de l'ensemble des données recueillies est présenté sur la figure 20-E. Le régime est composé de 10 % de végétaux verts, de 60 % de fruits et de 30 % d'insectes et autres proies.

La recherche des proies s'effectue à vue (1), le long des branches et dans les broussailles. Il s'agit surtout d'Orthoptères (Tettigonidæ) (fig. 19), de Coléoptères (2) et à l'occasion de Lépidoptères. Mais une Tarentule de forte taille a également été trouvée dans l'un des contenus stomacaux. Dans la mesure où le *Saguinus* n'attaque pas les supports inertes susceptibles de contenir des insectes (bois mort, etc...) il utilise des ressources partiellement différentes de celles du *Cebus*. Mais les deux espèces semblent pourtant fortement antagonistes si l'on en juge par l'intensité des cris d'alerte des tamarins déclenchés par l'approche d'un groupe de *Cebus*, alors que les autres espèces de Primates s'ignorent généralement entre elles.

(1) Le déterminisme de la détection de proies homochromiques et homotypiques a été étudié par M.H. Robinson (1966) qui poursuit à ce sujet de passionnantes recherches à Barro Colorado.

(2) De très nombreux fragments, souvent observés dans les contenus stomacaux, proviennent de Coléoptères Limexylonoides (Delamare Deboutteville, comm. pers.).

La recherche des fruits s'effectue souvent près du sol. Nous n'avons jamais pu observer de Tamarins descendant pour cueillir les fruits de *Cardulovica palmata*, mais l'abondance des graines dans les contenus stomacaux ne laisse aucun doute sur ce fait. Les fruits d'une autre plante basse étaient également recherchés (Moynihan, comm. pers.) : il s'agit d'une Piperacée, *Piper carrilloanum*.



Fig. 19. — Le Tamarin à nuque rousse, *Saguinus geoffroyi*, et sa proie (un orthoptère) dont il broie la tête d'un coup de canine.

Les quelques autres espèces végétales identifiées dont nous avons observé l'utilisation par les Tamarins sont mentionnées dans le tableau I. Les plus importantes sont les *Cecropia*, et peut-être aussi *Olmedia* dont les petits fruits sont disponibles presque toute l'année. La gomme qu'exsude le tronc de certains arbres (notam-

ment *Enterolobium cyclocarpum*) semble être également recherchée et peut-être en assez grande quantité (d'autres Primates, notamment des Lémuriens font aussi une consommation importante de gommés). Enfin la fleur de *Balsa* est visitée lorsque sa corolle est pleine de liquide dissolvant un peu de gomme et retenant de nombreux insectes.

Action sur la végétation. — Le domaine vital des groupes de Tamarins inclut la lisière ou les parties jeunes de la forêt. A Barro Colorado où la différence s'estompe entre ces zones de végétation plus récente et la forêt dense, peu d'animaux sont visibles. Les méthodes de chasse font que les Tamarins cherchent plutôt la forêt basse et la broussaille où les Orthoptères sont abondants. Il est pourtant certain que le Tamarin fait des incursions dans la forêt plus dense comme c'était le cas vers 1935, et il contribue, entre autres choses, à la dispersion des semences. Un trait du comportement fait d'ailleurs du Tamarin un semeur d'assez grosses graines. Lorsqu'il cueille un fruit, il réagit comme il ferait vis-à-vis d'une proie : il l'emporte plus loin, et s'installe dans une position dominante pour le dévorer. Les graines qu'il laisse tomber ensuite sont ainsi disséminées à courte distance (par exemple : *Lacmellea edulis*).

Mais c'est surtout dans la forêt secondaire et dans les zones où nous les avons observées, hors de Barro Colorado, que les populations de Tamarins sont assez denses pour agir sur le milieu végétal. Le concept même de forêt secondaire doit inclure une référence à la faune qui s'associe aux espèces végétales. L'exemple du *Cecropia*, caractéristique de cette association en montre toute l'importance : Cet arbre à croissance accélérée permet l'établissement sous son ombrage des espèces venant d'une forêt ancienne. Mais, lorsque la forêt se rétablit, le *Cecropia* n'est plus compétitif et doit donc nécessairement « circuler » pour ne pas disparaître. Ce sont les animaux qui contribuent à porter ses graines dans les nouvelles clairières. Le Tamarin y prend part dans une moindre mesure que beaucoup d'oiseaux.

Eléments de comparaison avec un animal occupant la même niche écologique.

LE SAPAJOU JAUNE, *Saimiri oerstedii*. — Le Sapajou ou singe-écureuil vit à l'Ouest de l'Etat de Panama, en importantes bandes (nous avons dénombré 33 individus dans une bande) qui occupent presque la même niche écologique que le Tamarin et ne semblent jamais cohabiter avec lui. C'est un petit Cebidæ bien connu, très voisin du *Saimiri sciurea* dont les grandes bandes bruyantes peuplent les forêts amazoniennes (surtout le bord des fleuves).

Nous avons eu l'occasion d'observer ces animaux pendant quelques jours dans la province de Chiriqui, et près de la frontière

Panama/Costa-Rica. Les analyses de leurs contenus stomacaux et intestinaux montrent une proportion d'insectes entrant dans le régime alimentaire plus faible que chez *Saguinus* et proche de ce que nous trouvons chez le *Cebus* (20 %). La méthode de recherche des insectes est presque analogue à celle du Tamarin (qui examine soigneusement le feuillage), et Thorington (1966) insiste sur le fait qu'il n'est pratiquement pas en compétition sur ce plan avec le *Cebus* (qui, lui, fouille activement pour découvrir les Invertébrés dont il se nourrit). Mais dans certaines régions où plusieurs espèces de *Cebus* vivent aux côtés d'un *Saimiri* et d'un *Saguinus*, une concurrence peut se manifester (Moynihan, comm. pers.).

Le *Cecropia* nous a semblé constituer une fraction importante des aliments végétaux de certains des *Saimiris* observés ; mais bien d'autres plantes sont consommées, notamment le fruit d'une Aracée épiphyte très commune (*Anthurium* sp.) dont le *Saimiri* pourrait être responsable de la grande abondance, en disséminant les graines par endozoochorie.

6. — DISCUSSION.

Régimes alimentaires et niches écologiques. — Pour comparer l'impact trophique de ces différentes espèces de Primates, nous avons établi le « diététogramme » de chacune d'elles (fig. 20), en fonction de l'ensemble des données dont nous disposions. Le schéma de base est celui que l'un de nous a utilisé dans une étude précédente (Hladik, 1967).

On ne doit pas trop généraliser à partir de ces diagrammes, même pour ceux qui sont basés sur un grand nombre d'heures d'observation. Ils ne caractérisent en effet que les animaux vivant dans un type de forêt bien particulier. Mais nous pouvons par contre en tirer des comparaisons valables entre les espèces présentes à Barro Colorado.

Les fruits constituent toujours la plus grosse part de l'apport alimentaire (60 % à 80 %), aussi bien chez une espèce à tendance « folivore » comme le Hurlleur, que chez un prédateur d'insectes comme le Tamarin. Beaucoup d'auteurs ont insisté sur le peu de spécificité du choix alimentaire, qui apparaît effectivement moins rigoureux chez les Primates que chez beaucoup d'autres Mammifères (voir par exemple Napier & Napier, 1967). S'il est vrai qu'un certain nombre d'espèces végétales sont presque également utilisées par toutes les espèces animales étudiées, il y a néanmoins des préférences certaines. Celles-ci sont peut-être fonction de nécessités d'ordre physiologique, à moins qu'elles ne soient qu'une conséquence secondaire des différences de niches écologiques auxquelles les espèces ont adapté leur comportement.

