Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro Colorado (Panama)

Claude Marcel Hladik, Annette Hladik, T. Bousset, P. Valdebouze, G. Viroben, J. Delort-Laval

► To cite this version:

Claude Marcel Hladik, Annette Hladik, T. Bousset, P. Valdebouze, G. Viroben, et al.. Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro Colorado (Panama). *Folia Primatologica*, 1971, 16, pp.85-122. hal-00561244

HAL Id: hal-00561244

<https://hal.science/hal-00561244>

Submitted on 26 Oct 2011

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.

Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama)

Résultats des analyses quantitatives

C. M. HLADIK, A. HLADIK, J. BOUSSET, P. VALDEBOUZE,
G. VIROBEN et J. DELORT-LAVAL

Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle, Brunoy,
et Institut national de la Recherche agronomique, Jouy-en-Josas

The Diet of the Primates on the Barro-Colorado Island (Panama)

Abstract. Food samples representing the natural diet of 4 species of New World monkeys have been analyzed. The results, integrated according to field observations, show clear differences between species, especially in the manner of balancing amino-acids composition and proportion of reducing glucids. The 'complementary fraction' of these diets mostly correlates feeding behavior which involves, for certain species, detection of foodstuffs spread over large home ranges, following conditioning by soluble components.

Key Words
New World monkeys
Amino-acids and glucids
Feeding behavior
Diet

Une étude des régimes alimentaires naturels des Primates d'Amérique centrale a déjà été publiée par deux d'entre nous [HLADIK et HLADIK, 1969]. Depuis lors, nous avons pu procéder aux analyses des matériaux alimentaires qui ont été collectés et fixés. D'après les données obtenues, qui restent encore fragmentaires à cause de difficultés techniques et financières, nous tenterons d'établir un bilan constituant la première description objective du régime alimentaire de Primates à l'état sauvage.

Définition du régime alimentaire des Primates étudiés

Nous résumerons ici les résultats obtenus dans l'étude mentionnée ci-dessus. Le travail de terrain a été effectué sur l'île de Barro-Colorado (Panama), fin 1966 et en 1967. On a observé une certaine variabilité dans le régime alimentaire de chaque espèce, fonction des disponibilités au cours du cycle annuel des végétaux dans la forêt sempervirente semi-décidue qui re-

couvre l'île. Mais la comparaison des différentes espèces montre une stabilité assez bonne dans les proportions des divers éléments naturels dont elles font leur nourriture, ainsi que des choix très spécifiques que seule l'analyse pouvait expliciter.

Chez le Hurlleur à manteau, *Alouatta palliata*, une importante proportion de feuillages (40%) entre dans le régime naturel, complétée par des fruits dont beaucoup (du genre *Ficus*) sont consommés immatures.

Une liste restreinte peut inclure toutes les espèces végétales procurant 80% de la quantité brute ingérée par les animaux observés au cours du cycle annuel:

<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 bernadettiae</i>	<i>Virola panamensis</i>

Chez l'Atèle roux, *Ateles geoffroyi* (espèce réintroduite à Barro-Colorado), la proportion des feuillages est beaucoup moindre (20%) alors que les fruits constituent la nourriture de base. La liste suivante tend à inclure les espèces procurant 80% du total ingéré pendant la période d'observation:

<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>

Le Sajou capucin, *Cebus capucinus*, est beaucoup moins sélectif dans son choix d'aliments végétaux, et les espèces végétales de la liste suivante ne procurent qu'environ 60% du total ingéré pendant la période d'observation:

<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 monbin</i>	<i>Inga</i> spp.	<i>Alibertia edulis</i>
<i>Annona spraguei</i>	<i>Miconia argentea</i>	<i>Faramia 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>Doliocarpus</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>Hybanthus anomalus</i>

Ce sont surtout les fruits de ces espèces, ou certaines fractions des fruits, que le Sajou consomme (65% du total), complétés par 15% d'éléments du feuillage et environ 20% de proies animales.

Nous ne ferons que mentionner ici les 2 autres espèces dont on a fait une description fragmentaire du régime alimentaire: le Tamarin à nuque rousse, *Saguinus geoffroyi*, et le Douroucoul, *Aotus trivirgatus*, toutes deux d'un type insectivore-frugivore sur lequel nous reviendrons au cours de la discussion.

Composition des aliments naturels choisis comme échantillons

Nous disposons des échantillons d'aliments naturels fixés par l'alcool à 96° bouillant au moment même des observations de terrain¹. A cause de leur nombre élevé et des difficultés déjà mentionnées, seule une partie de ces échantillons a été analysée. Il était, de toutes façons, impossible d'inclure la totalité des matériaux naturels utilisés par les Primates, et c'est pour cette même raison que les premières descriptions des régimes alimentaires naturels n'ont porté que sur une fraction (60 à 80%) du total des observations. Nous étudions ici la composition des matériaux correspondant à environ 70% du poids frais de la fraction décrite. Mais certaines analyses déjà publiées par d'autres auteurs nous permettent de compléter ces données.

A. Techniques d'analyse

Préparation des échantillons

Les éléments figurés ont été séparés de la solution alcoolique par filtration, séchés jusqu'à poids constant, puis broyés et soumis à l'analyse.

Une partie de la fraction liquide a été évaporée pour déterminer sa teneur en matière sèche; sur une autre partie ont été dosés les glucides et les matières azotées.

1. Techniques standard

Ces techniques sont celles couramment utilisées pour l'analyse des aliments des animaux domestiques. Leurs principes sont brièvement rappelés ci-dessous.

¹ La technique de fixation consiste à faire bouillir 15 min dans l'alcool à 96° sous réfrigérant à reflux, les matériaux fraîchement collectés et découpés en fragments de faible volume. Le volume d'alcool ajouté est approximativement équivalent à 5 fois le volume de l'échantillon à fixer, et cet alcool doit se trouver à une température proche du point d'ébullition au moment où l'échantillon y est plongé.

Matières azotées. Après concentration éventuelle des extraits liquides au bain-marie, l'azote organique est minéralisé par l'acide sulfurique en présence d'un catalyseur. L'azote ammoniacal formé est déplacé par l'hydroxyde de sodium, distillé, recueilli dans une solution d'acide borique et dosé par une solution titrée d'acide sulfurique. Le taux de matières azotées est obtenu en multipliant la teneur en azote par le coefficient conventionnel de 6,25.

Matières grasses. Le produit est extrait 6 h à chaud par l'oxyde diéthylique. L'extrait, pesé après évaporation du solvant, constitue les matières grasses.

Calcium. Après minéralisation du produit par voie sèche, le calcium est précipité sous forme d'oxalate, séparé, lavé et traité par l'acide sulfurique. L'acide oxalique ainsi libéré est dosé par une solution titrée de permanganate de potassium.

Phosphore. Après minéralisation du produit par voie sèche, le phosphore est précipité sous forme de phosphomolybdate de quinoléine qui, après dessiccation à 250 °C, renferme 1,40% de phosphore.

Matières celluloses. Elles sont dosées par la méthode de la station agronomique de Weende. La substance est traitée successivement par des solutions bouillantes d'acide sulfurique et d'hydroxyde de sodium de concentrations déterminées. Le résidu de ces 2 hydrolyses, après déduction des matières minérales, représente les matières celluloses.

Glucides totaux. La méthode est celle de HAGEDORN et JENSEN [1923]. Elle utilise la propriété des glucides de réduire, en milieu alcalin, le ferricyanure de potassium en ferrocyanure. L'excès de ferricyanure ajouté est réduit par l'acide iodhydrique. L'iode dégagé est dosé par une solution titrée d'hyposulfite de sodium. La table établie par les auteurs permet de déduire, de la quantité d'hyposulfite utilisé, la teneur en glucose.

Ce dosage est effectué directement sur les fractions liquides après hydrolyse par l'acide sulfurique et neutralisation.

Les produits solides sont épuisés par l'eau à 40 °C. Les extraits sont déféqués et soumis à l'hydrolyse.

2. Fractionnement et dosage des glucides

Extrait alcoolique. Il est constitué par les produits solubilisés lors de la fixation de l'échantillon. Du fait des variations de la teneur en eau des échantillons frais, le titre final de l'alcool est légèrement variable mais peu différent de 90°.

L'extrait est déféqué par le mélange ferrocyanure de potassium à 15% et acétate de zinc à 30%; après hydrolyse (SO_4H_2 ; 0,2 N) et neutralisation, son pouvoir réducteur est déterminé par la méthode de HAGEDORN et JENSEN [1923].

Extrait aqueux. On place 0,7 g de produit sec dégraissé dans 200 ml d'eau à 40 °C pendant 1 h, puis on décante et on extrait à nouveau avec 200 ml d'eau à 40 °C pendant ½ h. L'extrait, après défécation, est hydrolysé (SO_4H_2 ; 0,2 N) et neutralisé; son pouvoir réducteur est déterminé par réduction du sulfate de cuivre selon SOMOGYI [1952], le cuivre réduit étant dosé colorimétriquement par l'arséniomolybdate d'ammonium selon NELSON [1944].

Hémicelluloses, cellulose et lignine. D'une partie aliquote de produit sec dégraissé, on isole, en extrayant par un détergent neutre (lauryl sulfate de sodium) en solution tamponnée à pH 7, un résidu constitué essentiellement par les glucides des parois végétales.

Ce résidu est soumis à une hydrolyse de 3 h par l'acide sulfurique normal à ébullition sous reflux. Dans ces conditions, seules les hémicelluloses sont hydrolysées.

Pour hydrolyser la cellulose, on soumet le résidu précédent à l'action de l'acide sulfurique à 72% à froid pendant 4 h, puis à une hydrolyse de 2 h à l'ébullition dans l'acide sulfurique à 5%. Le résidu organique de cette dernière hydrolyse représente la lignine brute.

Le pouvoir réducteur des deux hydrolysats est déterminé colorimétriquement par la méthode de SOMOGYI-NELSON. Il est exprimé en glucose et doit être multiplié par 0,9 pour obtenir les teneurs en hémicelluloses et cellulose.

Chromatographie des différentes fractions. Les hydrolysats de toutes les différentes fractions sont neutralisés à pH 7. Après concentration par évaporation sous vide, le résidu est repris dans de la pyridine anhydre, et les oses sont silylés par le mélange HMDS-TMCS.

Les oses silylés sont séparés par chromatographie en phase gazeuse sur une colonne de Chromosorb W HMDS imprégné de 3% de SE 52, ayant 2,5 m de longueur et 2 mm de diamètre intérieur. L'analyse est réalisée en conditions isothermes à 146 °C, la détection se faisant par ionisation de flamme.

3. Fractionnement et dosages des acides aminés

Les acides aminés sont dosés après hydrolyse chlorhydrique (24 h à 130 °C) par chromatographie sur colonne de résine échangeuse d'ions [SPACKMAN *et al.*, 1958], à l'aide d'un analyseur automatique.

Les acides aminés acides et neutres sont séparés en 3 h sur une colonne de 50 cm de long et 9 mm de diamètre de résine XX8-60-0 (Phoenix Precision Instrument), à la température de 52 °C, puis ils sont élués par des solutions-tampon de citrate de sodium 0,2 N (pH 3,25 et 4,25). Le débit utilisé est de 80 ml/h, et le changement de tampon est effectué 84 min après le début de l'élution.

Les acides aminés basiques sont séparés en 80 min au moyen d'un tampon citrate de sodium 0,35 N (pH 5,40), sur une colonne de 5 cm de long et 9 mm de diamètre de résine XX8-10-0 maintenue à la même température. Le débit utilisé est de 60 ml/h.

