

DETERMINANTS DES VARIATIONS DE LA BIOMASSE DES PRIMATES EN FORET TROPICALE: NOUVEAUX RESULTATS EN AFRIQUE DE L'OUEST

John F. Oates, George H. Whitesides, A. Glyn Davies, Peter G. Waterman, Steven M. Green, Georgina L. Dasilva, Simon Mole

Résumé:

Pour explorer les sources de variation de la biomasse des primates en forêt tropicale, et en particulier pour tester l'hypothèse que le type de sol est un déterminant ultime majeur de la biomasse des Colobinés et d'autres primates, nous avons comparé des données sur les sols, la végétation et les communautés de primates sur un site en Afrique de l'ouest (Tiwai Island, Sierra Leone) et des informations sur d'autres sites, notamment deux autres sites africains (Douala-Edéa au Cameroun, Kibale Forest en Ouganda).

La biomasse de huit espèces de primates anthropoïdes dans d'anciennes forêts secondaires à canopée élevée à Tiwai a été estimée d'après des données de densités de populations, obtenues par des recensements par transect combinés à des données de densités de groupes et de masse corporelle individuelle. Des échantillons de sol et de feuilles d'arbres ont été collectés sur le même site, et soumis à diverses analyses chimiques et mécaniques. Notre estimation de la biomasse des anthropoïdes à Tiwai est de 1229-1529 kg/km², dont 682-889 kg/km² de Colobinés. C'est une des plus fortes biomasses de primates connues dans le monde.

Nous avons montré que les sols de Tiwai avaient un contenu en sable assez important, un pH bas, et un faible niveau de nutriments minéraux. Les niveaux de tanins condensés dans les feuilles matures des arbres communs étaient plus hauts que sur d'autres sites, mais le rapport protéines/fibres était également plus élevé que dans tous les autres sites, sauf Kibale. Nous supposons qu'un grand nombre de facteurs environnementaux jouent sur les densités de populations de primates, et que les sols pauvres en nutriments et les niveaux élevés de tanins dans les feuilles des arbres ne produisent pas nécessairement une faible biomasse de primates (ou de Colobinés), comme certaines études antérieures l'avaient suggéré. De plus, les graines (source de nourriture importante pour les Colobinés de Tiwai) sont apparemment communes dans le régime alimentaire des Colobinés et ne sont pas consommées uniquement pour compenser la rareté des feuillages comestibles.

Mots clés: Afrique; Colobinés; biomasse d'herbivores; tanins des feuilles; chimie des plantes; écologie des primates; consommation de graines; Sierra Leone; conditions pédologiques; arbres; forêt tropicale.

INTRODUCTION

Les rares études qui ont tenté d'estimer la biomasse totale des mammifères non volants dans les forêts tropicales ont montré que les primates non humains constituent une grande partie de cette biomasse, si la pression de chasse n'est pas trop importante (par exemple, Eisenberg et Thorington, 1973; Terborgh, 1983). Des estimations de la biomasse de primates seuls (en excluant les autres mammifères) sont disponibles pour un grand nombre de sites forestiers en Asie, en Afrique et sous les néotropiques, mais ces estimations sont souvent basées sur des données limitées. En général, l'Afrique est moins bien connue que les autres zones (voir Bourlière 1985 pour un compte-rendu).

Il est évident que les estimations disponibles de la biomasse de primates varient considérablement selon les sites. Les erreurs d'échantillonnage, les différences d'intensité de la chasse (Freese et al., 1982; Davies, 1984) et les différences de technique d'échantillonnage et d'analyse (Whitesides et al., 1988) contribuent sans aucun doute à cette variation. Ces facteurs seuls, cependant, ne suffisent pas pour expliquer l'importance des variations constatées. Est-il possible d'identifier d'autres causes de variation plus fondamentales, et la fertilité du sol peut-elle être un déterminant primaire de la biomasse de primates, comme certains rapports l'ont suggéré?

Cet article présente de nouveaux résultats sur les sources de variation de la biomasse des primates en forêt tropicale, en comparant des données sur le sol, la végétation et les communautés de primates d'un site en Afrique de l'ouest (Tiwai Island, Sierra Leone) avec des informations obtenues sur d'autres sites. Nous avons particulièrement examiné deux autres sites africains, Douala-Edéa (Cameroun) et Kibale (Ouganda), pour lesquels existent des données comparables. Nous sommes partis de l'hypothèse que les conditions de sol sont un déterminant ultime majeur de la biomasse des Colobinés et des autres primates, une hypothèse déjà évoquée pour expliquer les différences de densité de populations de Colobinés entre Douala-Edéa et Kibale (McKey, 1978; McKey et al., 1981).