Un important pourcentage de fruits immatures caractérise le régime de l'*Alouatta* ; tandis que celui du *Cebus* se différencie de celui de l'*Ateles* par le choix d'une proportion plus forte de matériaux oléagineux (arilles divers et pulpe des noix de *Scheelea*,

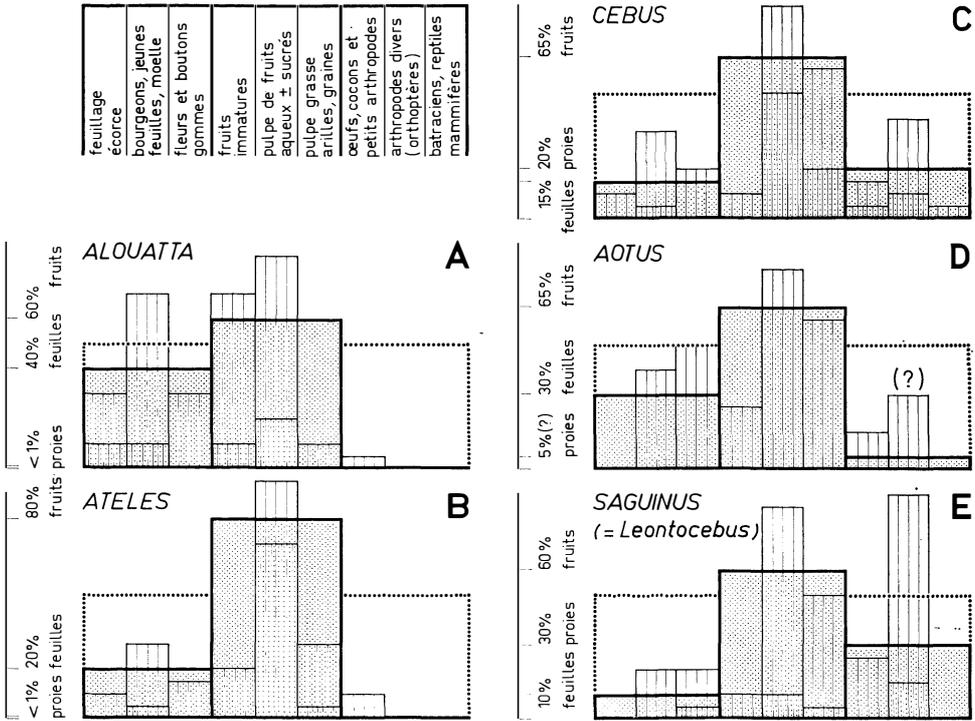


Fig. 20. — Diagrammes figurant les choix alimentaires des différentes espèces de Primates vivant dans la forêt de Barro Colorado. La précision de ces diagrammes varie d'une espèce à l'autre, selon les informations dont nous disposons (se référer au texte). Dans le cas de l'*Aotus*, il s'agit d'une extrapolation à partir de quelques données seulement.

Les surfaces pointillées indiquent les proportions globales calculées pour les grandes catégories naturelles d'aliments : Végétaux verts (feuilles, etc...); Fruits (ou leurs extraits); Proies diverses (arthoptères en particulier). Chacune de ces trois catégories est exprimée en pourcentage d'après la hauteur du rectangle de gauche pour les feuilles, celle du rectangle central pour les fruits, et celle du rectangle de droite pour les proies.

Dans chacun de ces diététogrammes, nous superposons les données relatives à la variabilité des proportions des éléments suivants : Feuillage et écorces; bourgeons, jeunes feuilles et moelle; fleurs et boutons, gomme; fruits immatures; pulpe de fruits aqueux plus ou moins sucrés; pulpe grasse, arilles et graines; œufs, cocons et petits arthropodes: Arthropodes divers (surtout orthoptères); Batraciens, reptiles et mammifères. La position des différentes colonnes correspond à ces catégories fines, dans l'ordre où elles sont indiquées. La hauteur de la colonne est déterminée par le pourcentage maximum observé ou par un pourcentage minimum (colonne superposée).

En aucun cas ces chiffres, figurant la variabilité, ne peuvent être additifs.

plus consistante que celle des autres palmiers). Il y a également des différences assez nettes entre végétaux verts consommés : l'*Ateles* préfère les feuillages jeunes, et le *Cebus* la moelle et les « extraits » de tiges (différence non visible sur la figure 20). Il se peut que l'*Aotus* ait une préférence pour les boutons floraux, alors que l'*Alouatta* est le seul à pouvoir ingérer de grandes quantités de feuilles, même les plus coriaces.

La compétition peut se produire entre consommateurs de ressources alimentaires d'origine animale. L'essentiel de cette nourriture étant formé d'insectes, ce sont les Primates de petite taille qui ont la possibilité d'utiliser le régime où la proportion de proies est la plus forte. En effet, la perfection de la vision donne des chances pratiquement équivalentes aux divers Primates, de repérer et de capturer les insectes présents sur leur trajet. Mais si un *Saguinus* de 0,5 kg peut parfois rassembler en un temps limité les 20 g de proies formant la totalité de son contenu stomacal, par contre un *Cebus* de 3 kg n'aura ingéré après une période de chasse équivalente, que 20 % de proies sur la totalité de son contenu stomacal qui aura nécessairement dû être complété par des aliments végétaux. L'*Aotus* et le *Saimiri* (pesant environ 1 kg) sont, à ce point de vue, des cas intermédiaires.

Le poids des animaux détermine également leurs possibilités d'exploiter certains étages de la forêt, et Valverde (comm. pers.) considère ce facteur comme primordial dans ses conséquences sur les possibilités des choix alimentaires. Les animaux de forte taille doivent s'adapter aux conditions de vie près du niveau du sol et devenir parfois « granivores ». Les plus gros singes du Nouveau Monde ont pu échapper à ce processus en développant une queue préhensile qui autorise un Hurlleur de 7 à 8 kg à cueillir des fruits ou des pousses en bout de branche en restant accroché par cette sorte de « corde de rappel » que constitue sa queue.

Enfin, dans une forêt soustraite à l'action de l'Homme, la densité de population des différentes espèces de Primates est fonction du niveau trophique auquel elles appartiennent. Il est intéressant de souligner que les biomasses qu'elles permettent de calculer se rapprochent beaucoup de celles de grands Mammifères des régions tempérées (Odum, 1959).

A Barro Colorado l'*Alouatta* représente ainsi une biomasse de 4 kg par hectare, ce qui est très comparable aux chiffres indiqués pour des herbivores comme le Daim vivant dans les meilleures conditions.

L'*Ateles* qui représente 1 kg par hectare de biomasse et le *Cebus*, avec 0,5 kg par hectare de biomasse, équivalent par contre à la moyenne indiquée pour un « omnivore », l'Ours Noir. La biomasse du Hurlleur, beaucoup plus forte que celle du *Cebus*, traduit son niveau trophique plus inférieur. Cette différence de

densité et de biomasse entre les populations des deux espèces peut encore s'accroître, car le Hurleur semble encore disposer de possibilités d'expansion.

Importance de l'action des Primates par rapport à celle des autres mammifères. — Le Coati, *Nasua narica* est l'un des rares Mammifères qui pourrait se trouver en compétition partielle avec les Primates. Comme eux, il va s'alimenter de fruits qu'il cueille en place sur les arbres (sauf l'*Astrocaryum*). La liste des espèces végétales consommées indiquées par Kaufmann (1962) comprend les *Ficus* et *Cecropia*, divers palmiers, le *Spondias*, l'*Anacardium*, le *Miconia*, etc... Et, comme le *Cebus*, le Coati chasse et capture les Invertébrés et les petits Vertébrés vivant dans la litière de la forêt. Toutefois sa technique de chasse l'amène à capturer d'autres types de proies qu'il peut déterrer en creusant le sol avec ses griffes. La densité que Kaufmann indique pour le Coati (environ 3 individus pour 10 hectares) correspond à une biomasse de 1,5 kg par hectare (contre 5,5 pour l'ensemble de 3 Primates).