Les acides aminés soufrés et le tryptophane n'ont pas été dosés dans la première série d'échantillons.

4. Comparaison de ces techniques à celles qui sont utilisées dans les travaux classiques de nutrition animale

Les méthodes générales sont celles classiquement utilisées en Europe pour le contrôle des aliments des animaux domestiques. Elles fournissent des résultats très comparables à ceux que l'on peut obtenir par les méthodes recommandées par l'AOAC² auxquelles se réfèrent les auteurs anglo-saxons ainsi que BUSSON [1965].

Dans la plupart des travaux publiés, les glucides totaux ne sont pas dosés, mais calculés par différence. Les données dont nous disposons sont donc, sur certains points, plus précises que celles utilisées par les auteurs antérieurs. Nous insisterons en particulier sur l'originalité des informations qu'apportent le fractionnement et l'analyse des glucides par chromatographie en phase gazeuse. La chromatographie n'est pas quantitative, mais elle permet de déterminer la composition centésimale d'un mélange d'oses. Ceci peut considérablement améliorer nos connaissances sur des éléments qui sont les plus importants quantitativement, dans le régime naturel, et, par suite, autoriser la comparaison de types de régimes que la seule observation directe, sur le terrain, ne permet pas toujours de différencier.

² Association of Official Analytical Chemists.

Tableau I. Composition des échantillons alimentaires formant le régime naturel des Primates d'Amérique centrale. Les données complémentaires reprises dans la bibliographie ont été indiquées séparément (tab. IV) parce que les chiffres indiqués ne sont pas toujours comparables à cause de méthodes d'analyse différentes. (Le signe > correspond à des échantillons dont une fraction soluble, trop petite, n'a pas été analysée)

	Humidité %	Pourcentage du poids sec			
		Matières azotées	Matières grasses	Glucides réducteurs	Matières cellulosiques
Anacardiaceae					
<i>Spondias mombin</i>					
508, fruit	83	> 2,8	0,7	57,4	3,8 ¹
493, fruit	76		1,3	44,8	
Apocynaceae					
<i>Lacmellea edulis</i>					
256, fruit	67	3,7	3,6	34,4	
<i>Thevetia nitida</i>					
439, fruit	87	> 1,9	4,0	32,5	5,0
Bombacaceae					
<i>Ceiba pentandra</i>					
498, bourgeons	77	25,3	1,2	19,5	
<i>Ochroma limonensis</i>					
251, fruit vert	75			54,7	
Boraginaceae					
<i>Cordia nitida</i>					
298, fruit total	75	13,9	0,2	5,7	
Burseraceae					
<i>Protium sessiliflorum</i>					
549, jeunes feuilles	80			15,1	
Dilleniaceae					
<i>Dolioscarpus</i> sp.					
514, fruit	90			> 56,7	
Flacourtiaceae					
<i>Hasseltia floribunda</i>					
430, fruit	78			30,2	
Guttiferae					
<i>Rheedia edulis</i>					
400, fruit	80			> 56,8	
Leguminosae					
<i>Dipteryx panamensis</i>					
441, fruit immature	68	10,6	3,2	10,8	9,5
441, fruit mûr	38	> 4,4	1,4	41,5	5,9 ¹

	Humidité %	Pourcentage du poids sec			
		Matières azotées	Matières grasses	Glucides réducteurs	Matières cellulosiques
Moraceae					
<i>Cecropia peltata</i> 392, fruit mûr	73	≥ 5,0	2,3	36,4	5,8 ¹
<i>Cecropia</i> sp. jeunes feuilles	77	12,5	2,1	24,6	
<i>Ficus insipida</i> 260, fruit mûr	62	4,5	2,8	37,8	
<i>Ficus insipida</i> type à gros fruit					
74, fruit immature	86	≥ 6,6	4,2	8,8	8,6
532, fruit mûr	75	6,1	2,2	22,4	
83, fruit mûr	77	≥ 4,5	3,5	30,1	12,2
<i>Ficus tonduzii</i> 409, fruit mûr	78	≥ 5,9	4,8	12,5	19,2 ¹
<i>Perebea xanthochyma</i> 414, fruit	83	11,0	2,3	26,2	7,6
Myrtaceae					
<i>Eugenia purpurea</i> 515, fruit	77			38,7	
<i>Psidium guajava</i> 518, fruit	76	4,8	3,4	18,2	
Palmaceae					
<i>Astrocaryum standleyanum</i> 408, mésocarpe	77	≥ 3,0	1,0	≥ 49,6	
<i>Scheelea zonensis</i> 393, mésocarpe	58	≥ 2,8	55,9	≥ 7,2	
<i>Socratea durissima</i> 280, mésocarpe	73	≥ 5,4	1,3	≥ 30,4	
Rubiaceae					
<i>Alibertia edulis</i> 49, fruit complet	62	≥ 6,8	1,6	12,7	16,8
<i>Genipa americana</i> 391, fruit	82			54,3	
Indéterminé					
442, fruit	69	15,9	0,8	31,6	
471, fruit	58	4,5	0,5	6,0	15,5

¹ Somme hémicelluloses + cellulose vraie.

B. Résultats des analyses

Dans le tableau I figurent les résultats de nos analyses des constituants majeurs. Les éléments végétaux analysés sont classés dans l'ordre alphabétique des familles et les numéros de référence correspondent à ceux des spécimens de A. HLADIK déposés à l'herbier de Paris (Muséum national d'Histoire naturelle), ainsi qu'à celui de Washington (Smithsonian Institution).

1. Matière sèche, matière organique et matières minérales

Les échantillons végétaux provenant d'une forêt dense humide sont généralement caractérisés par une forte teneur en eau. Le taux de matière sèche est donc, à l'inverse, assez bas et voisin de 25% en moyenne. Des teneurs plus faibles se trouvent dans des fruits ou certaines de leur fractions (pulpe). La teneur en matière minérale n'a été déterminée que dans un petit nombre de cas et ne montre pas de différence notable avec les données moyennes connues.

Dans le tableau II figurent les taux calculés de calcium et de phosphore. Pour pouvoir établir des comparaisons, nous avons complété ce tableau par un échantillonnage de plantes tropicales, repris dans la bibliographie, dont nous avons exprimé les taux de calcium et de phosphore par rapport au poids de matière sèche.

Le taux de phosphore est assez constant et faible; c'est surtout la teneur en calcium qui peut devenir très forte dans certaines catégories de végétaux, entraînant une hausse du rapport Ca/P. Par contre, si nous prenons des échantillons alimentaires d'origine animale (nous nous référons pour cela aux données sur les acridiens de UVAROV [1966] ainsi qu'au travail de LE CLERC *et al.* [1967] concernant une chenille alimentaire, ces deux types de proies représentant bien la fraction d'origine animale du régime des singes que nous étudions), le rapport Ca/P est alors inversé et le taux de phosphore peut atteindre des valeurs élevées, alors que le taux de calcium est faible. Citons les chiffres, en pourcentage de matière sèche: pour le criquet *Schistocerca paranensis*: Ca de 0,01 à 0,02%; P de 0,70 à 1,40%; pour la chenille *Anathepanda infracta*: Ca 0,05%; P 0,22%.

2. Protides, lipides et glucides réducteurs

Les teneurs en matières azotées des échantillons végétaux sont, comme prévu, généralement faibles. A signaler toutefois les teneurs élevées des fruits de *Cordia nitida* et de l'échantillon 442, et surtout des bourgeons de *Ceiba pen-*

Tableau II. Le calcium et le phosphore dans quelques échantillons alimentaires; comparaison avec les données courantes de la bibliographie

	Pourcentage de la matière sèche	
	Calcium	Phosphore
<i>Dipteryx panamensis</i> (Leguminosae), fruit mûr	0,44	0,21
<i>Ficus insipida</i> (Moraceae), fruit mûr	0,97	0,22
<i>Ficus tonduzii</i> (Moraceae), fruit mûr	1,52	0,26
<i>Alibertia edulis</i> (Rubiaceae), fruit mûr	0,18	0,29
Echantillon No. 471 (non déterminé), fruit mûr	0,31	0,30
<i>Mangifera indica</i> (Anacardiaceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	0,17	0,17
<i>Spondias mombin</i> (Anacardiaceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	0,20	0,33
<i>Adansonia digitata</i> (Bombacaceae), feuille [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	2,57	0,30
<i>Adansonia digitata</i> (Bombacaceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	0,35	0,12
<i>Bombax angulicarpum</i> (Bombacaceae), feuille [d'après BUSSON, 1965]	1,38	0,16
<i>Durio zibethinus</i> (Bombacaceae), fruit [d'après STANTON, 1966]	0,02	0,12
<i>Artocarpus communis</i> (Moraceae), fruit [d'après BUSSON, 1965]	0,06	0,13
<i>Ficus gnaphalocarpa</i> (Moraceae), feuille [d'après BUSSON, 1965]	2,48	0,08
<i>Ficus gnaphalocarpa</i> (Moraceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	1,14	0,29
<i>Ficus platiphylla</i> (Moraceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	1,02	0,33
<i>Musa sapientum</i> (Musaceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	0,04	0,17
<i>Psidium guajava</i> (Myrtaceae), fruit [d'après TOURY <i>et al.</i> , 1967]	0,22	0,22

Tableau III. Fractions glucidiques solubles des échantillons alimentaires analysés (fruits);
FRU = fructose; GLU = glucose

	Alcool-soluble			Hydrosoluble			Pourcentage total soluble
	% du	Composition		% du	Composition		
	poids	centésimale		poids	centésimale		
	sec	FRU	GLU	sec	FRU	GLU	
<i>Socratea durissima</i>	30,4	52,0	61,6				
<i>Scheelea zonensis</i>	7,2	35,7	64,3				
<i>Astrocaryum standleyanum</i>	49,6	51,3	48,7				
<i>Cecropia peltata</i>	33,1	46,8	53,2	3,3	26,1	73,9	36,4
<i>Spondias monbin</i>	50,4	56,9	43,1	7,0	52,7	47,3	57,4
<i>Dipteryx panamensis</i>	24,1	70,4	29,4	17,4	54,7	45,3	41,5
<i>Ficus tonduzii</i>	9,6	38,4	61,6	2,9			12,5

tandra. Il est bien connu que les taux de protides des échantillons d'origine animale sont nettement plus élevés. A titre comparatif, mentionnons les teneurs en protides de l'insecte et de la larve dont nous parlons ci-dessus (mêmes références): *Schistocerca paranensis*: 51,1% du poids sec; *Anathepanda infracta*: 57,6% du poids sec.

De la même façon, les lipides, qui se trouvent toujours en faible quantité dans les échantillons végétaux que nous avons analysés (exception faite de *Scheelea zonensis* dont nous reparlerons), sont beaucoup plus abondants dans la matière animale: *Schistocerca paranensis*: 18,4% du poids sec; *Anathepanda infracta*: 29,9% du poids sec.

Ajoutons une remarque intéressante concernant la fraction lipidique de ce dernier échantillon que LE CLERC *et al.* [1967] ont analysée en détail: Elle contient des acides gras insaturés en grande quantité (acides gras insaturés/acides gras totaux = 55/100) en particulier l'acide linoléique dont l'intérêt a été montré par OWREN *et al.* [1964].