McKey (1978) a montré que les densités de colobes étaient beaucoup plus basses à Douala-Edéa qu'à Kibale, et qu'ils mangeaient beaucoup de graines. Les sols à Douala-Edéa sont très sableux et acides, et ont des concentrations de nutriments plus faibles que celles de Kibale (Gartlan et al., 1980). McKey

(1978) a fait l'hypothèse que la qualité des feuillages à Douala-Edéa avait un effet direct sur les densités de populations des Colobinés, car les feuilles sont de loin la source de nourriture potentielle la plus abondante pour ces animaux. Si la composition chimique de la plupart des feuilles empêche qu'elles soient consommées, les singes doivent se rabattre en grande partie sur des aliments plus rares, tels que les graines. Janzen (1974) propose que sur des sols sableux pauvres en nutriments, sous les tropiques, les feuilles soient protégées par de fortes concentrations de composés secondaires défensifs (en particulier des phénols), et qu'en conséquence, la capacité d'accueil est plus faible sur ces sites. Néanmoins, McKey et al. (1981) ont reconnu que d'autres facteurs (tels que l'altitude et la diversité spécifique des plantes) peuvent influencer la chimie défensive des plantes et donc la biomasse. Janzen lui-même (1975) a souligné que les types de défenses chimiques sont sans doute également liés à la longueur de la saison sèche et au stade de succession de la végétation. De manière similaire, en comparant des localités en Amazonie, Emmons (1984) a discuté le fait que les dégradations de la végétation et le climat peuvent modifier un lien général entre la fertilité du sol et les densités de population de mammifères.

Notre analyse comparative pose donc les questions suivantes:

1) La fertilité du sol permet-elle de prévoir précisément la biomasse des populations de primates dans les forêts tropicales?

2) Existe-t-il une relation prévisible entre les mesures conventionnelles de la fertilité du sol dans ces forêts (par exemple, quantité de sable, pH, concentration en nutriments minéraux) et le niveau de défenses chimiques des feuilles des arbres?

3) Si la biomasse de primates n'est pas étroitement liée à la fertilité du sol et/ou à la composition chimique des plantes, quels autres facteurs peut-on identifier comme ayant un rôle dans cette variation? En particulier, quels peuvent être les rôles du climat, des dégradations de l'habitat, de la composition spécifique et de la diversité des communautés de plantes?

4) La consommation de graines par les primates est-elle un phénomène généralement lié à la présence de plantes ayant des défenses chimiques et poussant sur des sols pauvres?

SITE D'ETUDE

Tiwai Island (centrée sur 7°33' N, 11°21'O), d'une surface d'environ 12 km², est située sur la rivière Moa dans le sud de la Sierra Leone, à environ 60 km à l'intérieur des terres. Son relief est peu élevé, variant d'environ 85 m d'altitude sur les berges à un maximum de 120 m d'altitude à l'intérieur de l'île. Tiwai est la plus nordique d'un ensemble d'îles partiellement boisées situées au niveau où la Moa se divise en de multiples bras sur une zone de failles géologiques. Cette zone est limitrophe de la bordure ouest de la réserve de la Gola Forest (figure 1), dont une partie est elle-même contiguë avec les forêts de l'ouest du Liberia. Ces forêts font partie de la région de forêt pluviale de haute Guinée, une zone ayant de nombreux éléments faunistiques et floristiques distincts, dont plusieurs espèces de primates endémiques (Moreau 1969).

Figure 1: photographie aérienne du site de Tiwai Island, indiquant l'île (A), la rivière Moa (B) et la réserve forestière de Gola West (C).

Climat

Le climat de Tiwai est humide, avec une saison sèche prononcée de 4 mois, de décembre à mars (figure 2). La pluviométrie annuelle moyenne à notre camp de base sur le côté ouest de l'île, était de 2708 mm pour les années 1983-1986, ce qui est très similaire à la moyenne annuelle à long terme pour Bo, à 63 km au nord-ouest (2805 mm de pour 1949-1976 (Bowden 1980), et 2833 mm pour 1977 et 1985 (données non publiées du Sierra Leone Meteorological Service)).

Figure 2: climat au camp de l'ouest de Tiwai Island, pour 1983-1985. La pluviométrie moyenne mensuelle est représentée par les colonnes, la température mensuelle moyenne est représentée par les •.

Sols

Les sols de Tiwai Island varient selon leur proximité par rapport à la rivière et d'autres facteurs de drainage. Ils sont proches des "ferralsols" de la classification des sols de l'United Nations Food and Agricultural Organization (Fitzpatrick 1980). Les sols de l'intérieur montrent fréquemment des concrétions nodulaires latéritiques, sous un horizon de surface sableux. Dans les zones élevées localement, des blocs plus massifs de latérite et de granite émergent au-dessus de la surface. Les sols plus proches de la rivière sont affectés par les inondations et les dépôts de limon: les profils montrent alors des gleys et des marbrures rouges sous la surface, plutôt que de la latérite. Tous les sols ont une couche de litière très

éparse, et sont faiblement humifiés. Les racines sont concentrées près de la surface et sont souvent exposées après de fortes pluies. L'activité des termites à la surface est forte.

Végétation

Récemment, l'agriculture a été beaucoup moins intense sur Tiwai que sur la plupart des terres environnantes, mais des informateurs locaux affirment que l'île était plus cultivée au début du siècle. Au début de nos recherches, quelques plantations actives et beaucoup de forêts de régénération ("farmbush") occupant des plantations récentes (<20 ans) occupaient environ 30% de la surface de l'île. Des marécages à palmiers et de la forêt riveraine??? couvraient environ 10% de l'île, et les 60% restants étaient occupés par une ancienne forêt secondaire haute. Depuis 1982 l'agriculture est confinée aux zones extrêmes nord et sud de Tiwai.