Les chauves-souris du genre *Artibeus* constituent aussi une importante catégorie de consommateurs de fruits en place sur les arbres (cf. Brosset, 1966). Il en est de même pour de nombreuses espèces d'oiseaux, notamment les Toucans et les Trogons, dont le rôle très important n'a pas pu être envisagé dans cette étude.

Le tonnage de fruits produits, cependant, paraît dépasser de beaucoup la quantité consommée par toutes ces espèces réunies. Il semblerait à ce propos que les forêts d'Amérique tropicale recèlent une plus grande abondance et peut-être aussi une plus grande variété d'espèces à fruits comestibles que les forêts africaines. Cela aurait permis à des oiseaux comme les Trogons, insectivores en Afrique, de maintenir en Amérique des formes uniquement frugivores (Brosset, comm. pers.) et aux chauves-souris *Phyllostomidae*, dérivant de formes surtout insectivores d'occuper la niche écologique des cueilleurs de fruits.

Toutes ces espèces, avec leurs spécialisations plus ou moins poussées et des traits de comportement qui déterminent la taille des territoires prospectés, exploitent incomplètement l'ensemble de la production. Il reste ainsi des disponibilités pour les espèces terrestres : *Tapirella* (Tapir), *Tayassu* (Pécaris), *Mazama* et rongeurs Nototrogomorphes (Paca et Agouti). Pour ces derniers, Smythe (1968) a montré des périodes de raréfaction dans les disponibilités alimentaires, auxquelles les animaux se sont adaptés par un comportement de mise en réserve. La niche écologique qu'ils occupent correspond à celles d'Ongulés qui, ailleurs, peuvent inclure des feuillages dans leur régime alimentaire (Dubost, 1968).

Les Primates et les Procyonidés occupent donc une place privilégiée dans l'écosystème forestier de Barro Colorado, place qui met leurs populations à l'abri des effets des grosses fluctuations de quantités d'aliments. Cette situation est à l'opposée de

celle que l'on rencontre parfois, où un domaine vital (ou un territoire) sont exploités à la limite de leurs possibilités de production (C.C. Smith 1968 a montré par un calcul précis, que par exemple, *Tamiasciurus* peut vivre sur un territoire ne recelant que 1,3 fois l'énergie dont il a besoin).

— ENDOZOOCHORIE ET DISSEMINATION DES VEGETAUX

L'endozoochorie est le transport des graines (*sensu lato*) ingérées par les animaux, avec conservation de leur pouvoir germinatif. A la suite d'une mise au point bibliographique sur ce sujet, complétée par les observations que nous avons faites au Gabon (Hladik et Hladik, 1967), nous avons jugé nécessaire de faire une série d'expériences sur les espèces de la forêt de Barro Colorado.

On comprend aisément l'importance de la dissémination des graines chez les plantes. C'est, comme le disait Darwin, un aspect primordial de la lutte pour la survie de l'espèce. Nous pouvons comparer dans ce domaine deux végétaux « pionniers » décrits dans les pages précédentes, et qui sont l'un et l'autre très fréquents en forêt secondaire, le *Cecropia* et le Balsa (*Ochroma*). Lorsque les fruits de ce dernier sont mûrs et déhiscents, ils laissent échapper par milliers leurs graines entourées de fibres soyeuses, qui forment alors de véritables nuages qu'emporte le vent. Ces graines germent en grand nombre un peu partout mais les plantules ne pourront se développer que là où un arbre tombé aura fait une trouée qui laisse passer la lumière. Les petites graines du *Cecropia*, enrobées dans la pulpe du fruit, ne pourront parvenir à cette même clairière qu'après avoir été avalées par des mammifères ou des oiseaux qui iront déféquer à cet endroit. A en juger par leurs résultats, ces deux modes de dissémination doivent être aussi efficaces l'un que l'autre.

Les plantules de certaines espèces, comme le *Desmoncus*, peuvent également avoir un avantage à être ainsi disséminées. Ce palmier lianescent dont les apex sont particulièrement succulents, est bien protégé des prédateurs par ses épines ; mais sa plantule ne l'est pas (fig. 21). Les graines étant dispersées souvent une à une, dans les fèces des *Cebus*, les chances de survie des plantules sont ainsi considérablement accrues.

Pour essayer de quantifier ce phénomène et ses conséquences, nous avons collecté et semé des lots de graines prélevés sur l'arbre et dans les tubes digestifs ou les excréments des singes, et nous avons comparé leurs pourcentages et délais de germination. Ces chiffres ne donnent une idée que des chances de survie des plantules aux premiers stades, et non des pourcentages réels de jeunes plantes que l'on pourrait dénombrer sur le sol de la forêt où d'autres facteurs interviennent pour en limiter encore le nombre. En ce qui concerne l'intensité du phénomène de dispersion, nos

observations de terrain sur l'alimentation des Primates nous permettent d'en apprécier certains paramètres dont nous figurons la grandeur sur un schéma d'ensemble (fig. 32).

A. — CONDITIONS D'EXPÉRIMENTATION

Origine du matériel. — Les graines testées proviennent soit de fèces recueillis sur le terrain pendant les périodes d'observation des Primates, soit de contenus intestinaux de quelques individus



Fig. 21. — Plantule de *Desmoncus* sp. issue d'une graine ingérée par *Cebus capucinus*.

abattus en dehors de la réserve de Barro Colorado. Les graines témoins sont celles de fruits récoltés à la même époque (souvent ceux de l'arbre sur lequel se nourrissaient les animaux observés).

Nous avons d'abord tenté une expérimentation avec des animaux captifs, car seule cette méthode permettait de prélever dans le même lot les graines « témoins » et les graines « ingérées ». Mais nous avons été gênés par les différences de comportement entre animaux libres et captifs. En voici un exemple : Les fruits de *Faramea occidentalis*, très abondants en novembre-décembre 1966, étaient alors mangés par les *Cebus* qui avalaient de nombreux noyaux et en recrachaient quelques-uns, sans les

endommager. Seule la pulpe du fruit était rapidement mâchée par l'animal qui passait vivement d'un rameau à l'autre. Par contre, un *Cebus* maintenu en captivité, non seulement n'éprouvait que peu d'attrait pour la pulpe du fruit, mais détruisait frénétiquement presque toutes les graines en les cassant sous ses dents. Seulement 3 % d'entre elles furent retrouvées intactes dans les fèces. L'expérience, dans ce cas, ne reproduisait nullement le phénomène observé dans la nature.

Nous avons donc opéré sur des matériaux recueillis sur le terrain, ce qui présente surtout l'intérêt de compléter les données actuelles sur l'endozoochorie chez les Mammifères qui, presque toutes, proviennent d'expérimentations en conditions artificielles (cf. l'exposé bibliographique dans notre article déjà cité, et plus particulièrement Burton et Andrews, 1948). Par ailleurs, nous avons comparé expérimentalement la germination de graines enrobées de la pulpe de leur fruit avec celle de graines nettoyées et séchées.

Conditions de culture. — Notre « serre » était une vaste cage dont le grillage protégeait les plantules contre les ravages des Mammifères et des Insectes. Située dans la clairière, elle était soumise à un éclaircissement permettant une bonne croissance des jeunes plantes. Les graines étaient semées dans des pots de terre alluviale. Auparavant nous avons stérilisé la terre par étuvage pour éviter toute germination de graines inconnues.

Pour les graines petites et très nombreuses, les tests furent réalisés sur papier filtre humide, en boîte de Pétri, à la température du laboratoire (24° C). En effet, dans la terre, les plantules serrées les unes contre les autres peuvent pourrir très vite sous les fortes pluies ; il devient alors difficile d'atteindre et de chiffrer le pourcentage maximum de germination. Ce dernier mode de culture reste cependant plus proche de ce qui se passe dans la forêt, et nous l'avons conservé pour tous les tests sur des graines pas trop nombreuses. Le semis consiste simplement à enfouir très légèrement dans la terre les graines recueillies dans les fèces, non lavées, ou les graines des fruits témoins, débarrassées ou non de la pulpe.