Les glucides réducteurs dont les teneurs figurent au tableau I représentent des substances plus ou moins sucrées aux chaînes moléculaires relativement courtes. Nous avons déjà fait remarquer que ces chiffres ne correspondent pas aux taux de glucides exprimés par la plupart des auteurs en faisant la différence avec les autres fractions, et appelés extractifs non-azotés. On notera

leur teneur toujours élevée dans les fruits même de saveur peu sucrée, alors qu'ils ne représentent qu'environ 2% de l'échantillon animal *Anathepanda infracta*.

3. Les fractions glucidiques et cellulosiques

Fractions solubles. Le taux de glucides solubles est généralement élevé dans les fruits (tab. III), sauf pour le mésocarpe de *Scheelea zonensis* surtout riche en lipides. Un échantillon de *Ficus* (*F. tonduzii*) présente néanmoins un taux assez bas (dû en partie à la présence de nombreuses graines qui n'ont pas été séparées de l'échantillon à analyser). La plus grande partie de ces glucides est alcool-soluble, et, par conséquent, constituée d'oses simples et d'oligosaccharides. On remarque le cas du *Dipteryx panamensis*, beaucoup plus riche en chaînes glucidiques assez longues pour être seulement solubles à l'eau.

On peut se référer encore au tableau XII où est regroupé l'ensemble des résultats concernant les éléments alcool-solubles, pour faire les mêmes constatations et classer le genre *Ficus* parmi les fruits ayant la plus faible teneur en glucides à chaînes courtes, en particulier les *Ficus* immatures dont la teneur est inférieure à celle des échantillons de feuilles.

Dans la composition des extraits, le glucose et le fructose étant le plus souvent en concentrations voisines, la fraction alcool-soluble doit donc contenir une forte proportion de saccharose, qui explique la saveur sucrée fréquemment constatée. Chez le *Ficus* et le *Scheelea*, le glucose domine sous forme libre ou d'oligosaccharides, alors que pour le *Dipteryx*, c'est le fructose qui prédomine.

La figure 1 montre qu'en dehors des oses, la fraction alcool-soluble d'un échantillon de *Ficus* contient de nombreuses substances non identifiées sur le

Tableau IV. Constituants glucidiques des parois cellulaires de quelques fruits analysés (% du poids sec)

	Hémicellulose	Cellulose	Lignine
<i>Cecropia peltata</i>	3,03	2,80	27,27
<i>Spondias monbin</i>	2,37	1,43	2,59
<i>Dipteryx panamensis</i>	3,47	2,43	2,77
<i>Ficus tonduzii</i>	7,66	11,57	12,20

Fig. 1. Chromatographie des oses d'un extrait alcoolique de fruit de *Ficus tonduzii*. AR = arabinose; XYL = xylose; FRU = fructose + mannose; GAL = galactose + mannose + glucose; GLU = glucose (voir commentaire dans le texte).

chromatogramme et apparentées vraisemblablement aux groupes des alcools et des acides organiques. Les autres échantillons analysés renferment moins de substances indéterminées.

Il pourrait être intéressant d'étudier les oligosaccharides, à la fois pour la connaissance du végétal et pour l'effet qu'ils peuvent exercer sur le comportement alimentaire de l'animal [DIAMANT *et al.*, 1963].

Constituants glucidiques des parois cellulaires. Dans le tableau IV, on remarque que les taux d'hémicelluloses et de cellulose sont faibles, sauf pour le *Ficus*. La forte proportion de lignine dans le fruit du *Cecropia* semble due essentiellement à la présence des petites graines très résistantes qui ne sont pas attaquées au cours des différentes hydrolyses opérées (de même d'ailleurs qu'elles ne sont pas attaquées au cours du transit digestif chez les singes). Chez le *Ficus* qui contient aussi des graines dures, la plus forte teneur en cellulose pourrait provenir d'une résistance moins grande des enveloppes des graines.

Tableau V. Compositions centésimales des hémicelluloses et cellulose dans quelques échantillons de fruits analysés

Fraction	Arabinose	Xylose	Mannose	Galactose	Rhamnose	Glucose
<i>Cecropia peltata</i>						
Hémicellulose	42,1	38,8	2,0	11,3	2,3	3,8
Cellulose		12,8	3,3	7,5	3,5	73,0
<i>Spondias monbin</i>						
Hémicellulose	50,1	17,4	1,9	17,8		12,8
Cellulose		4,5	4,0	1,3		90,1
<i>Dipteryx panamensis</i>						
Hémicellulose	37,4	42,3	1,2	10,5	3,7	4,9
Cellulose		12,6	3,2	4,4	1,6	78,2
<i>Ficus tonduzii</i>						
Hémicellulose	19,8	53,3	2,5	16,4	3,7	4,2
Cellulose		12,8	6,2	0,7		80,3

Compositions centésimales des hémicelluloses et cellulose. La composition des hémicelluloses (tab. V) révèle des taux assez élevés d'arabinose, mais ceci provient certainement du fait que les substances peptidiques riches en arabinose sont dosées avec les hémicelluloses lors du fractionnement appliqué. Au contraire, le *Ficus* possède un taux de xylose élevé, taux que l'on trouve dans des hémicelluloses de produits résistants comme les pailles de céréales ou le bois. Ceci confirmerait qu'elles sont issues des graines.

Si l'on fait exception du *Ficus*, on peut penser que les hémicelluloses de ces échantillons peuvent être assez facilement digérées par des animaux posédant une flore hémicellulolytique.

Les hémicelluloses du *Spondias* sont assez riches en glucose qui pourrait avoir pour origine l'attaque partielle de la cellulose. Ce phénomène se produit fréquemment dans l'analyse des fourrages, lorsque les hémicelluloses possèdent de faibles taux de xylose, ce qui reflète une structure moléculaire plus ramifiée.

Les celluloses ont des compositions classiques pour des végétaux, puisqu'elles contiennent de 78% à 90% de glucose. La présence de galactose

Tableau VI. Concentrations relatives en acides aminés dans les échantillons analysés. Les résultats des 3 échantillons marqués d'un astérisque proviennent des analyses effectuées par M. J. BAUDET (Laboratoire des Protéines et des Acides aminés; INRA, Versailles). Nous mentionnons, pour comparaison, les valeurs trouvées dans la protéine de l'œuf entier de poule [d'après BUSSON, 1965] ainsi que 3 autres résultats importants figurant dans la bibliographie

	<i>Ceiba pentandra</i> , bourgeons		<i>Lacmellea edulis</i> , pulpe de fruit		<i>Psidium guajava</i> , fruit entier		<i>Ficus insipida</i> , 532, fruit		<i>Ficus insipida</i> , 260, fruit		<i>Ficus insipida</i> *, 534, fruit		<i>Ficus insipida</i> *, 534, jus du fruit		<i>Ficus obtusifolia</i> *, fruit		<i>Ficus gnaphalocarpa</i> , feuilles [cf. BUSSON, 1965]		moyenne des feuilles [cf. BUSSON, 1965]		<i>Anathepanda infracta</i> , [cf. LE CLERC et al., 1967]		Oeuf entier de poule [cf. BUSSON, 1965]	
Alanine	4,3	4,8	4,1	4,9	5,0	3,9	3,2	4,1	6,0	5,2	6,5	6,7												
Arginine	5,2	5,2	8,3	5,8	7,0	3,8	2,7	4,0	5,0	4,8	4,2	6,1												
Aspart. (ac.)	7,6	9,0	8,4	9,3	9,6	7,9	6,2	7,6	9,7	10,1	10,1	10,7												
Cystine						~0,3	~0,4	~0,3	1,9	1,5	3,0	2,3												
Glutam. (ac.)	8,9	8,3	12,1	10,2	11,2	8,9	8,2	9,3	10,1	10,9	12,8	13,6												
Glycine	4,2	4,4	5,7	5,4	5,7	4,2	3,6	4,9	6,0	5,0	5,2	3,8												
Histidine	1,8	4,1	2,2	2,0	1,8	1,6	0,6	2,0	1,9	2,0	3,1	2,4												
Isoleucine	4,0	4,1	3,3	4,4	4,4	3,4	2,3	3,4	5,0	4,3	4,6	5,6												
Leucine	6,8	6,1	6,3	6,9	7,1	5,6	3,6	6,0	9,2	7,4	6,2	8,8												
Lysine	5,2	5,8	2,2	4,7	3,3	3,3	2,3	3,6	5,2	4,8	6,4	6,8												
Méthionine						~0,9	~0,6	~0,8	1,7	1,7	1,8	3,5												
Phénylalanine	3,8	4,6	3,9	4,6	4,4	4,4	2,3	4,0	5,7	5,1	6,0	6,0												
Proline	3,5	5,8	4,0	4,9	5,1	4,0	3,0	4,5	5,3	5,3	5,5	5,1												
Sérine	3,9	4,4	4,1	4,8	4,9	3,9	3,4	4,4	4,8	4,1	4,6	7,8												
Thréonine	3,8	4,2	3,2	4,2	4,2	3,3	2,8	3,6	4,8	4,1	4,3	5,1												
Tryptophane									1,2		1,3	1,4												
Tyrosine	3,1	4,1	2,5	3,9	3,8	2,6	2,9	2,3	4,0	3,6	8,1	4,3												
Valine	5,3	5,3	4,7	5,9	6,0	4,3	3,0	4,2	6,7	5,4	6,0	6,7												

en quantité notable dans les fruits de *Cecropia* est certainement due à une hydrolyse des galactanes des graines.

Les quelques données qui existent sur ces sujets dans la bibliographie [groupées par WHEMER, 1929, 1931] sont difficilement comparables aux nôtres,

du fait que l'on est peu renseigné sur la composition générale, l'état de maturité, et même parfois sur la fraction exacte de la plante qui est analysée.

4. Les acides aminés

Les teneurs en acides aminés des échantillons analysés figurent dans le tableau VI. Une série complémentaire d'analyses a pu être faite par J. BAUDET (Laboratoire des Protéines et des Acides aminés, CNRA, Versailles), et les résultats, issus d'une technique semblable à la nôtre ont pu être inclus dans le tableau VI. Le seul échantillon d'origine animale correspondant à ce qui est compris dans le régime des primates que nous étudions, est la chenille *Anathepanda infracta* [analysée par LE CLERC *et al.*, 1967, avec les mêmes techniques]. Enfin, nous avons repris dans BUSSON [1965] deux résultats importants pour la présente étude: la composition de la feuille d'un *Ficus* et le taux moyen des acides aminés dans les diverses feuilles d'échantillons alimentaires.

Si nous comparons les pourcentages des acides aminés indispensables dans les protéines analysées (à l'exception de la méthionine, de la cystine et du tryptophane qui n'ont pu être dosés dans tous les échantillons), nous pouvons alors émettre un jugement concernant la valeur alimentaire des protéines de nos échantillons en nous référant à la composition de l'œuf de poule [d'après BUSSON, 1965]. Cette comparaison classique est présentée sous forme graphique (fig. 2).

Dans l'échantillon d'origine animale, les taux sont assez voisins de ceux de la protéine de l'œuf qui définissent la dose équilibrée. Dans la mesure où des données analytiques seraient disponibles en quantité suffisante, on pourrait se demander à ce sujet si la composition moyenne de la protéine d'insecte ne serait pas à considérer comme base de comparaison, puisqu'elle constitue le régime des Primates les plus primitifs à partir desquels s'est fait la diversification actuelle [HLADIK, 1967]. Notons seulement chez la chenille du genre *Anathepanda* le taux le plus élevé de tyrosine (8,1% de la protéine).