Les plus grands arbres des anciennes forêts secondaires de Tiwai atteignent plus de 45m de hauteur. La plupart sont des émergents isolés, et beaucoup sont décidus. La haute canopée se trouve entre 15 et 25 m, ce qui est la hauteur de la majorité des grands arbres, mais sa continuité varie. Dans certaines zones, elle est continue sur plusieurs hectares, mais elle est généralement plutôt morcelée partiellement, avec une masse dense de végétation à 8-15 m. Cela résulte probablement d'une combinaison d'anciennes activités agricoles, de l'abattage de quelques arbres pour le bois et pour faire des pirogues, de chutes causées par le vent (fréquentes au début de la saison des pluies), et de mortalité locale résultant de stress hydriques pendant la saison sèche dans les zones où un sol peu profond recouvre un substrat rocheux. Les lianes sont un composant abondant de la forêt ancienne, spécialement dans les zones où le sous-bois est dense.

Mammifères

La faune mammalienne de Tiwai est similaire à celle de la Gola Forest, bien que les trois grandes espèces de Gola (éléphant, buffle et bongo) soient absentes. Onze espèces de primates non-humains sont présentes sur l'île: galago de Demidoff (*Galago demidovii*), potto de Bosman (*Perodicticus p. potto*), chimpanzé (*Pan troglodytes verus*), cercocèbe fuligineux (*Cercocebus a. atys*), vervet (*Cercopithecus aethiops sabaeus*), cercopithèque diane (*Cercopithecus d. diana*), hocheur à nez blanc (*Cercopithecus petaurista buettikoferi*), mone de Campbell (*Cercopithecus c. campbelli*), Colobe blanc et noir d'Afrique occidentale (*Colobus p. polykomos*), Colobe bai (*Procolobus b. badius*) et Colobe de Van Beneden (*Procolobus verus*).

Les primates de Tiwai n'ont subi qu'une pression de chasse faible ces dernières années. Les chasseurs libériens, qui ont décimé les primates de forêt dans d'autres régions de Sierra Leone (Davies, 1987), ont visité Tiwai peu fréquemment. Depuis que notre recherche a commencé à Tiwai en 1982, il n'y a eu virtuellement aucune chasse de quelque sorte que ce soit, et en janvier 1987 l'île est devenue une réserve légale, dans laquelle toute chasse est interdite. Une migration différentielle des primates vers Tiwai, résultant d'une pression de chasse sur la terre ferme plus forte est possible, mais nous n'en avons pas de preuve. L'antagonisme des groupes sociaux de primates résidents envers les étrangers a probablement permis de limiter une migration extensive, et la barrière de la rivière a certainement été un obstacle supplémentaire. Cependant, la rivière n'est pas une barrière absolue à l'immigration et à l'émigration: en plusieurs endroits autour de l'île la Moa se scinde en de nombreux petits canaux qui peuvent être franchis sur des troncs ou sur des rochers et des bancs de sable émergés au pic de la saison sèche.

Nous avons restreint notre analyse aux populations de primates des zones de forêts anciennes sur Tiwai. Toutes les espèces citées plus haut résidaient dans ces forêts, à l'exception des vervets (*Cercopithecus aethiops*). Ces singes passent la plupart du temps dans les zones cultivées et le long des berges de la rivière, et ne pénètrent que rarement dans les zones de forêt ancienne: ils ont donc été exclus de notre analyse.

METHODES

Système de piste et zone d'étude

Nous avons ouvert un réseau de sentiers de 1 m de large dans le sous-bois sur les deux tiers sud de Tiwai Island, à des intervalles de 400 m et en suivant les directions nord-sud et est-ouest. Sur cette grille, deux zones de forêt ancienne d'une trentaine d'hectares sur les deux côtés de l'île ont été sélectionnées pour des études intensives; dans ces zones d'étude est et ouest des sentiers ont été ouverts à des intervalles de 50 m (figure 3).

Estimations de densités de primates

La source de données primaire que nous avons utilisée pour estimer la densité des populations de primates des forêts anciennes sur Tiwai est une série de 26 transects de 6 km parcourus par un seul

observateur (G. H. Whitesides), entre le 4 octobre 1982 et le 21 janvier 1984. Sur ces transects, les informations suivantes sur les primates anthropoïdes ont été recueillies: 1) identification de l'espèce, 2) nombre d'individus vus, 3) distance estimée par rapport à l'observateur du premier individu vu de chaque espèce, et 4) distance perpendiculaire estimée entre le sentier de recensement et le premier individu vu. Deux individus ou plus de la même espèce, séparés par moins de 50 m, étaient considérés comme faisant partie du même groupe.

Quatre méthodes ont été utilisées pour calculer les densités de groupes grâce aux données de nombre et de localisation des groupes vus sur les transects. Les deux premières méthodes impliquaient le calcul de la surface échantillonnée (en km²), en séparant les espèces. Cette surface a été calculée en multipliant la longueur et la largeur du transect, la largeur du transect étant obtenue par la formule $2(0,5S + D)$, avec S la dispersion moyenne des groupes de chaque espèce, et D la "distance d'observation effective" de chaque espèce. Cette distance est celle en deçà de laquelle le nombre d'observations était égal au nombre d'observations manquées à une distance inférieure; elle a été estimée à la fois par des graphiques de pourcentages cumulés de la distance perpendiculaire estimée des premiers individus observés, et par l'examen des histogrammes. De cette façon, deux estimations différentes des densités de groupes ont été obtenues.