B. — RÉSULTATS OBTENUS

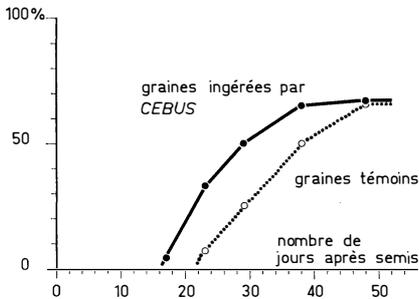
Il n'y a d'endozoochorie que lorsque le pouvoir germinatif des graines ingérées est conservé après passage dans le tube digestif. C'est le cas le plus fréquent, à condition que les graines ne soient pas détruites mécaniquement. Cependant, nous distinguerons deux formes d'endozoochorie : Dans certains cas, il y a seulement augmentation du pourcentage de germination après passage dans le tube digestif, alors que dans d'autres cas c'est le délai de germination qui sera plus court, par rapport aux témoins.

1°) *Germination favorisée.*

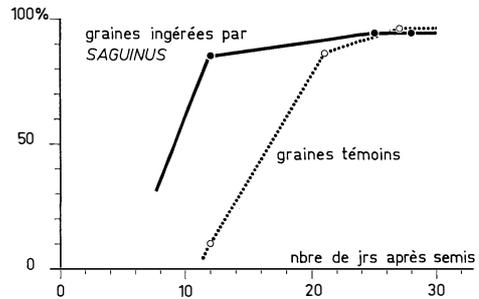
Miconia argentea (Melastomaceæ). — Les *Miconia* sont des arbres qui apparaissent dans les trouées de la forêt, mais qui persistent dans les parties âgées. Leurs fruits sont très petits (100 fruits = 4 g), et contiennent chacun 45 graines (en moyenne).

Les fèces des *Cebus* renferment un nombre élevé de ces graines pendant toute la période de fructification, et un simple calcul à partir de nos données sur l'alimentation permet d'estimer que le groupe A déplace chaque jour plus de 300 000 graines sur plusieurs kilomètres, dans les limites de son territoire (donc en moyenne 150 000 graines par hectare et par an).

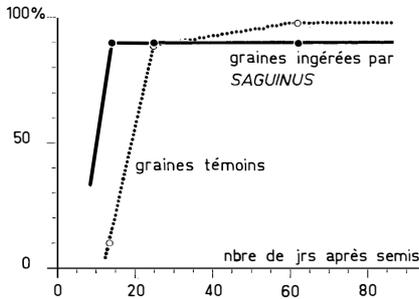
Pourcentage de germination des **22** graines de *MICONIA ARGENTEA*



Pourcentage de germination des **23** graines de *CARDULOVICA PALMATA*



Pourcentage de germination des **24** graines de *GENIPA AMERICANA*



Pourcentage de germination des **25** graines de *TRICHILIA CIPO*

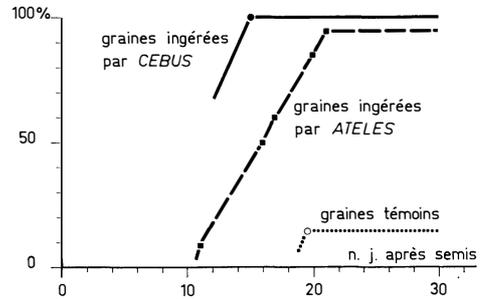


Fig. 22 - 23 - 24 - 25. — Pourcentages de germination et délais de germination des lots de graines ayant été ingérées par des Primates comparés à ceux de lots-témoins de graines extraites des fruits mûrs de la même espèce (et, si possible, de la même plante).

Le pourcentage de germination obtenu sur 200 graines ingérées est pratiquement égal à celui des 224 graines témoins: 67 % et 66 % ; mais les graines ingérées présentent un délai de germination de 10 jours plus court (fig. 22). Cette réduction du délai de

germination après ingestion par les *Cebus*, ne doit cependant pas influencer beaucoup sur les chances de survie des plantules, car les fruits étant mûrs en mars et avril, les graines germeront de toute façon en début de saison des pluies. Ce qui importe, dans ce cas, c'est l'énorme quantité de graines ingérées constituant un « flux de dispersion » sans doute essentiel pour le maintien de ce petit arbre en compétition avec des formes mieux adaptées à la recherche de la lumière.

Cardulovica palmata (Cyclanthaceæ). C'est une des plantes « pionnières » apparaissant en lisière de forêt ou dans les clairières. A Panama, le *Cardulovica* est favorisé par l'homme en maints endroits. Les pousses sont dégagées à la machette, en vue du ramassage des tiges fibreuses utilisées pour la confection des « chapeaux de Panama ». Leurs grosses infructescences rouges en spadices renferment environ 300 petites baies de 0,3 g, avec chacune 80 graines (en moyenne). Ce sont ces graines que nous avons retrouvées en grand nombre dans les contenus stomacaux et intestinaux des Tamarins.

Nos expériences de germination en boîte de Pétri montrent une nette avance de germination pour les graines ingérées : au 12^{me} jour après le semis des 100 graines ingérées, il y a déjà 85 % de belles plantules, alors que quelques unes des 50 graines témoins commencent seulement à lever. Presque toutes les graines finissent pourtant pas germer dans les deux cas (fig. 23).

Le *Saguinus* joue donc essentiellement un rôle de disséminateur de ces plantes qui peuvent repousser localement grâce à leur rhizome. Le flux de graines dispersées dans le domaine vital relativement vaste de cet animal peut atteindre 50 000 à 100 000 graines viables par hectare et par an.

Genipa americana (Rubiaceæ). Le fruit de cette Rubiacée, bien connu comme produit tinctorial, est comestible pour l'Homme. Les graines sont assez grosses mais pourtant nombreuses : environ 160 dans un fruit pesant 75 g.

Nous avons testé le pouvoir germinatif de 72 graines trouvées dans un contenu intestinal de *Saguinus*, et leur délai de germination semble plus court que celui des 160 graines témoins (fig. 24). Toutefois, les conditions d'expérimentation n'étaient pas tout à fait identiques pour les deux lots. Le « flux de dispersion » est beaucoup moindre que dans les cas qui précèdent, du fait que le Tamarin, singe de petite taille, ne peut guère manger plus de quelques portions de fruit. L'intervention d'autres Primates est des plus probables, bien que nous ne l'ayons pas observée.

Trichilia cipo (Meliaceæ). Les graines de *Trichilia cipo* possèdent un arille rouge vif qui ne saurait échapper au regard des singes lorsque la coque jaune d'or des fruits s'ouvre. Les hurleurs,

les sajours et les atèles ont été observés à maintes reprises sur ces arbres au moment de la fructification.

Dix graines ont été recueillies dans les fèces de *Cebus* et 15 dans celles d'*Ateles* ; leur pouvoir germinatif s'est révélé excellent, puisqu'on atteint même 100 % de réussite. Par contre une seule germination a pu être obtenue à partir des 6 graines témoins choisies bien saines (fig. 25). Il semble bien, dans ce cas, que les Primates jouent un rôle déterminant en favorisant la germination de ces graines dont ils assurent aussi la dissémination, mais nos chiffres sont trop faibles pour conclure avec certitude.

Le « flux de dispersion » créé par les trois principales espèces de Primates dont nous parlons, est de l'ordre de 10 000 graines par hectare et par an pour cette espèce.

Faramea occidentalis (Rubiaceæ). En dehors des faibles résultats donnés par l'expérience mentionnée plus haut, 14 graines recueillies dans les fèces de *Cebus* (échantillon fourni par J. Oppenheimer) ont donné 12 germinations. Mais la même proportion a été trouvée pour 10 graines témoins, alors qu'un autre lot de 15 graines ne donnait qu'un pourcentage de germination de 50 %.