Les fruits analysés présentent des spectres d'acides aminés très variables, avec un taux de lysine toujours faible. Le genre *Lacmellea* est très déséquilibré en certains acides aminés indispensables (excès d'histidine; défaut de leucine, d'isoleucine et de valine). A propos du genre *Ficus* sur lequel nous avons multiplié les analyses, il est très intéressant de noter qu'on différencie au moins deux types de composition, l'un (type *obusifolia*) pauvre en isoleucine, leucine, tyrosine et valine, et l'autre (correspondant à certaines espèces '*insipida*'), plus riche en ces composants. Bien qu'il subsiste des problèmes à propos de la taxonomie du genre *Ficus*, les analyses nous permettent une carac-

	Protéine de l'œuf	Anathepanda Echantillon animal	Laonellea edulis Fruit	Ficus insipida 260, fruit	Ficus insipida 532, fruit	Ficus obusifolia 291, fruit	Ficus insipida 534, fruit	Ficus insipida 534, jus	Ficus grahabocarpa Feuilles	Caba pentandra Pousses	Moyenne des feuilles (cf. Bussan)
ARG	6,1										
HIS	2,4										
ILEU	5,6										
LEU	8,8										
LYS	6,8										
PHE	6,0										
THR	5,1										
TYR	4,3										
VAL	6,7										

Fig. 2. Comparaison de la composition de quelques échantillons alimentaires d'après les proportions de 9 acides aminés essentiels: arginine; histidine; isoleucine; leucine; lysine; phenylalanine; thréonine; tyrosine; valine. Nous avons pris comme base de comparaison les pourcentages de ces acides aminés dans la protéine de l'œuf entier de poule [d'après BUSSON, 1965]. L'échantillon animal, *Anathepanda infracta*, est figuré d'après LE CLERC *et al.* [1967]. Les 5 échantillons de fruits ou d'extraits correspondent à ceux du tableau VI ainsi que les valeurs représentées sur les 3 colonnes de gauche, figurant des échantillons de feuilles ou de pousses.

térisation suffisante pour penser qu'il existe des complémentarités entre les diverses espèces qui entrent dans le régime du Singe hurleur.

En fait, cette complémentarité existe surtout entre les fruits et les éléments du feuillage (feuilles et bourgeons) où l'on trouve un taux élevé de leucine et

de lysine. L'échantillon de *Ceiba pentandra*, consommé en abondance par le Hurler, est une source de protéines assez équilibrées; et la feuille du *Ficus*, dans ce même régime, complémente bien les carences de la plupart des fruits de ce genre, en apportant en outre une dose de matières azotées un peu plus élevée que celle de presque tous les fruits.

C. Remarques sur la composition des végétaux étudiés

Parmi les nombreuses formes végétales dont nous avons analysé des éléments, deux familles sont surtout à considérer à cause de leur importance dans le régime alimentaire des Primates et aussi de leur abondance dans l'environnement de ces Primates, où nos observations ont été faites. Ce sont d'abord les Moraceae, avec les genres *Ficus* et *Cecropia*; puis les Palmaceae dont la composition de la partie comestible du fruit varie considérablement d'une espèce à l'autre.

Nous apportons (tab. VII) une série complémentaire d'informations concernant des échantillons alimentaires voisins de ceux sur lesquels nous avons fait des observations [on peut encore se référer à LEROY, 1968, sur la variété de composition des fruits tropicaux].

Nous faisons remarquer plus haut, à propos du genre *Ficus*, l'importance de l'apport protéique des feuilles, que l'on retrouve chez d'autres Moraceae. Le taux de matières azotées dans les feuilles est même quelquefois plus important chez ces dernières que chez certaines légumineuses réputées très riches.

Les fruits des *Ficus* ont (comparativement aux autres fruits) une teneur relativement élevée en matières azotées, avec des différences notables entre espèces, que l'on retrouve, comme on l'a vu, sur les spectres d'acides aminés (ce critère, actuellement utilisé dans les recherches sur la phylogénie des groupes, confirme bien les différences que l'on faisait entre les formes *insipida* comprenant plusieurs espèces). Les taux de lipides et de glucides réducteurs diffèrent aussi notablement entre les formes de *Ficus*, et, si l'on ajoute aux fruits mûrs les immatures et les feuilles, on comprend tout l'intérêt que présente cet ensemble de sources alimentaires très variées.

Dans la famille des Palmaceae, les différences de composition entre les diverses espèces sont, de beaucoup, encore plus prononcées. On note (tab. I) 55,9% de lipides dans le mésocarpe du fruit de *Scheelea zonensis* ce qui correspond à une teneur plus élevée que celle du palmier à huile d'Afrique (40 à 50% pour *Elaeis guineensis*; tab. VII). Les fruits de deux autres espèces de

Tableau VII. Composition de quelques échantillons alimentaires équivalents ou très proches de ceux que nous avons analysés [d'après BUSSON, 1965; JOHNSON et RAYMOND, 1965; OKE, 1966; STANTON, 1966; VIALARD-GOUDOU, 1956; TOURY *et al.*, 1967]

	Humidité %	Pourcentage du poids sec			
		Matières azotées	Matières grasses	Glucides totaux (par différence)	Matières cellulosiques
Anacardiaceae					
<i>Anacardium occidentale</i> , pédoncule du fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	87,2	8,6	1,6	88,3	5,5
<i>Mangifera indica</i> , fruit [cf. JOHNSON et RAYMOND]	86,1	4,6	0,5	92,3	8,2
Anonaceae					
<i>Anona muricata</i> , fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	82,9	8,6	0,6	86,5	3,7
Bombacaceae					
<i>Adansonia digitata</i> , feuille [cf. BUSSON]		13,4	4,0	60,0	
<i>Durio zibethinus</i> , arille [cf. STANTON]	58,0	6,6	9,3	81,2	
Caricaceae					
<i>Carica papaya</i> , fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	87,2	3,9	0,8	90,6	3,1
Lauraceae					
<i>Persea gratissima</i> , fruit [cf. BUSSON]	70,0	7,0	68,7	18,6	1,3
Leguminosae					
<i>Tamarindus indica</i> , feuille [cf. BUSSON]		14,1	3,5	56,2	18,8
Moraceae					
<i>Ficus gnaphalocarpa</i> , fruit [cf. TOURY <i>et al.</i>]	78,5	7,1	5,4	77,7	23,2
<i>Ficus gnaphalocarpa</i> , feuille [cf. BUSSON]		10,7	1,7	54,5	15,2
<i>Myrianthus arboreus</i> , feuille [cf. OKE]	69,0	18,5	5,2	55,8	14,3

Tableau VII. (Suite)

	Humidité %	Pourcentage du poids sec			
		Matières azotées	Matières grasses	Glucides totaux (par différence)	Matières cellulosiques
Musaceae					
<i>Musa sapientum</i> , fruit [cf. BUSSON repris de CERIGHELLI]		3,4	2,0	82,2	4,1
Myrtaceae					
<i>Psidium guajava</i> , fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	80,6	5,2	2,1	89,2	32,0
Palmaceae					
<i>Borassus aethiopum</i> , pulpe du fruit [cf. BUSSON]		3,0	0,7	64,7	25,2
<i>Borassus aethiopum</i> , pousses [cf. BUSSON]		8,0	0,2	87,8	2,1
<i>Cocos nucifera</i> , pousses [cf. VIALARD-GOUDOU]	89,0	17,7	1,8	73,6	
<i>Elaeis guineensis</i> , pulpe du fruit [cf. BUSSON]			40-50		
Rutaceae					
<i>Citrus aurantifolia</i> , jus de fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	92,1	5,1	1,3	88,6	3,8
Sapotaceae					
<i>Chrysophyllum cainito</i> , fruit [cf. VIALARD-GOUDOU]	80,1	4,9	4,0	88,4	16,5

palmeiers sont consommés par les Primates dont nous étudions le régime et présentent de très faibles teneurs en lipides. Leurs teneurs en glucides réducteurs sont, par contre, très élevées (49,6% pour *Astrocaryum standleyanum* et 30,4% pour *Socratea durissima*, pour les seuls glucides alcool-solubles) avec, dans les deux cas, des fractions de fructose et de glucose approximativement égales (tab. III).

Les jeunes pousses des palmiers sont beaucoup plus riches en protides que les fruits (tab. VII).

On ne saurait d'ailleurs assez souligner l'importance des feuilles et des pousses dans l'alimentation. Les peuplades humaines au stade de la cueillette emploient ainsi, sous forme de soupe, un très grand nombre d'espèces [CHEVALIER, 1944; PERROT, 1944]. Cette pratique était encore en cours au siècle dernier en Europe. Actuellement, des recherches se font sur l'intérêt des feuilles comme source de protéines [cf. revue GNACADJA, 1970], mais on y trouve également les éléments minéraux indispensables, surtout le calcium concentré chez les Moraceae (tab. II) et les Bombacaceae [LUNVEN et ADRIAN, 1960] qui occupent également une place importante dans le régime des Primates que nous étudions.

Composition du régime alimentaire des Primates observés

Nous avons cherché à intégrer toutes ces données analytiques aux observations de terrain auxquelles nous nous référons. Ceci nous a amené à reprendre les données quantitatives apportées par ces observations et à introduire un facteur de correction pour chaque échantillon alimentaire, variable en fonction de la quantité moyenne ingérée par les différentes espèces de Primate. Ce facteur (P) est donc directement proportionnel au poids sec ingéré en moyenne annuelle par chaque espèce.

Dans les cas où les analyses n'ont pu être faites sur les échantillons recueillis, nous avons utilisé les données bibliographiques portant sur des échantillons de genres très voisins, telles qu'elles sont exposées dans le précédent chapitre.

Les échantillons que nous avons analysés correspondent à environ 70% de la fraction décrite comme régime alimentaire naturel des espèces observées. Etant donné le grand nombre d'espèces végétales dans les listes descriptives, et en tenant compte des informations reprises dans la bibliographie qui s'ajoutent à nos données, nous estimons cet échantillonnage suffisamment représentatif du régime naturel de 3 espèces: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi* et *Cebus capucinus*.

A. Différenciation et spécialisation des régimes alimentaires

Le calcul des moyennes corrigées par le facteur P nous amène aux résultats suivants, permettant de comparer entre elles quatre espèces de Primates:

	Protides	Lipides	Glucides réducteurs	Cellulose	Fraction complé- mentaire
	%	%	%	%	%
<i>Alouatta palliata</i>	9,6	3,2	21,7	13,6	51,9
<i>Ateles geoffroyi</i>	7,4	4,9	33,7	11,0	43,0
<i>Cebus capucinus</i>	14,4	15,8	26,3	7,6	36,0
<i>Saguinus geoffroyi</i>	20,6	9,1	29,0	7,3	34,0

Nous précisons le détail des calculs pour les 3 premières espèces (tab. VIII, IX et X). Dans certains cas, nous avons dû transférer le facteur P sur les fractions analysées des échantillons les plus voisins, pour éviter une distortion des résultats moyens due à l'absence de données sur ces fractions (les facteurs transférés figurent entre parenthèse).

Pour le calcul du régime moyen de *Saguinus geoffroyi*, nous disposons de données trop fragmentaires, et il ne faut pas considérer comme définitifs les résultats que nous présentons. Nous avons utilisé uniquement les valeurs trouvées sur les échantillons de *Lacmellea edulis* (P = 2); *Cecropia peltata* (P = 2); *Genipa americana* (P = 2); les taux connus de la larve *Anathepanda* (P = 1) et de *Schistocerca* (P = 2); et un échantillon équivalent aux feuilles et repousses (P = 1). L'ensemble correspond aux proportions globales du régime naturel; mais il pourrait y avoir une plus forte proportion de lipides d'origine végétale, car l'animal utilise certains fruits (non analysés) d'un type différent des échantillons surtout riches en glucides.