Une troisième estimation des densités de groupes a été obtenue des mêmes données en appliquant le modèle de taux de hasard ("hazard-rate model") de Hayes et Buckland (1983). Ce modèle part du principe que les changements de distance et d'angle d'observation altèrent les probabilités d'observation quand l'observateur avance le long du transect (Whitesides et al., 1988).

Une quatrième estimation de la densité des groupes de primates anthropoïdes dans la forêt de Tiwai a été faite en combinant les résultats obtenus sur les transects de 6 km avec ceux issus d'une série de recensements par "balayage" faits dans une aire limitée. Entre le 27 mars 1983 et le 20 juin 1984, 17 recensements de ce type ont été effectués, au cours desquels trois observateurs marchaient simultanément le long de transects parallèles distants de 100 m les uns des autres et longs de 1 km. Ces échantillonnages (similaires à ceux utilisés par Rodman, 1973) ont produit les mêmes résultats que les transects proprement dits, avec une précision accrue sur l'identification des espèces et les caps compas de toutes les vocalisations entendues. Après chaque balayage, les informations données par les trois observateurs étaient regroupées pour obtenir une estimation du nombre total de groupes dans chaque quadrat échantillonné de 0,3 km² (1000 m x 300 m). Nous avons alors calculé à partir de tous les échantillons combinés, pour chaque espèce, le rapport entre le nombre de groupes vus par kilomètre de transect parcouru et le nombre total estimé de groupes présents par km² de forêt. Ce rapport a été utilisé pour convertir les fréquences d'observation sur les transects de 6 km en densités de groupes.

Enfin, une autre estimation des densités de groupes de singes a été dérivée de données sur la taille des domaines vitaux et l'extension du chevauchement des domaines vitaux de trois des quatre espèces sujets d'études intensives entre 1983 et 1986, *Cercopithecus diana*, *Colobus polykomos* et *Procolobus badius*. Des détails de ces méthodes sont donnés dans Whitesides et al. (1988).

Les chimpanzés n'ont été rencontrés qu'une fois pendant l'échantillonnage par transects, nombre insuffisant pour les estimations de population. La densité de chimpanzés a donc été estimée d'après les observations ad libitum faites au cours des activités de terrain sur Tiwai. Nous avons également fait des estimations grossières des densités des deux espèces de petits prosimiens habitant Tiwai, d'après des observations faites au cours d'un petit nombre de sorties de nuit et (au cours d'autres activités de terrain) d'après des auditions de galagos de Demidoff le matin et le soir

Taille et composition des groupes sociaux de singes

Nous avons converti les estimations de densité de groupes de singes en biomasse en combinant les données de masse corporelle individuelle avec les estimations de taille moyenne et de composition des groupes à Tiwai. Nous avons estimé la taille et la composition des groupes en combinant les chiffres obtenus par des comptages précis de groupes étudiés intensément (deux de *Cercopithecus diana*, un de *Colobus polykomos*, un de *P. badius* et un de *P. verus*) avec les estimations séparées de cinq observateurs sur d'autres groupes en différents endroits de l'île (J.F. Oates, G. H. Whitesides, A. G. Davies, G. L. Dasilva, et Robert P. Kluberanz).

Mesures de masse corporelle

Onze singes adultes récemment tués par des chasseurs dans le sud et l'est de la Sierra Leone ont été pesés avec un peson (un *Cercopithecus diana*, trois *C. petaurista*, un *C. campbelli*, trois *Colobus polykomos*, et trois *P. verus*). Des données sur 124 autres singes adultes tués dans la nature ont été obtenues à partir des références accompagnant les spécimens dans les collections des musées suivants:

Anatomisches Institut, University of Göttingen; British Museum (Natural History), Londres; Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; United States National Museum, Washington, D.C. Les échantillons de musée comprenaient 7 *Cercocebus atys*, 14 *Cercopithecus diana*, 17 *C. petaurista*, 18 *C. campbelli*, 12 *Colobus polykomos*, 25 *P. badius* et 31 *P. verus*. Seuls des spécimens provenant de la zone de forêt pluviale de Sierra Leone, Liberia, sud de la Guinée, et ouest de la Côte d'Ivoire ont été inclus dans l'échantillon.

Pour les masses corporelles des chimpanzés, en l'absence de données publiées sur un grand échantillon de *Pan troglodytes verus*, nous avons utilisé la moyenne des masses des mâles et des femelles adultes de trois populations de *Pan troglodytes schweinfurthii* données par Uchara et Nishida (1987), c'est-à-dire 37 kg. Nous avons utilisé des masses moyennes d'adultes de 60 g pour *Galago demidovii*, et de 1,1 kg pour *Perodicticus potto*, d'après Charles-Dominique (1971).

Nous avons estimé que la masse d'un grand mâle subadulte de petit singe était égale à celle d'une femelle adulte, et qu'un immature moyen pesait la moitié de la masse d'une femelle adulte. La masse des petits singes solitaires était assumée être la moyenne des masses des adultes mâles et femelles, et celle d'un individu moyen de chimpanzé ou de prosimien était 67% de la moyenne de la masse corporelle des adultes.