Toutes les plantules sont apparues 4 à 9 mois après le semis. En effet, les fruits de *Faramea* mûrissent en fin de saison des pluies et les graines ont une dormance assez longue permettant d'attendre les pluies de l'année suivante. Nous avons pu lever artificiellement cette dormance en faisant subir aux graines un séchage accentué. Sur le sol de la forêt, dès les premières pluies d'avril 1967, les plantules sont apparues en très grand nombre et fort dispersées. Rappelons que la densité de cette plante est parfois très grande : 830 m² de couverture pour 8 000 m². Le *Cebus* est très probablement responsable de cette dispersion pour une très large part.

Spondias Mombin (Anacardiaceæ). La dormance des graines semble, ici encore, être un facteur important mais très variable, une partie d'entre elles germant juste après la fructification en octobre, tandis que d'autres restent quiescentes jusqu'à la prochaine saison des pluies.

Une seule germination a été observée sur 14 graines témoins (probablement à cause de cette dormance, l'expérience n'ayant pas été prolongée). Il se peut que l'ingestion par l'*Alouatta* lève partiellement la dormance, mais nous ne pouvons l'affirmer, notre échantillon étant trop petit (4 graines au total dont 1 germée). L'action de dispersion reste néanmoins certaine.

Inga sp. (Leguminosae). Dans ce cas, comme pour le *Trichilia*, le transit par le tractus digestif de l'animal semble très important pour la reproduction de la plante.

La grande variété d'espèces du genre *Inga* consommées par les sajours ou les atèles ne nous a pas permis de comparer des lots de

graines témoins identiques aux graines testées, puisqu'il était impossible d'identifier spécifiquement les graines récoltées dans les fèces ou les contenus intestinaux. Mais nous avons noté, de façon générale, que les graines extraites des gousses ont toujours très mal germé, et en faible proportion.

Par contre, deux lots vraisemblablement homogènes ont donné un résultat remarquable. Les 47 graines du contenu intestinal de *Cebus* ont germé à 72 %, alors que les 50 trouvées dans l'estomac ne germèrent qu'à 23 % (chiffre déjà supérieur à ce qu'on peut obtenir avec des graines non traitées).

Les Primates, qui sont les seuls Mammifères morphologiquement adaptés à la cueillette des fruits d'*Inga*, jouent donc très certainement un rôle déterminant dans la reproduction de cette espèce dont ils assurent la dissémination des graines (fig. 26). Le transit intestinal permet notamment le décollement de la cuticule qui enveloppe les cotylédons. Ceux-ci seraient protégés contre l'action des sucs digestifs par la présence d'une anti-amylase dont nous avons déjà envisagé le rôle chez les Légumineuses (cf. notre article de 1967 déjà cité).



Fig. 26. — Plantules d'*Inga* sp. issues de graines ayant été ingérées par *Cebus capucinus*. Les graines n'ayant pas subi de séjour dans le tractus digestif germent en très faible proportion.

Dans d'autres cas, l'action sur le pouvoir germinatif est encore moins nette et seul apparaît probable le transport des semences à distance par les singes. C'est le cas pour les espèces suivantes :

Desmoncus sp. (Palmacæ). Les graines trouvées à deux reprises dans les fèces de *Cebus* ont germé 2 mois après le semis. Un seul témoin mûr (matériel rare, conservé pour la collection) a germé 3 mois après le semis. D'autres graines viables ingérées par les *Cebus* ont été collectées par J. Oppenheimer.

Psidium guajava (Myrtaceæ). En 15 jours, les graines de goyave germent pratiquement à 100 %, même lorsque les fruits sont encore verts et durs, tels que les *Ateles* les consomment. Un fruit de 65 g renferme 450 graines qui germent tout aussi bien après ingestion par l'*Ateles*. En période de fructification, la plupart des semences de goyavier étaient dispersées par cette voie et le « flux de dissémination » devait être de l'ordre de 20 000 graines par jour dans le domaine vital des *Ateles* roux. Nous estimons la moyenne à 50 000 graines à l'hectare et par an, mais avec une nette concentration dans la clairière où ces animaux étaient visibles chaque jour.

Cordia nitida (Boraginaceæ). Le « flux de dispersion » est également important pour cette espèce dont le Sajou avale presque toujours les graines ; mais le pourcentage de germination semble très faible. Un lot de 19 graines ingérées par un *Cebus* (échantillon fourni par J. R. Oppenheimer) n'a fourni qu'une seule plantule, tandis que les 19 graines témoins en fournissaient 4.

Il est facile de repérer ces plantules caractéristiques (à cotylédons foliacés) sur le sol de la forêt, et cela permet de constater que la plupart sont localisées à proximité des *Cordia*. La dispersion endozoochorique paraît donc peu importante pour cette espèce.

Ficus sp. (Moraceæ). Chaque figue de quelques grammes contient 100 à 170 graines selon l'espèce et ces graines sont certainement celles qui circulent en plus grand nombre à travers la forêt grâce aux animaux. 300 graines issues d'un contenu intestinal de *Cebus* ont montré que leur pouvoir de germination n'en était pas moins élevé pour cela : elles ont germé à 91 % (272 plantules obtenues en 12 jours). De même la germination des graines provenant de fruits mûrs est toujours très rapide et les pourcentages approchent 90 % (fig. 27). Le *Cebus* agit donc comme disséminateur, ainsi que l'*Ateles* (75 % de germinations). Dans beaucoup de cas, ces deux singes n'avalent que le jus des figues et recrachent la pulpe ; le nombre de graines trouvées dans les contenus intestinaux et les fèces montre que beaucoup d'entre elles sont néanmoins avalées. Le rôle de l'*Alouatta* est différent ; mais l'ensemble de ces animaux arrive à disperser des millions de graines viables (« flux de dispersion » estimé à 5 millions de graines par hectare et par an).

2° Destruction partielle ou totale du pouvoir germinatif

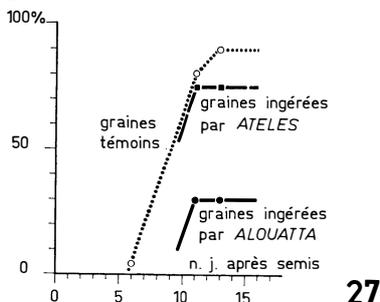
Le passage de graines à travers le tube digestif d'un Primate n'est pas toujours bénéfique, ou même indifférent. Il peut aussi être nocif, bien que le fait soit assez rare à Barro Colorado. La baisse du pouvoir germinatif a toujours été le fait de l'*Alouatta*, notamment sur les espèces de *Ficus*.

Bien que se nourrissant pour une large part sur des fruits immatures, les Hurlleurs semblent leur préférer les fruits mûrs lorsqu'ils sont disponibles, et ils avalent toujours les fruits entiers avec toutes leurs graines.

F. tonduzii. L'ingestion des graines entraîne essentiellement une germination différée (fig. 28), mais le pourcentage de germination reste pratiquement identique à celui des témoins : 84 % et 86 %. Les graines des deux lots (31 graines ingérées et 50 témoins) provenaient des fruits du même arbre, tous bien mûrs.