Les protides peuvent être calculés séparément, selon leur origine végétale ou animale, fréquemment liée à une différence de teneur en acides aminés indispensables. Chez *Alouatta*, la fraction d'origine animale (0,05%) est réduite à l'extrême (il s'agit des quelques insectes avalés avec les fruits de *Ficus*); elle n'intervient pas pour le calcul des moyennes (facteur P < 0,1). De même chez *Ateles*, on arriverait à une moyenne d'environ 0,1% correspondant aux observations *in natura*. Pour les genres *Cebus* et *Saguinus*, on trouve des taux moyens relativement élevés:

	Protides animales %	Protides végétales %
<i>Cebus capucinus</i>	8,8	5,6
<i>Saguinus geoffroyi</i>	16,0	4,6

Nous avons visualisé l'ensemble de ces résultats dans la figure 3: les différences apparaissent clairement.

Fig. 3. Régimes alimentaires naturels des Primates d'Amérique centrale. Les fractions analysées sont représentées proportionnellement à leur pourcentage du poids sec, sauf pour la fraction lipidique dont nous avons représenté la valeur calorique relativement aux autres fractions.

Les taux de protides alimentaires sont naturellement plus élevés chez les formes insectivores, *Saguinus* notamment. Chez *Ateles*, il est extrêmement bas; mais il a été précisé, dans la publication descriptive des régimes alimentaires, que ces animaux ont été réintroduits sur l'île de Barro-Colorado à une date relativement récente et qu'ils tendent encore à compléter leur alimentation en dérochant de la nourriture artificielle dans les élevages. Le taux de phosphore est, corrélativement à celui des protéines, plus élevé dans le régime des formes insectivores qui recherchent surtout les orthoptères.

En ce qui concerne les lipides, on note un taux très élevé chez *Cebus capucinus*, provenant notamment de la pulpe du mésocarpe des fruits de *Scheelea zonensis* et aussi de l'importante fraction d'origine animale. Dans la figure 3, les taux de lipides sont représentés par des surfaces augmentées d'un coefficient $9/4$, qui rend compte de la valeur calorique des lipides par rapport à celles des glucides et des protides. La fraction lipidique décroît notablement chez les formes frugivores et folivores (*Ateles* et *Alouatta*).

Les glucides réducteurs sont en quantité importante dans l'alimentation de toutes les espèces dont les fruits forment la plus grande partie du régime naturel. Leur taux est particulièrement élevé (33,7%) chez *Ateles geoffroyi*, le plus frugivore.

La décroissance du taux de cellulose, depuis les formes folivores jusqu'aux insectivores, est aussi une caractéristique qu'il était intéressant de quantifier.

Tableau VIII. Calcul de la composition moyenne du régime alimentaire du Hurleur, *Alouatta palliata*

Echantillons (correspondant aux données des tab. I et VII)	Facteur P	Pourcentages des constituants majeurs de la matière sèche, pondérés en fonction des quantités moyennes ingérées			
		Protides	Lipides	Glucides réducteurs	Cellulose
<i>Spondias</i> , fruit	7	$2,8 \times 7$	$0,7 \times 7$	$57,4 \times (7+1)$	$3,8 \times 7$
<i>Anacardium</i>	1	$8,6 \times 1$	$1,6 \times 1$		$5,5 \times 1$
<i>Celiba</i> , pousses	8	$25,3 \times 8$	$1,2 \times 8$	$19,5 \times 8$	
<i>Protium</i> , feuilles	3			$15,1 \times (3+14)$	
<i>Dipteryx</i> , fruit immature	1	$10,6 \times 1$	$3,2 \times 1$	$10,8 \times 1$	$9,5 \times 1$
fruit mûr	2	$4,4 \times 2$	$1,4 \times 2$	$41,5 \times 2$	$5,9 \times 2$
<i>Cecropia</i> , fruit	4	$5,0 \times 4$	$2,3 \times 4$	$36,4 \times 4$	$5,8 \times 4$
<i>Cecropia</i> , feuilles	6	$12,5 \times 6$	$2,1 \times 6$	$24,6 \times 6$	
<i>Ficus insipida</i> , fruit immature	16	$6,6 \times 16$	$4,2 \times 16$	$8,8 \times 16$	$8,6 \times 16$
fruit mûr	12	$4,5 \times 12$	$2,8 \times 12$	$37,8 \times 12$	
<i>F. 'insipida'</i> (type à gros fruit)	12	$4,5 \times 12$	$3,5 \times 12$	$30,1 \times 12$	$12,2 \times 12$
<i>F. tonduzii</i> (+ <i>F. obusifolia</i>)	20	$5,9 \times 20$	$4,8 \times 20$	$12,5 \times (20+20)$	$19,2 \times (20+12)$
<i>Ficus</i> , feuilles	20	$10,7 \times 20$	$1,7 \times 20$		$15,2 \times$ $(20+8+3+6)$
<i>Perebea</i> , fruit	3	$11,0 \times 3$	$2,3 \times 3$	$26,2 \times 3$	$7,6 \times 3$
<i>Myrianthus</i> (pour feuilles diverses)	14	$18,5 \times (14+3)$	$5,2 \times (14+3)$		$14,3 \times 14$
Totaux	129	1238,1/129	412,0/129	2793,1/129	1760,4/129
Moyennes, %		9,6	3,2	21,7	13,6

Les différences les plus nettes portent, en fait, sur la «fraction complémentaire». Sous ce titre se trouvent réunis les sels minéraux et tous les glucides non compris dans les fractions «glucides réducteurs» et «cellulose». Cette

Tableau IX. Calcul de la composition moyenne du régime alimentaire de l'Atèle, *Ateles geoffroyi*

Echantillons (correspondant aux données des tab. I et VII)	Facteur P	Pourcentages des constituants majeurs de la matière sèche, pondérés en fonction des quantités moyennes ingérées			
		Protides	Lipides	Glucides réducteurs	Cellulose
<i>Spondias</i> , fruit	4	$2,8 \times 4$	$0,7 \times 4$	$57,4 \times (4+2)$	$3,8 \times 4$
<i>Mangifera</i> , fruit	1	$4,6 \times 1$	$0,5 \times 1$		$8,2 \times 1$
<i>Anona</i> , fruit	1	$8,6 \times 1$	$0,6 \times 1$		$3,7 \times 1$
<i>Ceiba</i> , pousses	1	$25,3 \times (1+2)$	$1,2 \times (1+2)$	$19,5 \times (1+4)$	
<i>Ochroma</i> , fruit im- mature	2			$54,7 \times 2$	
<i>Doliocarpus</i> , fruit	1			$56,7 \times (1+2)$	
<i>Carica papaya</i>	1	$3,9 \times (1+1)$	$0,8 \times (1+1)$		$3,1 \times (1+1)$
<i>Persea</i> , fruit	2	$7,0 \times 2$	$68,7 \times 2$		$1,3 \times 2$
<i>Dipteryx</i> , fruit mûr	1	$4,4 \times 1$	$1,4 \times 1$	$41,5 \times 1$	$5,9 \times 1$
<i>Cecropia</i> , fruit	8	$5,0 \times 8$	$2,3 \times 8$	$36,4 \times (8+2)$	$5,8 \times 8$
<i>Cecropia</i> , feuille	4	$12,5 \times 4$	$2,1 \times 4$	$24,6 \times 4$	
<i>Ficus insipida</i>	2	$4,5 \times 2$	$3,5 \times 2$	$30,1 \times 2$	$12,2 \times 2$
<i>F.</i> (pour <i>obusifolia</i>)	2	$5,9 \times 2$	$4,8 \times 2$	$12,5 \times 2$	
<i>Myrianthus</i> (pour feuilles diverses)	4	$18,5 \times 4$	$5,2 \times 4$		$14,3 \times$ $(4+4+1)$
<i>Musa</i> , fruit	2	$3,4 \times 2$	$2,0 \times 2$		$4,1 \times (2+2)$
<i>Citrus aurantifolia</i> , jus du fruit	1	$5,1 \times 1$	$1,3 \times 1$		$3,8 \times$ $(1+4+2+2)$
<i>Psidium</i> , fruit	8	$4,8 \times 8$	$3,4 \times 8$	$18,2 \times$ $(8+2+2)$	$32,0 \times 8$
<i>Astrocaryum</i>	4	$3,0 \times 4$	$1,0 \times 4$	$49,6 \times 4$	
<i>Socratea</i> , mésocarpe	2	$5,4 \times 2$	$1,3 \times 2$	$30,4 \times 2$	
<i>Chrysophyllum</i>	2	$4,9 \times 2$	$4,0 \times 2$		$16,5 \times 2$
Totaux	53	394,2/53	259,2/53	1788,1/53	580,9/53
Moyennes, %		7,4	4,9	33,7	11,0

Tableau X. Calcul de la composition moyenne du régime alimentaire du Sajou, *Cebus capucinus*

Echantillons (correspondant aux données des tab. I et VII)	Facteur P	Pourcentages des constituants majeurs de la matière sèche, pondérés en fonction des quantités moyennes ingérées			
		Protides	Lipides	Glucides réducteurs	Cellulose
<i>Spondias</i> , fruit	2	$2,8 \times 2$	$0,7 \times 2$	$57,4 \times$ (2+1+1)	$3,8 \times 2$
<i>Anacardium</i>	1	$8,6 \times 1$	$1,6 \times 1$		$5,5 \times 1$
<i>Mangifera</i>	1	$4,6 \times 1$	$0,5 \times 1$		$8,2 \times 1$
<i>Thevetia nitida</i>	1	$1,9 \times 1$	$4,0 \times 1$	$32,5 \times 1$	$5,0 \times (1+1)$
<i>Cordia nitida</i>	1	$13,9 \times 1$	$0,2 \times 1$	$5,7 \times 1$	
<i>Anona</i> , fruit	1	$8,6 \times 1$	$0,6 \times 1$		$3,7 \times (1+1)$
<i>Protium</i> , jeunes feuilles	1			$15,1 \times (1+2)$	
<i>Doliocarpus</i> , fruit	1			$56,7 \times (1+4)$	
<i>Hasseltia</i> , fruit	1			$30,2 \times 1$	
<i>Rheedia</i> , fruit	1			$56,8 \times 1$	
<i>Dipteryx</i> , fruit mûr	2	$4,4 \times$ (2+1+1+1)	$1,4 \times$ (2+1+1+1)	$41,5 \times 2$	$5,9 \times$ (2+1+1)
<i>Cecropia</i> , fruit	2	$5,0 \times 2$	$2,3 \times 2$	$36,4 \times (2+4)$	$5,8 \times 2$
<i>Ficus insipida</i>	2	$4,5 \times 2$	$2,8 \times 2$	$37,8 \times 2$	
id. forme gros fruit	2	$4,5 \times 2$	$3,5 \times 2$	$30,1 \times 2$	$12,2 \times (2+2)$
<i>Ficus</i> (pour <i>obusifolia</i> , jus du fruit)	4	$5,9 \times 4$	$4,8 \times 4$		
<i>Myrianthus</i> (pour feuilles diverses)	4	$18,5 \times 4$	$5,2 \times 4$		$14,3 \times 4$
<i>Musa</i> , fruit	2	$3,4 \times 2$	$2,0 \times 2$		$4,1 \times (2+4)$
<i>Eugenia</i> , fruit	1			$38,7 \times (1+2)$	
<i>Psidium</i> , fruit	2	$4,8 \times (2+1)$	$3,4 \times (2+1)$	$18,2 \times 2$	$32,0 \times 2$
<i>Cocos</i> , jeunes pousses	2	$17,7 \times (2+1)$	$1,8 \times (2+1)$		$2,1 \times$ (2+1+10)
<i>Scheelea</i> , mésocarpe	10	$2,8 \times 10$	$55,9 \times 10$	$7,2 \times 10$	
<i>Alibertia</i> , fruit	1	$6,8 \times 1$	$1,6 \times 1$	$12,7 \times (1+1)$	$16,8 \times (1+1)$
<i>Chrysophyllum</i>	1	$4,9 \times 1$	$4,0 \times 1$		$16,5 \times 1$
<i>Anathepanda</i> (pour larves diverses)	4	$57,6 \times 4$	$29,9 \times 4$	$1,0 \times (4+5)$	$8,0 \times (4+5)$
<i>Schitocerca</i> (pour div. orthoptères)	5	$51,1 \times 5$	$18,4 \times 5$		
Totaux	55	790,7/55	868,3/55	1445,2/55	417,9/55
Moyennes, %		14,4	15,8	26,3	7,6

«fraction complémentaire» est directement proportionnelle au «coefficient d'encombrement intestinal», tel qu'il est défini par JACQUOT *et al.* [1958], car elle est principalement constituée des éléments les plus difficilement digestibles par les espèces que nous considérons. Elle varie de 51,9% chez *Alouatta palliata* à seulement 34,0% chez *Saguinus geoffroyi*; et il est probable que, chez cette dernière espèce, le chiffre soit encore inférieur (voir les remarques qui précèdent).