Chimie du sol

En 1984, une équipe de l'université de Strathclyde a entrepris une étude des sols de Tiwai Island. Ils ont fait 23 carottages le long de six transects: neuf à des intervalles de 300 m sur un transect de 2,4 km à travers l'île, de la côte ouest à la côte est, et 14 à des intervalles de 150 m sur cinq transects plus courts situés dans les deux zones d'études (figure 3). Une description du profil du sol a été faite pour chaque carottage, et des échantillons pris dans chaque horizon. Ces échantillons ont été séchés au soleil sur le terrain puis transportés au Njala University College pour analyse par des techniciens du laboratoire du projet de l'United States Agency for International Development Adaptive Crop Research and Extension (ACRE). Au laboratoire de l'ACRE les échantillons ont été broyés, et le matériel utilisé dans les analyses ultérieures passé dans un tamis de 2 mm. Les mesures du pH ont été faites en immergeant une électrode de verre dans un mélange d'un volume de mixture de sol et d'un volume d'eau distillée. Le phosphore a été isolé par de l'extrait Olsen modifié (0,5 mol/L NaHCO₃, 0,01 mol/L EDTA, pH 8,5); le calcium, le potassium et le magnésium ont été extraits avec de l'acétate d'ammonium à 1 mol/L; les éléments mesurés par spectrophotométrie d'absorption atomique. Les volumes mesurés de chaque échantillon de sol ont été pesés, et le rapport masse/volume (en gramme par millilitre) obtenu a été utilisé pour exprimer les valeurs pour le calcium, le potassium et le magnésium en termes de millimoles par unité de masse de sol. Les analyses mécaniques du sol (pour déterminer le contenu en sable, en limon et en argile) ont été faites avec un hydromètre après avoir ajouté de l'hexamétophosphate de sodium à un mélange 1:1 masse:volume (en gramme par millilitre) d'une mixture de sol et d'eau distillée.

Figure 3: Tiwai Island, montrant la localisation des zones d'études et des transects d'étude du sol (les sites d'échantillonnage du sol sont montrés par les ■).

Biomasse des espèces d'arbres

Dans les deux zones d'étude, le diamètre des troncs à hauteur de poitrine (dbh: diameter at breast height) a été mesuré sur tous les arbres de dbh supérieur ou égal à 40 cm et/ou dont la hauteur maximum estimée du houppier au-dessus du sol était supérieure ou égale à 20 m. Chaque arbre a reçu une étiquette numérotée en aluminium et identifié (quand cela était possible) au niveau de l'espèce par G.H. Whitesides et J.F. Oates, en utilisant Savill et Fox (1967) et la Flora of West Africa. Cet "échantillon de grands arbres" comprenait 3082 arbres individuels, dont 99,3% ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce. Les plus petits arbres ont été comptés dans un échantillon au hasard stratifié de 112 parcelles de 25 x 2 m distribuées dans la même zone que l'échantillon de grands arbres. Tous les arbres dont le dbh était supérieur ou égal à 5 cm et/ou la hauteur maximum supérieure ou égale à 5 m ont été inclus dans ce second échantillon; le dbh et la hauteur ont été mesurés pour chacun de ces 625 arbres. La surface de la section transversale du tronc à hauteur de poitrine (aire de base ou "basal area") a été calculée pour chaque arbre d'après la mesure du diamètre.

Pour les deux zones d'étude (est et ouest), nous avons calculé l'aire de base totale par hectare pour chaque espèce d'arbre de l'échantillon de grands arbres, puis nous l'avons ajoutée à la même mesure issue des parcelles de 25 x 2 m, en prenant garde de ne pas prendre chaque individu plus d'une fois. Une estimation pour l'ensemble de l'île a été obtenue en prenant la moyenne des mesures d'aire de base par hectare pour chaque espèce sur les deux zones d'étude.

Chimie des plantes

La plupart des échantillons de feuilles matures ont été collectés dans le houppier des arbres, soit avec un élagueur, soit en faisant grimper un assistant dans l'arbre; quelques échantillons ont été récoltés sur des branches tombées depuis très peu de temps. Nous n'avons pas pris d'échantillon sur des très jeunes arbres. Les échantillons avaient des masses fraîches variant de 14 à 135 g, avec une moyenne \pm déviation standard de 63 ± 29 g (n=25).

Après récolte, les échantillons ont été séchés, au soleil ou dans un four à 50°C. Une fois secs, ils ont été scellés dans des sachets en plastique et expédiés au Department of Pharmacy de l'Université de Strathclyde, pour être analysés pour l'azote, les tanins condensés et les acid detergent fibers??? en utilisant les méthodes décrites par Oates et al. (1980) et Waterman et al. (1983). Nous savons que le niveau de tanins condensés ne donne pas nécessairement une mesure précise de l'impact physiologique de cette classe de phenoliques (Mole et Waterman 1987a, b). Ce sont cependant ces mesures qui ont été employées dans les études de la forêt pluviale discutées dans cet article, nous les avons donc utilisées pour pouvoir faire des comparaisons directes des niveaux de production de ces métabolites dans les différents sites.