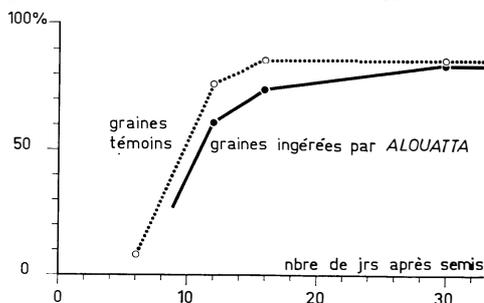
F. obusifolia. Les meilleurs pourcentages obtenus pour les graines mûres de ce « Ficus étrangleur » sont très faibles par

Pourcentage de germination des graines de *FICUS INSIPIDA* n° 534



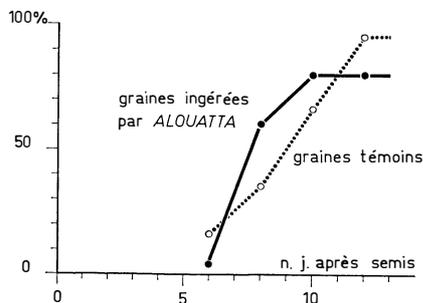
27

Pourcentage de germination des graines de *FICUS TONDUZII* n° 409



28

Pourcentage de germination des graines de *FICUS INSIPIDA* n° 245



29

Fig. 27 - 28 - 29. — Pourcentages et délais de germination des graines du genre *Ficus* après ingestion par *Alouatta palliata*, comparés à ceux de lots-témoins de graines extraites des fruits mûrs collectés sur les mêmes arbres.

rapport à ce que nous avons observé chez les autres *Ficus*, qu'il s'agisse ou non de graines ingérées.

Les 7 % de graines qui peuvent rester viables (1 sur 14 contre 22 sur 100 témoins) après transport endozoochorique par le

Hurlleur constituent cependant un « flux de dispersion » non négligeable, du fait qu'un seul de ces singes peut ingérer quotidiennement 5 000 à 10 000 de ces graines. D'autres agents de dissémination interviennent aussi, parmi lesquels les autres Primates qui provoquent généralement une augmentation du pouvoir germinatif des graines qu'ils ingèrent.

Pour ce *Ficus* dont la plantule se développe sur un arbre-support, le transport endozoochorique est cependant une des phases essentielles du cycle reproducteur, comme dans le cas du Gui (*Viscum album*) de nos régions tempérées dont les graines doivent rester collées aux branches dans les fientes des oiseaux. Le problème du développement de ces formes de *Ficus* n'est cependant pas encore clair. Standley (1933) suppose que plusieurs peuvent prendre une forme épiphyte. Mais en cultivant les différentes espèces, nous avons observé uniquement chez *F. obusifolia* la formation des racines adventives caractéristiques des formes épiphytes.

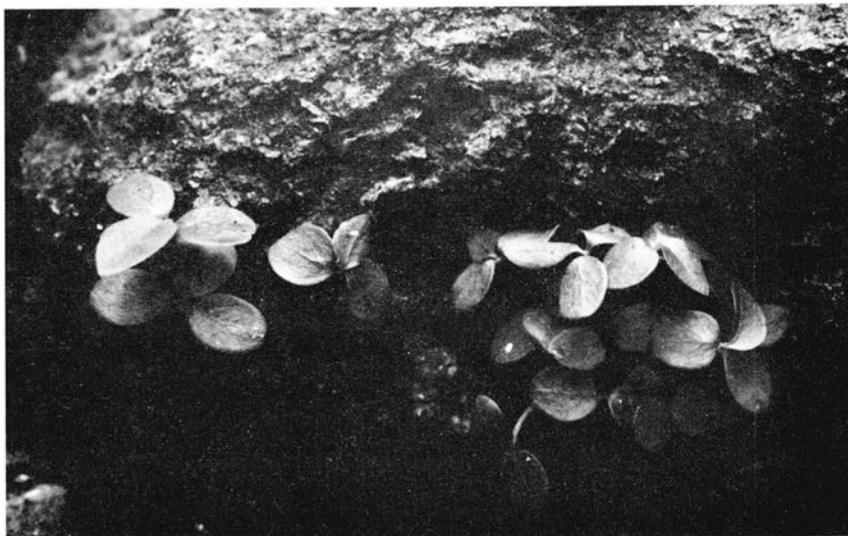


Fig. 30. — Plantules de *Ficus insipida* ($\times 2$ environ) ayant germé sous l'arbre, probablement sans transport endozoochorique.

F. insipida. Une baisse sensible est ici encore enregistrée dans les pourcentages de germination des graines ingérées (4 sur 11 et 40 sur 50) par rapport aux graines témoins (47 sur 52 et 95 sur 100), bien que nos chiffres soient faibles (fig. 29 et 30).

On peut comparer sur deux lots de 100 graines vraisemblablement identiques, le résultat du séjour à plusieurs niveaux du

tractus digestif du Hurlleur. 73 % des graines provenant du contenu stomacal germent contre 23 % seulement de celles recueillies dans le cæcum et dans le côlon. Les fermentations qui s'opèrent à ce niveau où le transit intestinal est ralenti sont probablement la cause de cette destruction du pouvoir germinatif. La figure 27 met en évidence une différence physiologique entre le Hurlleur et l'Atèle chez qui l'ingestion des graines n'a pas entraîné de baisse notable du pouvoir germinatif.

La faible proportion des graines viables qui subsistent dans le total ingéré par l'*Alouatta* n'est pas cependant un handicap aussi important qu'il peut paraître à première vue, étant donné l'immense quantité de graines ainsi transportées. Nous avons observé de plus que l'action d'un Scarabéide (*Canthon angustatus* ?) complète remarquablement le rôle de semeur de l'*Alouatta*. Ce petit Coléoptère, toujours très abondant au voisinage des groupes de hurleurs, enterre toutes les fientes dont il fait des « boulettes » qu'il roule et va cacher sous la litière végétale recouvrant le sol.

Chez *Quararibea asterolepis*, c'est l'*Ateles* qui a une action défavorable sur la viabilité des graines qu'il ingère : 3 plantules seulement ont été obtenues à partir d'un lot de 13 graines ingérées, contre 4 sur 4 pour les témoins. Il est vrai que dans ce cas l'*Ateles* avale rarement les noyaux de ces fruits et contribue à leur dispersion en les rejetant le plus souvent à quelque distance seulement du point de cueillette (synzoochorie).

Pour *Virola*, les 9 graines qui occupaient le cæcum d'un Hurlleur n'ont pas germé ; par contre, une graine provenant de fèces d'*Ateles* l'a fait normalement, comme 7 graines témoins sur 9.

Les graines de *Cupania latifolia* provenant de fèces d'*Alouatta* ou de *Cebus*, n'ont pas germé non plus.

C. — DISCUSSION DES DIVERS CAS DE DISSÉMINATION

La diversité des espèces végétales des forêts denses humides pose le problème de leur mode de dispersion. En ne considérant que l'action des Primates, l'endozoochorie est certainement le mode de dissémination le plus efficace. De nombreuses espèces possèdent des graines qui sont « adaptées à se faire avaler » et aussi à résister au transit intestinal. La dureté de l'endocarpe assure généralement leur protection, mais beaucoup d'autres processus entrent en jeu (mucilage protecteur dans certains cas, présence d'une anti-amylase chez les Légumineuses, etc...).

La dimension des graines avalées ne peut pas excéder la limite compatible avec le diamètre du tube digestif de l'animal transporteur. Par exemple, les noix des palmiers (*Scheelea* et *Astrocaryum*) sont toujours rejetées par les Primates. Un *Cebus* ne pourrait avaler la noix du *Scheelea* qu'il consomme cependant en grande quantité. Mais il lui arrive souvent de la transporter à

quelque distance et de la cogner vigoureusement sur un tronc pour ramollir le mésocarpe avant de le consommer. Il s'agit là d'un exemple de synzoochorie (transport actif des semences par l'animal) très utile au palmier. En effet, les noix de *Scheelea* sont recherchées par les Rongeurs sous les arbres où elles se trouvent en grande quantité après la saison de fructification. Ils les détruisent alors pour se nourrir de l'endosperme et de l'embryon. C.C. Smith a trouvé que 60,7 % disparaissaient de cette façon, et que 1,6 % seulement restaient viables. La plupart des graines dispersées plus ou moins loin par le *Cebus* échapperont au contraire à cette destruction massive (1).