Cela traduit essentiellement, chez les espèces dont la fraction complémentaire est la plus faible, une recherche et une sélection des éléments les plus concentrés en matériaux assimilables: rappelons, par exemple, que le Sajou (*Cebus capucinus*) ne mâche la plupart des fruits de *Ficus* que pour en absorber le jus, et qu'il recrache les restes de pulpe, alors que le Hurleur (*Alouatta palliata*) avale toujours entiers les fruits les plus fibreux.

Nous n'avons pas tenté d'introduire, dans la figure 3, les résultats des observations concernant le Douroucouli (*Aotus trivirgatus*) ainsi que le Sapajou (*Saimiri oerstedii*) parce que les calculs, à partir des données trop incomplètes que nous possédons, s'avèrent très imprécis. Il est certain cependant que la composition du régime alimentaire de ces deux espèces les situeraient à un niveau trophique intermédiaire entre ceux des genres *Cebus* et *Saguinus*.

B. Principaux facteurs liés à la physiologie de la nutrition

Nous insisterons ici sur le fait que tous les documents ayant servi à l'élaboration du présent travail, proviennent d'observations faites dans les conditions naturelles (ou très proches des conditions naturelles d'origine pour le genre *Ateles*) et qu'ils correspondent, chez les différentes espèces, à un équilibre physiologique donné. Bien que cet équilibre naturel soit dynamique et évolutif, les conditions artificielles d'élevage des Primates n'ont jamais pu le reproduire que de façon très imparfaite et les éleveurs de Primates en sont encore à piller le milieu naturel. Nous ne tenterons pas d'aborder les problèmes physiologiques sous leurs aspects nutritionnels et considérerons plutôt les données que nous apportons comme un matériel de base destiné à approfondir nos connaissances sur l'écologie comparée des Primates.

Nous avons déjà commenté l'importance relative de la «fraction complémentaire», inversement proportionnelle à la richesse du régime de chaque espèce en matériaux assimilables. On ne peut pas réellement préciser, chez ces espèces dont la physiologie est encore mal connue, où se trouve la limite entre la fraction assimilable et la fraction indigestible (fig. 3). Chez *Alouatta*

dont le taux de cellulose dans le régime est intermédiaire entre celui d'un ruminant et d'un monogastrique, il est très probable qu'une grande partie de cette cellulose soit dégradée et absorbée. Il n'en va pas forcément de même chez les autres espèces et la limite dans nos «diététogrammes» de la figure 3 est d'ailleurs partiellement fonction des techniques analytiques que nous avons tenu à préciser. Mais les différences que nous mettons en évidence entre les 4 genres, correspondent bien à une réalité objective.

Si nous rapportons au poids de l'animal, le poids de matériaux alimentaires ingérés quotidiennement, les différences entre espèces ne semblent pas considérables. Chez *Alouatta palliata*, le rapport est d'environ $1,2 \text{ kg}/8 \text{ kg} = 1:6,6$ et chez *Cebus capucinus*, il serait approximativement de $0,4 \text{ kg}/3 \text{ kg} = 1:7,5$ (en poids frais). La différence porte donc surtout sur les fractions assimilables dans le régime de chacune de ces deux espèces, la ration énergétique du *Cebus* étant de beaucoup la plus importante³; et elle correspond aussi à l'activité déployée par cet animal qui parcourt chaque jour plusieurs kilomètres de forêt pour rassembler tous les matériaux nutritifs dispersés formant sa ration quotidienne. Le rapport du poids de nourriture absorbée au poids corporel peut descendre à moins de 1:10 dans les périodes les plus défavorables. L'opposition est flagrante avec le cas de *Alouatta* qui trouve dans son environnement immédiat tous les matériaux formant son régime plus pauvre; et il a été calculé [HLADIK et HLADIK, 1969] que tous ces aliments sont disponibles en quantités dépassant largement les besoins à tous moments du cycle annuel. L'activité plus faible déployée par *Alouatta* est donc corrélative à la fois de la valeur nutritive du régime et des possibilités de production du milieu. L'écologie et la physiologie des animaux forment bien là un tout dont les éléments perdent leur signification réelle lorsqu'on les étudie séparément.

Chez l'Atèle roux (*Ateles geoffroyi*), un choix alimentaire bien spécifique a été observé. Deux espèces de palmiers sont également abondantes dans son milieu naturel: *Scheelea zonensis* qui produit un fruit au mésocarpe riche en lipides dont *Cebus* profite abondamment et *Astrocaryum standleyanum* dont le mésocarpe du fruit renferme surtout des glucides (tab. I et III). C'est exclusivement sur cette dernière espèce que le choix de l'Atèle se porte, ainsi qu'occasionnellement sur une 3^e espèce de palmier moins commune mais dont la partie comestible du fruit est encore relativement riche en glucides: *Socratea durissima*. La composition de ces fruits de Palmaceae est à rapprocher de celle des fruits de dicotylédones dont l'Atèle fait aussi une abondante

³ Si l'on se réfère aux valeurs énergétiques métabolisables indiquées par KLEIBER [1961], nous obtiendrons 300 kcal disponibles (maximum incluant la cellulose) par kg de poids chez *Alouatta* et 410 kcal (minimum) chez *Cebus*.

consommation (par ex. *Spondias* et *Cecropia* dont on peut constater dans le tab. III la similitude des compositions centésimales en glucides alcool-solubles). La préférence des singes du genre *Ateles* pour des fruits de composition déterminée ne peut guère s'expliquer que par une particularité d'ordre physiologique: ces animaux auraient certaines difficultés à métaboliser les éléments non glucidiques, ce qui traduirait une adaptation de très longue date à un régime presque exclusivement frugivore. BÖKER [1932] expliquait déjà la forme longue et repliée de l'estomac de tels singes frugivores par la nécessité de stocker la masse encombrante des noyaux de fruits; et FOODEN [1964] a montré une corrélation des structures intestinales chez les genres *Chiropotes* et *Pithecia*, sans doute aussi frugivores presque exclusifs qu'on peut classer avec le genre *Ateles* si l'on compare les résultats de FOODEN [1964] à ceux de HLADIK [1967]. Ces caractéristiques morphologiques se complèteraient donc de particularités portant sur le métabolisme.

A propos du taux très bas des protéines dans le régime de l'Atèle, remarquons qu'un régime exclusivement frugivore serait très carencé et que l'apport essentiel en protéines provient des végétaux verts (feuilles et jeunes pousses) que l'animal inclue dans son régime naturel. Chez les Atèles de Barro-Colorado, les difficultés en début de croissance et en période de lactation auxquelles on devrait normalement s'attendre avec le taux mesuré (7,4%), étaient compensées par un apport artificiel. Il est donc très probable que le régime naturel équilibré inclue, non pas des insectes, mais davantage de végétaux verts, ce qui correspondrait bien aux premières observations de CARPENTER [1935] et non aux suggestions de RICHARD [1970] car les remarques qui suivent montrent que la ration protidique d'un animal de grande taille ne peut pas être beaucoup augmentée par la recherche occasionnelle d'insectes ou d'autres petites proies.

En effet, les différences des rations protidiques entre les genres *Cebus* et *Saguinus* sont davantage sous la dépendance des phénomènes écologiques que de la physiologie des animaux. Il est suggéré, dans notre article de référence, que les chances de capture d'insectes sont identiques pour les deux genres: la quantité totale absorbée serait donc la même, et son poids relatif varierait en raison inverse de la taille du prédateur. CHARLES-DOMINIQUE [sous presse] a fait la même remarque qu'il confirme par une série de mesures rigoureuses sur les contenus stomacaux des Lémuriens africains. Et la différence du taux de protéines animales, qui va du simple au double (8,8 et 16,0%) entre *Cebus* et *Saguinus*, correspond précisément à une différence inverse des rapports de la quantité de nourriture absorbée au poids de l'animal (minimums respectifs de l'ordre de $1/10$ et $1/5$).

Par contre, au niveau des fractions d'acides aminés, il y a bien, comme on doit logiquement s'y attendre, une stricte correspondance avec les données classiques de la physiologie. D'après les quelques analyses que nous avons pu effectuer (tab. VI, fig. 2), on peut constater qu'un aliment «déséquilibré» comme le fruit de *Lacmellea edulis* est surtout choisi par un animal chez lequel l'équilibre en acides aminés est largement compensé par les apports de protéines animales. Notons aussi que les animaux choisissant le jus du fruit de *Ficus*, dont la composition des protéines diffère sensiblement de celle du fruit entier et ne présente aucune concentration élevée en acides aminés essentiels (sauf pour la tyrosine), ne manquent pas, par ailleurs, de ces acides aminés. Enfin, nous avons vu aussi que l'assortiment végétal plus limité formant le régime du Hurlleur s'équilibre d'une façon harmonieuse, grâce à l'apport de matériaux comme les feuilles des genres *Ficus* et *Ceiba* et de nombreuses légumineuses.

C. Facteurs pouvant intervenir au niveau du comportement alimentaire

Une remarque préliminaire s'impose encore ici: en ce qui concerne les choix alimentaires, on ne peut pas séparer le niveau comportemental du niveau trophique, car il est bien démontré [LE MAGNEN, 1967] que l'animal ajuste toujours et très rapidement son comportement, lorsqu'il a le choix entre diverses catégories d'aliments, de façon à prélever ce dont il a besoin pour son maintien ou sa croissance. La plupart des résultats publiés sur ce sujet concernent le rat, mais semblent généralisables aux autres mammifères.

Les expériences réalisées par TEITELBAUM et EPSTEIN [1963] montrent qu'en l'absence des sens de la gustation et de l'olfaction, la prise de nourriture demeure normale: par exemple, si un régime liquide est dilué de 50%, l'animal en consommera deux fois plus. Mais l'olfaction et la gustation donnent une motivation additionnelle dont l'importance est décisive dans le milieu naturel.