RESULTATS ET COMPARAISONS

Masses individuelles et masses des groupes de petits singes

Le tableau 1 donne les masses corporelles des mâles et des femelles adultes des singes de forêt d'Afrique de l'ouest. Les masses des spécimens tués par des chasseurs dans les environs de Tiwai étaient dans la plupart des cas très proches des masses moyennes des spécimens de musée provenant d'une zone plus étendue. Nous pensons donc qu'aucune erreur significative n'a été introduite en utilisant les données d'une région étendue pour les estimations de masse des singes de Tiwai. Cependant, la petite taille des échantillons pourrait être une source d'erreur dans certains cas. La masse corporelle des femelles adultes de *Cercocebus atys* a été basée sur quatre spécimens seulement, et les masses des mâles adultes de *C. atys*, *Cercopithecus diana* et *Colobus polykomos* ont été basées sur trois, quatre et cinq spécimens respectivement.

Le tableau 2 donne les compositions estimées des groupes et les masses des groupes sociaux moyens de petits singes sur Tiwai, basées sur les données de masse corporelle du tableau 1. Les groupes moyens de *Cercocebus atys* et de *Procolobus badius* étaient beaucoup plus lourds que ceux des autres espèces. Avec des calculs similaires, Struhsaker (1975) a trouvé une masse de groupe encore plus grande pour *P. badius* dans la Kibale Forest, en Ouganda (296 kg/groupe au lieu de 218 kg/groupe pour Tiwai). Struhsaker estimait la taille moyenne des groupes à 50 pour *P. badius* à Kibale, où les groupes semblent plus importants qu'à Tiwai, et il a utilisé des masses corporelles différentes. Ces masses étaient par exemple 10,5 kg pour un mâle adulte, basée sur un seul individu; la plus grande masse corporelle pour l'Afrique de l'ouest trouvée par nous pour un mâle adulte de cette espèce était 9,6 kg.

Biomasse des primates

Le tableau 3 expose les biomasses des primates anthropoïdes que nous avons calculées pour les forêts anciennes de Tiwai. Pour chaque espèce de petit singe nous avons utilisé un ensemble de densités de groupes sociaux, pour couvrir l'ensemble des estimations de densité obtenues par les différentes techniques d'échantillonnage et d'analyse que nous avons mises en oeuvre (Whitesides et al., 1988). Ces densités ont été combinées avec les masses de groupes (tableau 2) pour produire des estimations de biomasse de groupes de petits singes, auxquelles nous avons ajouté la biomasse des individus solitaires, obtenue grâce aux observations faites durant les parcours de transects. La biomasse des solitaires est une estimation prudente, car elle implique que tous les individus vus à 50 m ou plus des individus conspécifiques les plus proches soient solitaires. En fait, beaucoup de ces individus solitaires faisaient peut-être partie d'un groupe dont les autres membres n'ont pas été détectés; cela concerne particulièrement *Colobus polykomos*, pour lequel 11,7% des observations sur transects appartiennent à la catégorie "incertain" (individus ni clairement solitaires, ni faisant partie d'un groupe de façon certaine). Dans cette analyse, nous avons traité ces observations incertaines comme des solitaires, et nous avons pris 25 m comme largeur de la bande échantillonnée de chaque côté du parcours du transect.

La biomasse estimée des anthropoïdes de Tiwai est 1229-1529 kg/km² (tableau 3). Une estimation grossière de la biomasse de prosimiens est 30 kg/km², ce qui donne une estimation de la biomasse totale des primates pour Tiwai Island de 1410 ± 150 kg/km². Nos estimations de biomasse pour *C. polykomos* et *P. badius* sont approximativement de 300-450 kg/km² pour chacun, et nous avons estimé la biomasse combinée des trois espèces de Colobinés dans les forêts anciennes de Tiwai à 651-861 kg/km² (tableau 3). Comme nous avons utilisé une taille moyenne de groupe relativement petite (35) pour *P. badius*, et

comme le nombre de groupes de *C. polykomos* était probablement sous-estimé, la biomasse totale réelle des trois espèces de Colobinés est probablement plus proche de 1000 kg/km². La biomasse de primates totale des forêts de Tiwai atteint donc peut-être 1670 kg/km².

Tableau 1: masse corporelle des adultes (en kilogrammes) des singes d'Afrique de l'ouest (les sources sont décrites au chapitre "Méthodes: mesures de masses corporelles").

Tableau 3: Tailles de groupe estimées et masses corporelles individuelles des singes de Tiwai Island.

Le tableau 4 compare les biomasses estimées des anthropoïdes de Tiwai à celles de plusieurs sites de forêt pour lesquels la pression de chasse a été jugée légère ou nulle, sur la base d'informations publiées ou d'observations personnelles. Comme il n'y a pas de biomasse de primates publiée pour Douala-Edéa, nous avons fait nos propres estimations (appendice). Le site le plus similaire à Tiwai est le parc national de Tai en Côte d'Ivoire, où les mêmes espèces de primates vivent dans une forêt floristiquement similaire, à la même altitude. Le chiffre de 1010 kg/km² pour Tai (Bourlière 1985: tableau 5) est peut-être sous-estimé, car il est basé sur des données limitées et peut-être erronées. Les données viennent d'une zone d'étude de 2 km², et la biomasse est obtenue d'après les densités de singes calculées en divisant la taille de groupes sociaux connus par la surface du domaine vital du groupe. Ni le recouvrement de territoires (qui peut atteindre 100% pour *P. badius*), ni les individus solitaires ne sont considérés. De plus, il n'y a que deux espèces pour lesquelles des données provenant de plus d'un groupe social ont été utilisées pour faire les estimations (données brutes disponibles dans Galat et Galat-Luong 1985).