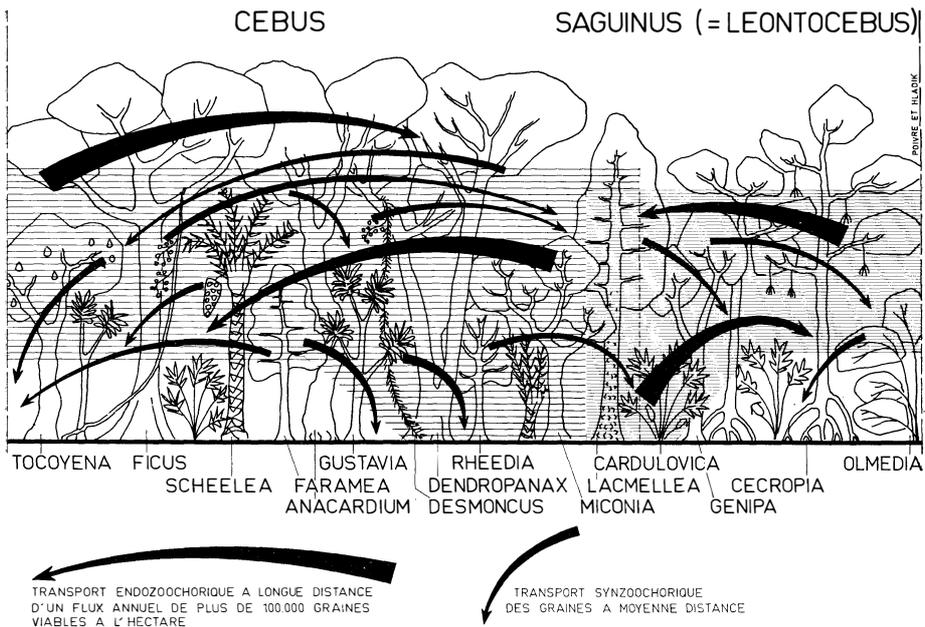
Parmi les divers cas de synzoochorie que nous avons observés, le pouvoir germinatif des graines reste toujours inchangé. Citons



Fig. 31. — Plantules de *Tocoyena Pittieri* issues des graines nettoyées de leur pulpe (disséminées sous cette forme par synzoochorie).

en exemple une Rubiacée, *Tocoyena Pittieri*, fort appréciée des *Ateles* et des *Cebus* qu'on pourrait qualifier de grands semeurs de ces plantes. Ils transportent des fruits mûrs sur plusieurs

(1) Un exemple plus net est constitué par le *Brosimum* dont toutes les graines des fruits qui tombent au sol sont détruites par les Agoutis. Celles qui sont avalées par les Hurlleurs sont en fait les seules qui pourront germer.



uniquement pour la clarté du dessin. Les « flux de dispersion » des semences des principales espèces sont exprimés par des flèches dont la longueur est proportionnelle à la distance de dispersion et dont l'épaisseur indique l'ordre de grandeur de ce flux (nombre de graines viables disséminées par hectare et par an).

une avance sur la date d'apparition des premières plantules ; mais le phénomène le plus conséquent reste l'intensité de ce que nous appelons le « flux de dispersion ».

La figure 32 schématise la plupart des résultats figurant dans notre exposé et montre l'importance du rôle des Primates pour la stabilité de la communauté végétale. Il est certain qu'en leur absence, et à plus forte raison celle des autres Vertébrés, la forêt évoluerait d'une façon différente, quasi imprévisible, car le maintien de beaucoup d'espèces est dû à l'intensité du « flux de dispersion » de leurs semences.

L'hétérogénéité floristique de la forêt de Barro Colorado et, plus généralement, des forêts des régions tropicales et équatoriales, permet une production d'aliments végétaux presque régulière tout au cours de l'année, malgré un cycle climatique assez fortement marqué. Ceci a permis l'établissement de nombreuses formes animales ; celles-ci, en retour, ont contribué et contribuent encore au maintien de la structure de ces forêts. Nos observations permettent de mieux comprendre le mécanisme de ces interactions, en ce qui concerne les Primates.

De leur côté Jackson et Gartlan (1965) travaillant dans l'île

de Lolui (Lac Victoria) ont attiré l'attention sur le rôle de certains singes dans la régénération de la forêt. La variété des végétaux dispersés par les Primates tend à faciliter le renouvellement des associations végétales, et à aider la recolonisation de la savanne par les essences forestières. Dans les deux cas les Mammifères « consommateurs » exercent donc une action capitale sur l'évolution des populations végétales dont ils se nourrissent.

RESUME

Les Primates exercent une action importante sur l'évolution de la forêt de Barro Colorado. C'est le cas, en particulier, du Hurlleur *Alouatta palliata*, du Sajou *Cebus capucinus* et de l'Atèle *Ateles geoffroyi*. Le rôle du Douroucouli *Aotus trivirgatus* n'a pu être précisé, du fait de sa difficulté d'observation, tandis que l'action du Tamarin *Saguinus* (= *Leontocebus*) *geoffroyi* se fait sentir sur la lisière et en forêt secondaire. Un autre Mammifère, le Coati *Nasua narica*, entre partiellement en compétition alimentaire avec les Primates.

Chacune des espèces de singes étudiées a des préférences alimentaires assez nettes, comme le montrent les diagrammes (diététogrammes) établis grâce à des observations de terrain étalées sur une période de 15 mois. Les diverses productions végétales sont dans une certaine mesure complémentaires et les spécialisations constatées ne peuvent être la conséquence du simple hasard, puisque nous avons comparé des animaux différents vivant dans le même milieu. Nous avons essayé d'estimer l'ordre de grandeur des diverses productions végétales et leur cycle annuel de disponibilité.

L'évolution des populations animales est liée à celle de la forêt, mais la réciprocité est également vraie. Au cours des temps l'action des consommateurs animaux a laissé une trace visible dont nous montrons certains aspects actuels. La transformation du type de plusieurs fruits semble encore se poursuivre par ce processus, notamment la variation de la masse de matière emmagasinée dans la graine par rapport à celle de la pulpe servant à attirer l'animal qui disséminera ensuite les semences.

Par ailleurs les Primates contribuent à maintenir la forêt dans sa complexité actuelle grâce à cette action sur la dispersion des espèces végétales. Nous en avons étudié l'impact en tentant de quantifier le « flux de dispersion » des semences et l'influence de l'endozoochorie sur leur pouvoir germinatif.

SUMMARY

The present study is concerned with the relationship between certain tropical mammals and plants. Three platyrrhine primates,

the Howler *Alouatta palliata*, the Capuchin *Cebus capucinus*, and the Spider monkey *Ateles geoffroyi*, were observed at some length in the humid seasonal (mature and old second growth) forest on Barro Colorado Island in central Panama. The Night monkey *Aotus trivirgatus*, was observed more briefly in the same area. A few Central American Squirrel monkeys *Saimiri oerstedii*, were observed in the humid forest along the Panama-Costa Rica border, in the Burrica Peninsula. The Rufous-naped Tamarin, *Saguinus geoffroyi*, primarily a species of younger second growth and edge habitats, was studied both on Barro Colorado and the mainland parts of central Panama. The feeding habits of these primates were compared with those of the partly competitive Carnivore, the Coati *Nasua narica*.

Each species of primate has a specific dietary regime. Each has its own particular preferences. These preferences are not simply « opportunistic » responses to the food available. Different species feed on different things in the same areas.

The availability of foods was measured in several ways, including numerical estimates of fruit production and seasonal cycles.

The development of animal populations is dependent upon that of the vegetation. But the converse is also true ; the development of plant species is dependent upon the animals. This is particularly conspicuous in the case of the fruit forms. Plant species which depend upon animals such as primates for their dissemination tend to have relatively large amounts of edible pulp surrounding the seed itself.