Les sources alimentaires sont habituellement très dispersées et l'efficacité de l'animal dépend à la fois de son conditionnement et de ses moyens de détection. Le conditionnement de l'animal est d'abord le résultat du «mieux être» physiologique résultant de la prise d'un type de nourriture. En cela, tous les facteurs que nous avons quantifiés dans les précédents paragraphes, sont de première importance chez les Primates dont nous analysons le régime. Mais la sensation gustative elle-même, facteur beaucoup plus immédiat, joue aussi le rôle de récompense inductrice d'un conditionnement; et

Tableau XI. Eléments glucidiques et protidiques alcool-solubles dans les échantillons alimentaires entrant dans le régime naturel des Primates d'Amérique centrale

	Pourcentage d'éléments alcool-solubles, poids sec	Eléments alcool-solubles			
		Protides		Glucides	
		% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche	% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche
Anacardiaceae					
<i>Spondias mombin</i>					
508, fruit	73			61,0	50,4
493, fruit	69				42,2
Apocynaceae					
<i>Lacmellea edulis</i>					
256, fruit	52	0,67	0,3	57,0	30,0
<i>Thevetia nitida</i>					
439, fruit	51			55,7	28,7
Bombacaceae					
<i>Ceiba pentandra</i>					
498, bourgeons	22	22,7	5,1	69,1	15,5
<i>Ochroma limonensis</i>					
251, fruit vert	70			76,9	54,2
Boraginaceae					
<i>Cordia nitida</i>					
298, fruit total	12	53,6	6,8	35,7	4,5
Burseraceae					
<i>Protium sessiliflorum</i>					
549, jeunes feuilles	31			40,4	12,5
Dilleniaceae					
<i>Doliocarpus</i> sp.					
514, fruit	77			72,7	56,7
Flacourtiaceae					
<i>Hasseltia floribunda</i>					
430, fruit	41			63,0	26,0
Guttiferae					
<i>Rheedia edulis</i>					
400, fruit	85			66,5	56,8

Tableau XI. (Suite)

	Pourcentage d'éléments alcoolosolubles, poids sec	Eléments alcoolosolubles			
		Protides		Glucides	
		% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche	% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche

Leguminosae					
<i>Dipteryx panamensis</i>					
441, fruit immature	51	6,7	3,4	19,4	10,0
441, fruit mûr	53				24,1
Moraceae					
<i>Cecropia peltata</i>					
392, fruit mûr	43				33,1
<i>Cecropia</i> sp.					
jeunes feuilles	24	5,6	1,4	85,4	21,0
<i>Ficus insipida</i>					
260, fruit mûr	45	0,67	0,3	66,5	31,4
<i>F. insipida</i>					
(type à gros fruit)					
74, fruit immature	29			25,6	7,5
532, fruit mûr	36	2,6	1,0	53,6	19,7
83, fruit mûr	35			69,9	24,8
<i>Ficus tonduzii</i>					
409, fruit mûr	19				9,6
<i>Perebea xanthochyma</i>					
414, fruit	41	4,1	1,7	53,9	22,5
Myrtaceae					
<i>Eugenia purpurea</i>					
515, fruit	53			65,4	35,0
<i>Psidium guajava</i>					
518, fruit total	27	2,1	0,6	60,5	16,6
Palmaceae					
<i>Astrocaryum standleyanum</i>					
408, mésocarpe	65				49,6
<i>Scheelea zonensis</i>					
393, mésocarpe	14				7,2
<i>Socratea durissima</i>					
280, mésocarpe	42				30,4

Tableau XI. (Suite)

	Pour-centage d'éléments alcoolosolubles, poids sec	Eléments alcoolosolubles			
		Protides		Glucides	
		% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche	% de la fraction soluble, poids sec	% du total de matière sèche
Rubiaceae					
<i>Alibertia edulis</i>					
49, fruit complet	17			44,6	7,8
<i>Genipa americana</i>					
391, fruit	77		66,0	66,0	50,9
Indéterminé					
442, fruit	42	5,66	5,7	65,9	28,0
471, fruit	7	3,7	0,3	60,0	4,5

c'est sur la dimension affective de cette motivation hédonique qu'a beaucoup insisté ASCHKENASY-LELU [1965]. Elle se traduit, dans une expérience de PFAFFMANN [1960] par le fait qu'un animal mange le même aliment en plus grande quantité si on le lui présente «assaisonné» avec divers parfums, comme s'il s'agissait de plusieurs aliments de nature différente.

Parmi les espèces de Primates que nous étudions, ces facteurs jouent à des degrés différents et d'une façon remarquablement adaptée aux conditions écologiques: le Hurlleur (*Alouatta palliata*) qui n'a pas de grandes difficultés à trouver une nourriture peu dispersée, est peu conditionné, semble-t-il, par des sensations de type hédonique; il peut même se nourrir plusieurs jours de suite sur la même source alimentaire dont la composition suffit à satisfaire ses besoins physiologiques. Au contraire, pour le Sajou (*Cebus capucinus*), la présentation d'un aliment déjà mangé en quantité notable provoque le détournement et la recherche d'un nouvel aliment (plus rapidement même que ce qu'a montré YOUNG [1940] chez ses animaux d'expérience), et c'est certainement son conditionnement aux sensations immédiates qui lui permet de regrouper en un temps relativement court les éléments les plus nutritifs dispersés dans un vaste domaine vital.

La sensation à la base de ce conditionnement est olfacto-gustative; mais, dans le cadre de cette étude, nous n'avons pu quantifier que quelques facteurs gustatifs. Les formes glucidiques à courtes chaînes moléculaires (glucides alcool-solubles) sont, chez les mammifères, aisément détectables [EVANS, 1963]. Nous les avons mises en évidence dans le tableau XI, sur la série d'échantillons que nous avons analysés.

Dans les fruits, la fraction soluble est formée surtout de glucides réducteurs. Elle peut y atteindre un important pourcentage de la matière sèche (dépassant fréquemment 50%). Les quelques données que nous possédons sur les réponses sensorielles aux divers glucides [par ex. DIAMANT *et al.*, 1963] montrent que le saccharose et le fructose provoquent les plus fortes stimulations (pics relatifs des influx nerveux enregistrés sur la corde du tympan: lactose = 75; saccharose = 100; maltose = 70; galactose = 60; mannose = 77; glucose = 70; fructose = 92; sorbose = 65; arabinose = 65). Dans le tableau III, nous montrons les compositions centésimales en glucides solubles pour les fruits les plus courants dans le régime naturel des Primates américains. On y remarque la fraction importante de fructose chez l'Almendro (*Dipteryx panamensis*), très apprécié de tous les animaux sauvages; et pour un fruit du genre *Spondias*, WHEMER [1931] mentionne les pourcentages suivants: saccharose = 2,94; dextrose = 1,68; levulose = 1,84.

Notons encore, pour les fruits immatures, que le pourcentage des glucides solubles est faible: ce qui ne fait que confirmer, dans le cas du Hurleur (*Alouatta palliata*), seul consommateur de *Ficus* immature, que le conditionnement sensoriel de l'animal est moindre que chez les autres espèces. Une exception confirme encore les remarques qui précèdent: le taux de glucides alcool-solubles élevé dans les fruits immatures du Balsa (*Ochroma limonensis*; 54,2% du poids sec) est corrélatif de son choix par l'Atèle (*Ateles geoffroyi*) beaucoup plus conditionné aux glucides solubles.

Bien que la question soit encore controversée, il est certain que les protides ont aussi un rôle dans le conditionnement aux sensations dites «hédoniques», aboutissant à une meilleure efficacité de l'animal pour la détection de la nourriture dans le milieu naturel [DE RUITER, 1967].

La recherche des formes peptidiques solubles serait sans doute intéressante à effectuer sur nos échantillons, pour une meilleure investigation dans ce domaine des facteurs d'appétance. Le tableau XI indique uniquement les compositions globales en protides alcool-solubles, dans les cas où elles ont pu être détectées en quantité notable. Les taux dépassent parfois 5% du poids sec, dans certains fruits qui sont d'ailleurs ceux choisis préférentiellement par le Sajou (*Cebus capucinus*) et aussi chez certains végétaux verts (*Ceiba*,

par ex.) qui apportent des éléments protidiques de première importance aux espèces qui les sélectionnent.

Enfin, un dernier essai avait été tenté, sur le terrain, par les deux auteurs qui ont recueilli le matériel de cette étude: mesure de l'acidité des échantillons à l'état frais par la méthode standardisée servant à évaluer l'acidité du lait avant sa mise en vente. La couleur des extraits de fruits est très souvent gênante pour l'interprétation des résultats; nous mentionnerons uniquement les plus certains: *Citrus* (consommé par *Ateles*): fruit immature = 9,26%; fruit mûr = 8,70%; *Ochroma*: fruit immature = 0,3%; *Scheelea* = -0,03% (légèrement basique); *Perebea* = 0,3%.

La saveur acide est fréquemment associée à l'abondance des glucides, bien qu'elle soit très faible dans la plupart des fruits. La présence de récepteurs sensibles à ce caractère laisse présager son importance chez les mammifères; mais sa signification semble encore nous échapper. En fait, seuls les glucides parmi les éléments nutritifs de base, ont donné naissance, au cours de l'évolution, à la différenciation d'un système récepteur autonome et homogène. Mais, ainsi que le remarque LE MAGNEN [1951, 1965], c'est tout un ensemble (la «flaveur») qui provoque la sensation et le conditionnement des animaux, indispensable, au moins chez 3 des espèces de Primates étudiées ici, à leur intégration au milieu naturel.

Résumé

Nous avons analysé les échantillons alimentaires récoltés par deux des auteurs au cours d'un travail de terrain entrepris à Barro-Colorado (Panama), dont certains résultats sont déjà publiés [HLADIK et HLADIK, 1969]. Ces échantillons sont les éléments du régime alimentaire naturel des primates observés: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cebus capucinus* et *Saguinus geoffroyi*.

Les techniques employées nous ont permis de connaître les compositions centésimales en éléments de base (protides, lipides, glucides réducteurs et cellulose), ainsi que le détail de composition de certaines fractions d'acides aminés et de glucides. Les fractions glucidiques sont en général mal connues et nous avons tenté de mieux saisir les différences concernant ces éléments qui forment la plus large part de la ration des Primates.

Les régimes moyens ont été calculés en affectant des facteurs de proportionnalité aux divers échantillons, d'après les observations de terrain quantitatives qui ont servi de base au présent travail. Les «diététogrammes» obtenus montrent une différenciation très nette entre les diverses espèces de Primates; ils permettent aussi de caractériser les régimes de *Aotus trivirgatus* et de *Saimiri oerstedii* comme intermédiaires entre ceux des genres *Cebus* et *Saguinus*. Les différences les plus nettes portent sur les «fractions complémentaires» et traduisent, chez les animaux, une spécialisation vers un régime plus ou moins concentré

en matériaux assimilables. Les fractions lipidiques et protidiques varient également dans de larges proportions d'une espèce à l'autre.

Le régime de *Alouatta palliata* (protides 9,6%; lipides 3,2%; glucides réducteurs 21,7%; cellulose 13,6%; fraction complémentaire 51,9%) est très riche en cellulose pour un monogastrique, peu concentré, mais équilibré en acides aminés grâce à la diversification des espèces du genre *Ficus* qui en constituent une très large part.

Ateles geoffroyi est plus typiquement un utilisateur de glucides (protides 7,4%; lipides 4,9%; glucides réducteurs 33,7%; cellulose 11,0%; fraction complémentaire 43,0%) et l'on peut penser que les problèmes physiologiques soulevés par son cas seraient également ceux des genres *Pithecia* et *Chiropotes*. La plus grande partie des protides dont il a besoin lui est fournie par les végétaux verts (feuilles et pousses) qui, semble-t-il, doivent nécessairement constituer un complément alimentaire des animaux frugivores.