Tous les sites donnés dans le tableau 4 ayant une estimation de la biomasse totale d'anthropoïdes supérieure à 1000 kg/km² ont une biomasse de Colobinés d'au moins 700 kg/km², et parmi les sites africains, la plupart de la variation de biomasse totale est due à la variation de la biomasse de Colobinés. Les biomasses de primates estimées ne dépassent celles de Tiwai que dans deux sites (Kibale Forest, Ouganda, et Polonnaruwa, Sri Lanka). Des conditions locales inhabituelles expliquent les fortes biomasses trouvées sur ces sites:

1) Les données de Kibale (Struhsaker 1975) proviennent d'une zone de forêt sempervirente semi-montagnarde, de 2 km² environ, adjacente à la Kanyawara Forest Station, une zone où les colobes bais sont localement très abondants (79% de la biomasse d'anthropoïdes estimée). Les données de recensement venant d'autres zones de Kibale montrent que les densités de colobes bais sont beaucoup plus faibles dans d'autres parties de cette forêt (par exemple, le taux d'observation de la zone du Dura River Bridge, plus au sud, est un tiers de celui des transects de Kanyawara).

2) Les 6 km² du site d'étude de Polonnaruwa sont un sanctuaire religieux et archéologique dans une zone de forêt semi-décidue où presque tout le sous-bois a été défriché. Les grands mammifères d'origine y sont absents et les prédateurs naturels rares, bien qu'il y ait un peu de prédation par les chiens domestiques; les primates forment presque toute la biomasse de mammifères (Hladik et Hladik, 1972). Par moments, les groupes de macaques de Polonnaruwa ajoutent à leur régime alimentaire la nourriture donnée par les hommes (Dittus 1977).

Nous n'avons pas inclus dans le tableau 4 la plus forte biomasse de primates reportée pour un site: 4712 kg/km², à Hacienda Barqueta, au Panama, par Baldwin et Baldwin, 1976. Ils ont tiré ce résultat d'une zone très petite et très dégradée, 0,2 km² dans une zone de 4 km² de forêt marécageuse côtière. La biomasse est tirée des masses estimées de huit groupes et six individus solitaires de *Alouatta palliata*, deux groupes de *Saimiri sciureus*, et un groupe de *Cebus capucinus*, en utilisant la zone d'étude pendant une période de 10 semaines en 1970-1971. Baldwin et Baldwin suggèrent que la haute densité de population locale puisse être une conséquence de l'immigration des singes depuis des zones environnantes quand celles-ci ont été transformées en terres agricoles; en 1972 la zone d'étude a été "mise à nu au bulldozer".

Chimie du sol

Le tableau 5 présente le pH, la taille des particules et la concentration en phosphore, potassium, calcium et magnésium des sols de Tiwai, ainsi que les mêmes renseignements pour deux autres sites en Afrique pour lesquels existent des informations comparables sur la chimie des plantes et les primates (Douala-Edéa, Cameroun, et Kibale Forest, Ouganda). Les sols de Tiwai ont des niveaux de tous les minéraux nettement plus bas que ceux de Douala-Edéa et de Kibale; le pH est intermédiaire à celui des deux autres sites, mais un peu plus proche de celui de Douala-Edéa. Bien que le contenu en sable à Tiwai soit également intermédiaire, avec 77% il est plus proche de celui de Douala-Edéa (85%) que de celui de Kibale (60%). Relativement aux sols tropicaux en général (décrits par Young (1976)), Kibale et Douala-

Edéa ont des niveaux de potassium bas, des niveaux de phosphore intermédiaires, et des concentrations de calcium et de magnésium similaires; les sols de Tiwai ont des niveaux de phosphore et de potassium bas, et sont déficients en calcium et en magnésium. Comparés avec les sols de forêt au Ghana et en Côte d'Ivoire décrits par Ahn (1970: tableau 7.1), les sols de Tiwai ont des niveaux de magnésium et de potassium plus faibles, et des niveaux de calcium plus bas ou similaires. A un pH de 5,5, les nutriments (spécialement le phosphore) deviennent moins disponibles (Young, 1976). Le pH moyen des sols de surface de Tiwai est de 4,3 et cela, couplé avec la nature sableuse du sol, produit probablement des conditions de fertilité très basse (sensu??? Young 1976). Cette conclusion est soutenue par l'observation que la culture principale sur Tiwai, le riz pluvial (non inondé) ne peut pousser en un endroit que pour une saison; cette croissance est probablement permise en grande partie par les nutriments lessivés par les pluies depuis les restes de végétation brûlée.