It is evident also that the activities of primates help to maintain the complexity of tropical forest, at least the remarkably scattered (« over-dispersed ») distribution of many plant species. This is primarily due to endozoochory, i.e the ingestion and transportation of seeds without loss (even, in some cases, with increase) of their germinative potential.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à la générosité de la *Smithsonian Institution* qui nous a fourni tous les moyens matériels et l'appui scientifique. Nous avons une particulière dette de gratitude envers le Docteur Martin H. Moynihan, directeur du *Smithsonian Tropical Research Institute* ; il nous a non seulement fait profiter de ses conseils, mais a bien voulu relire notre manuscrit et rédiger lui-même le résumé anglais. Nous ne saurions oublier non plus l'aide apportée par les autres chercheurs de la Station, le personnel administratif et les techniciens.

La rédaction de ce mémoire a été faite, après notre retour, au laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Brunoy (Prof. C. Delamare Deboutteville). La première version du texte a bénéficié des critiques et conseils de M. le Professeur F. Bourlière « convener » de la Section « Productivité Terrestre » du Programme Biologique International. Nous l'en remercions bien vivement. L'illustration de cet article doit beaucoup au talent de M. C. Poivre, qui a collaboré à la conception et à la réalisation des graphiques et des dessins.

NOTE TECHNIQUE :

Les photographies ont été réalisées par les auteurs sur format 24 × 36 mm, avec des optiques de 50 mm type « macro » pour les vues à caractère botanique, et de 500 mm f 5 ou de 135 mm f 2,5 pour les vues d'animaux dans leur milieu (sur film TRI X surdéveloppé).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE, W.C. (1926). — Distribution of animals in a tropical rain-forest with relation to environmental factors. *Ecology*, 7 : 445-468.
- AUBREVILLE, A. (1965). — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, 5 : 153-196.
- BENNET, C.F. (1963). — A phytophysionomic reconnaissance of Barro Colorado Island, Canal Zone. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 145 (7) : 1-8.
- BOURLIÈRE, F., (1952). — Notes de voyage à Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 99 : 1-18.
- BROSSET, A. (1966). — *La biologie des Chiroptères*. Paris, Masson et Cie.
- BURTON, G.W. et ANDREWS, J.S. (1948). — Recovery and viability of seeds of certain southern grasses and lespedeza passed through the bovine digestive tract. *Journal of Agricultural Research*, 76 : 95-103.
- CARPENTER, C.R. (1934). — A field study of the behavior and social relations of Howling Monkeys. *Comparative Psychology Monographs*, 10 (2) : 1-168.
- CARPENTER, C.R. (1935). — Behavior of the Red Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) in Panama. *Journal of Mammalogy*, 16 : 171-180.
- CHAPMAN, F.M., (1939). — *La vie animale sous les tropiques*. Traduction française de H.M. Cercles, Paris, Payot.
- DUBOST, G. (1968). — Les niches écologiques des forêts tropicales sud-américaines et africaines, sources de convergences remarquables entre rongeurs et artiodactyles. *La Terre et la Vie*, 1968 : 3-28.
- EISENBERG, J.-F. et KUEHN, R.-E. (1966). — The behavior of *Ateles Geoffroyi* and related species. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 151 (8) : 1-163.
- ENDERS, R.K. (1935). — Mammalian life Histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bull. Mus. comp. Zool.*, 78 : 385-502.
- ENDERS, R.K. (1939). — Changes observed in the mammal fauna of Barro Colorado Island 1929-1937. *Ecology*, 20 : 104-106.
- HALLÉ, N., LE THOMAS, A. et GAZEL, M. (1967). — Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga (N-E du Gabon). *Biologia Gabonica*, 3 : 3-16.
- HERSHKOVITZ, P. (1958). — A geographic classification of neotropical mammals. *Fieldiana : Zoology*, 36 : 581-620.
- HERSHKOVITZ, P. (1966). — Taxonomic notes on Tamarins, genus *Saguinus* (Callithricidae, Primates), with description of four new forms. *Folia primatologica*, 4 : 381-395.
- HILL, W.C.O. (1957, 1960, 1962). *Primates. Comparative anatomy and taxonomy*. vol. 3, 4 et 5. Edinburgh, University Press.
- 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. et HLADIK, A. (1967). — Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia Gabonica*, 3 : 43-58.
- HUMBOLDT, A. von et BONPLAND, A. (1811). — *Recueil d'observations de Zoologie et d'Anatomie comparée*. Paris, F. Schoel.
- JACKSON, G. et GARTLAN, J.S. (1965). — The flora and fauna of Lolui Island, Lake Victoria. A study of vegetation, men and monkeys. *Journal of Ecology*, 53 : 573-597.

- KAUFMANN, J.H. (1962). — Ecology and Social Behavior of the Coati, *Nasua narica* on Barro Colorado Island, Panama. *University of California, Publications in Zoology*, 60 : 95-222.
- KENOYER, L.A. (1929). — General and successional ecology of the lower tropical rain-forest at Barro Colorado Island. *Ecology*, 10 : 201-222.
- LEVINA, R.E. (1957). — *Mode de dissémination des fruits et des graines*. (En russe). Université de Moscou.
- MAC CLURE (1966). — Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 28 : 182-203.
- MONTOYA MAQUIN, J.M. (1966). — El acuerdo de Yangambi (1956) como base para una nomenclatura de tipos de vegetación en el trópico americano. *Turrialba*, 16 : 169-180.
- MOYNIHAN, M.H. (1964). — Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys.
I - The night monkey (*Aotus trivirgatus*). *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 146 (5) : 1-84.
- MOYNIHAN, M.H. (1968). — Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys.
II - *Saguinus geoffroyi* and some other Tamarins (sous presse).
- NAPIER, J.R. et NAPIER P.H. (1967). — *A handbook of living Primates*. London and New-York, Academic Press.
- ODUM, E.P. (1959). — *Fundamentals of Ecology*. 2d Edition. Philadelphia and London, Saunders.
- OPPENHEIMER, J.R. (1967). — The Diet of *Cebus capucinus* and the effect of *Cebus* on the Vegetation. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 48 : 138.
- OPPENHEIMER, J.R. (1968). — *Behavior and Ecology of the White-Faced Monkey, Cebus capucinus, on Barro Colorado Island, Canal Zone*. Ph. D. Thesis. University of Illinois, Urbana, Illinois, 181 pp.
- RICHARDS, P.W. (1952). — *The Tropical Rain-Forest*. Cambridge, University Press.
- ROBINSON, M.H. (1966). — *Anti-predator adaptations in Stick and Leaf Mimicking insects*. M.S. Thesis. Oxford University. (D-3803).
- SCHNELL, R. (1961). — Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle. Série B* ; II : 137-241.
- SMITH, C.C. (1968). — The Adaptive Nature of Social Organization in the Genus of Tree Squirrel *Tamiasciurus*. *Ecological Monographs*, 38 : 31-63.
- SMYTHE, N. (1969). — Ecological interaction between the Agouti (*Dasyprocta punctata*, Rodentia) and its food plants. (En préparation).
- STANDLEY, P.C. (1928). — Flora of the Panama Canal Zone. *Contribution from the U.S. National Herbarium*, 27 : 1-416.
- STANDLEY, P.C. (1933). — Flora of Barro Colorado Island, Panama. *Contribution from the Arnold Arboretum*, 5 : 178 p.
- THORINGTON, R.W. (1967). — Feeding and Activity of *Cebus* and *Saimiri* in a Colombian forest. *Neue Ergebnisse der Primatologie (Progress in Primatology)*, First Congress of the International Primatological Society. Frankfurt am Main : 180-184.
- WOODSON, R.E. Jr., SCHERY, R.W. et coll. — Flora of Panama. En cours de publication depuis 1937 dans les *Ann. Missouri Bot. Gardens*.