Chez *Cebus capucinus* (protides 14,4%; lipides 15,8%; glucides réducteurs 26,3%; cellulose 7,6%; fraction complémentaire 36,0%), la fraction protidique est apportée par les insectes et autres proies; mais cette fraction n'atteint jamais l'importance qu'elle peut avoir chez les animaux de petite taille comme *Saguinus geoffroyi* (protides 20,6% dont 16,0% de protides animales; lipides 9,1%; glucides réducteurs 29,0%; cellulose 7,3%; fraction complémentaire 34,0%).

Nous avons abordé les problèmes du comportement alimentaire en quantifiant les fractions solubles détectables dans les aliments. Ces éléments solubles, surtout les formes glucidiques, sont indispensables au conditionnement des espèces qui doivent sélectionner les éléments les plus nutritifs. Dans les conditions naturelles, ces éléments sont dispersés sur de vastes domaines vitaux et le conditionnement olfacto-gustatif permet de les détecter avec une efficacité accrue qui ajuste le rendement aux conditions de survie dans le milieu.

Summary

This paper reports on the analysis of food samples collected by two of the authors during field work carried out on Barro-Colorado Island (Panama), for which a section of the results has already been published [HLADIK and HLADIK, 1969]. These food samples represent components of the natural diet of the 4 primate species observed: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cebus capucinus* and *Saguinus geoffroyi*.

The techniques used permit determination of the percentage representation of basic fractions (protids, lipids, reducing glucids and cellulose) and also provide detailed data on the proportions of some amino-acids and glucid fractions. Glucid fractions have generally been little investigated and the attempt was made to show differences relating to these components, which form an important part of the food of the primates studied.

The average diets were calculated by giving a 'proportion factor' to each sample following the field notes underlying the present investigation. The 'dietograms' show a clear differentiation between the 4 primate species studied; they also permit us to classify *Aotus trivirgatus* and *Saimiri oerstedii*, according to their diet, as intermediates between the genera *Cebus* and *Saguinus*. The most obvious differences involve the 'complementary fraction' in correlation with a specialisation towards a diet which is more or less concentrated upon assimilable materials. Proteic and lipidic fractions also vary widely in proportions between the 4 species.

The diet of *Alouatta palliata* (protids 9.6%; lipids 3.2%; reducing glucids 21.7%; cellulose 13.6%; complementary fraction 51.9%) is very rich in cellulose for a monogastric animal. The assimilable components are not concentrated; however, they are equilibrated in amino-acids owing the diversification in species of the genus *Ficus*, which form an important part of the diet of this primate species.

Ateles geoffroyi is typically a glucid consumer (protids 7.4%; lipids 4.9%; reducing glucids 33.7%; cellulose 11.0%; complementary fraction 43.0%), and it seems likely that the physiological problems involved in this case are the same as those encountered by the genera *Pithecia* and *Chiropotes*. The greater part of the essential protids is provided by green materials (leaves and shoots), which seems to be a necessary complement to any frugivorous diet.

In the diet of *Cebus capucinus* (protids 14.4%; lipids 15.8%; reducing glucids 26.3%; cellulose 7.6%; complementary fraction 36.0%), protids are provided mainly by insects or other preys. But this fraction never reaches the importance that it achieves in small species such as *Saguinus geoffroyi* (protids 20.6% of which 16.0% are animal protids; lipids 9.1%; reducing glucids 29.0%; cellulose 7.3%; complementary fraction 34.0%).

The question of nutritional selection by the 4 primate species was tackled by measuring the proportions of soluble components in the different food samples. These soluble components, mainly glucids, are necessary for conditioning species which have to select the most nutritive parts of the various food samples. Under natural conditions, these components are spread over large home ranges, and olfactory-gustatory conditioning adjusts the efficiency of food detection to the prevailing environmental conditions.

Remerciements

Nous tenons à rappeler que tous les échantillons analysés proviennent d'un travail financé par le STRI (Smithsonian Institution). Les analyses ont pu être faites en partie sur des crédits du Laboratoire d'Ecologie générale (Museum d'Histoire naturelle) et, pour une plus large part, sur un crédit spécial de la Section de Biologie animale (CNRS). L'INRA (Laboratoire d'Essai et d'Analyse des Aliments) a constitué un cadre idéal où cette étude a pu se réaliser. Nous exprimons ici notre reconnaissance à tous les responsables qui ont accepté de donner une partie de leur temps pour favoriser notre travail.

Bibliographie

- ASCHKENASY-LELU, P.: Le rôle des caractéristiques sensorielles et des propriétés nutritives des aliments dans la régulation du comportement alimentaire. *Ann. Nutr. Aliment.* 19: A 55-101 (1965).
- BÖKER, H.: Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien im Jahre 1928. 6. Über den Magen und den Darmkanal fruchte- und blätter-fressender Südamerikaaffen. *Morph. Jb.* 70: 53-55 (1932).

- BUSSON, F.: Plantes alimentaires de l'Ouest africain. Etude botanique, biologique et chimique (Leconte, Marseille 1965).
- CARPENTER, C. R.: Behavior of the red spider monkey (*Ateles geoffroyi*) in Panama. J. Mammal. 16: 171-180 (1935).
- CHARLES-DOMINIQUE, P.: Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. Répartition et alimentation. Biol. Gabonica (sous presse).
- CHEVALIER, A.: L'homme peut-il utiliser comme aliment des feuilles d'arbres? C. R. Acad. Sci. 219: 147-150 (1944).
- DIAMANT, H.; FUNAKOSHI, M.; STRÖM, L., and ZOTTERMAN, Y.: Electrophysiological studies on human taste nerves. Proc. 1st int. Symp. Wenner-Gren Center, Stockholm, pp. 193-203 (Pergamon, London 1963).
- EVANS, D. R.: Chemical structure and stimulation by carbohydrates. Proc. 1st int. Symp. Wenner-Gren Center, Stockholm, pp. 165-176 (Pergamon, London 1963).
- FOODEN, J.: Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild shot Guianan monkeys. Amer. J. phys. Anthropol. 22: 227-231 (1964).
- GNACADJA, P.: A la recherche de nouvelles protéines d'origine végétale pour l'alimentation humaine et animale. Ann. Gembloux 76: 33-44 (1970).
- HAGEDORN, M. C. und JENSEN, B. M.: Zur Mikrobestimmung des Blutzuckers mittels Ferricyanid. Biochem. Z. 135: 46-58 (1923); dans LOISELEUR, Techniques de laboratoire, pp. 1339-1342 (Masson, Paris 1954).
- HLADIK, C. M.: Surface relative du tractus digestif de quelques primates, morphologie de villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. Mammalia 31: 120-147 (1967).
- HLADIK, A. et HLADIK, C. M.: Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro-Colorado (Panama). Terre Vie 1: 25-117 (1969).
- JACQUOT, R.; LE BARS, H. et SIMONET, H.: Nutrition animale. I. Données générales sur la nutrition et l'alimentation (Baillière, Paris 1958).
- JOHNSON, R. M. and RAYMOND, W. D.: The chemical composition of some tropical food plants. V. Mango. Trop. Sci. 7: 156-164 (1965).
- KLEIBER, M.: The fire of life. An introduction to animal energetics (Wiley, New York 1961).
- LE CLERC, A. M.; RAMEL, P., et ACKER, P.: Note au sujet de la valeur nutritionnelle d'une chenille alimentaire: *Anathea panda infracta*. Ann. Nutr. Aliment. 21: 69-72 (1967).
- LE MAGNEN, J.: Quelques aspects des liens entre sensibilité chimique et appétit. Ann. Nutr. Aliment. 5: 393-410 (1951).
- LE MAGNEN, J.: Les bases sensorielles de l'analyse des qualités organoleptiques. Ann. Nutr. Aliment. 19: A 11-54 (1965).
- LE MAGNEN, J.: Habits and food intake; in CODE, Handbook of physiology. Sect. 6. Alimentary canal, vol. 1, Control of food and water intake, pp. 11-30 (American Physiological Society, Washington 1967).
- LEROY, J. F.: Les fruits tropicaux et subtropicaux (Presses Universitaires de France, Paris 1968).
- LUNVEN, P. et ADRIAN, J.: Intérêt alimentaire de la feuille et de la pulpe du fruit du baobab (*Adansonia digitata*). Ann. Nutr. Aliment. 14: 263-268 (1960).
- NELSON, W. L.: A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. J. Biol. Chem. 153: 375 (1944).
- OKE, O. L.: Chemical studies on some nigerian vegetables. Trop. Sci. 8: 128-132 (1966).

- OWREN, P. A.; HELLEM, M. D., and ODEGAARD, M. D.: Linolenic acid for the prevention of thrombosis and myocardial infarction. *Lancet* 7367: 975-978 (1964).
- PERROT, E.: *Matières premières usuelles du règne végétal*, vol. 1 et 2 (Masson, Paris 1944).
- PFAFFMANN, C.: The pleasures of sensation. *Psychol. Rev.* 67: 253-268 (1960).
- RICHARD, A.: A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. *Folia primat.* 12: 241-263 (1970).
- RUITER, L., DE: Feeding behavior of vertebrates in the natural environment; in CODE, Handbook of physiology. Sect. 6. Alimentary canal, vol. 1, pp. 97-116 (American Physiological Society, Washington 1967).
- SOMOGYI, M.: Notes on sugar determination. *J. biol. Chem.* 195: 19 (1952).
- SPACKMAN, D. H.; STEIN, W. H., and MOORE, S.: Chromatography of aminoacids on sulfonated polystyrene resins. An improved system. *Analyt. Biochem.* 30: 1185-1206 (1958).
- STANTON, W. R.: The chemical composition of some tropical food plants. VI. Durian. *Trop. Sci.* 8: 6-10 (1966).
- TEITELBAUM, P. and EPSTEIN, A. N.: The role of taste and smell in the regulation of food and water intake. Proc. 1st int. Symp. Wenner-Gren Center, Stockholm, pp. 347-360 (Pergamon, London 1963).
- TOURY, J.; GIORGY, R.; FAVIER, J. C., et SAVINA, J. F.: Aliments de l'Ouest africain. Tables de composition. *Ann. Nutr. Aliment.* 21: 73-127 (1967).
- UVAROV, B. P.: Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology (Cambridge University Press, Cambridge 1966).
- VIALARD-GOUDOU, A.: Recherches sur quelques plantes alimentaires du Sud-Vietnam et de l'Asie tropicale. Composition chimique, valeur nutritive, emploi dans l'alimentation; Thèse Toulouse (1956).
- WHEMER, C.: Die Pflanzenstoffe, vol. 1, 2 (Fischer, Jena 1929, 1931).
- YOUNG, P. T.: Reversal of food preference of the white rat through controlled prefeeding. *J. genet. Psychol.* 22: 33-66 (1940).

Adresses des auteurs: Dr. C. M. HLADIK et Dr. A. HLADIK, Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle, 4, avenue du Petit-Château, F-91 Brunoy; Dr. J. BOUSSET, Dr. J. DELORT-LAVAL et Dr. G. VIROBEN, CNRZ, F-78 Jouy-en-Josas; Dr. P. VALDEBOUZE, Laboratoire d'Essai et d'Analyse des Aliments, 1, rue Santos-Dumont, F-75 Paris 15^e (France)