Composition spécifique de la flore arborée

Nos échantillons d'arbres des zones d'étude est et ouest sur Tiwai comprennent un total d'au moins 200 espèces. Quatre de ces espèces (*Pentaclethra macrophylla*, Mimosacées; *Funtumia africana*, Apocynacées; *Piptadeniastrum africanum*, Mimosacées; *Uapaca guineensis*; Euphorbiacées) forment 38,6% de l'aire de base totale estimée par hectare, et les 20 premières espèces en représentent 71,0% (tableau 6). Cette liste des 20 premières espèces reflète le fait que le site de Tiwai est de type secondaire et en bordure de rivière. Certaines des espèces les plus communes de Tiwai (par exemple *Funtumia africana* et *Pycnanthus angolensis*) sont généralement considérées comme typiques des phases de forêt jeune, tandis que *Plagiosiphon emarginatus* est commun sur les berges des grandes rivières (Savill et Fox, 1967).

Les légumineuses (arbres des familles Césalpiniacées, Mimosacées et Papilionacées) sont un élément majeur de la flore de Tiwai, et constituent 41% de l'aire de base de notre échantillon de grands arbres. Ce résultat est très similaire de celui d'un autre site africain bien connu, près de Makokou au nord-est du Gabon, où les légumineuses constituent 42% de l'aire de base des arbres de plus de 20 cm de dbh (Hladik, 1986). Les légumineuses sont beaucoup moins prédominants à Douala-Edéa et à Kibale Forest. Les données de McKey et al. (1981: tableau 1) indiquent que les légumineuses constituent 17,5% de l'aire de base totale de 383 troncs d'arbres de plus de 15,9 cm de dbh à Douala-Edéa, tandis que les données de Struhsaker (1975: tableau 32) montrent que les légumineuses ne constituent que 2,8% de 469 arbres de plus de 10 m de hauteur à Kibale.

Tiwai est riche en espèces d'arbres. Parmi les 625 individus de nos 112 parcelles au hasard et stratifiées de 25 x 2 m (surface totale 0,56 ha), il y avait 113 espèces de dbh supérieur ou égal à 5 cm, ou de hauteur supérieure ou égale à 5 m. Il y avait 92 espèces de dbh \geq 5 cm dans 0,4 ha à Makokou (Hladik, 1986), 51 espèces de dbh $>$ 15,9 cm dans 1,45 ha à Douala-Edéa (McKey et al., 1981), et 51 espèces de plus de 10 m de haut dans 1,43 ha à Kibale (Struhsaker 1975).

Des comparaisons directes entre ces sites sont difficiles non seulement parce que les tailles minimum sont différentes dans les échantillons, mais aussi à cause de la différence de distribution des parcelles. Nos données proviennent d'un échantillon au hasard stratifié éparpillé sur deux zones distinctes totalisant 60 ha, tandis que les données de Makokou semblent provenir d'une seule parcelle. Les données de Douala-Edéa proviennent de quatre bandes de 5 m de large à l'intérieur du territoire de 60 ha d'un groupe de colobes noirs, et les données de Kibale viennent de bandes de 5 m de large dans une zone d'environ 70 ha utilisée par un groupe de colobes bair.

Tableau 5: propriétés chimiques et mécaniques des sols de Tiwai, Douala-Edéa et Kibale Forest. * Les déviations standard (quand elles étaient disponibles) sont données entre parenthèses; n/a signifie "données non disponibles".

* Sources des données: les chiffres de Tiwai proviennent de cette étude. Les valeurs de Douala-Edéa (transect A) et de Kibale viennent de McKey (1978) et de données originales qui nous ont été fournies par D.B. McKey (communication personnelle) et par T.T. Struhsaker (communication personnelle). La série de données de Douala-Edéa qui nous a été fournie par McKey forme la base des statistiques descriptives données dans Gartlan et al. (1980).

La taille de l'échantillon pour Kibale était de 15 pour sable-limon-argile, et de 3 pour la composition chimique.

Tableau 6: composition chimique des feuilles matures des arbres de Tiwai. Moyenne des 20 premières espèces en terme d'aire de base par hectare (B.A./ha) sur deux parcelles, de 32,5 ha et de 23,6 ha.

Sigles des familles: Apo = Apocynacées; Cae = Césalpiniacées; Ebe = Ebénacées; Eup = Euphorbiacées; Fla = Flacourtiacées; Lec = Lecythidacées; Mim = Mimosacées; Mor = Moracées; Myr = Myricaceae; Ros = Rosacées; Sap = Sapotacées; Sim = Simaroubacées; Ver = Verbénacées.

* fibres acides détergentes???

** tanins condensés, en pourcentage "quebracho tannin equivalent"???

§ Valeur pondérée calculée d'après $\Sigma(P_i+X_i)\Sigma P_i$, avec P_i la proportion de l'aire de base de chaque espèce i et X_i la mesure chimique pour l'espèce i . Le chiffre est ensuite standardisé à 100%.

Chimie des plantes

Dans leur étude de la sélection de la nourriture par les colobes noirs, McKey et al. (1981) ont employé trois estimations quantitatives fréquemment utilisées pour estimer la qualité de la nourriture des mammifères herbivores: contenu en protéines brutes (en pourcentage de masse sèche d'azote x 6,25), contenu en fibres (en pourcentage de masse sèche d'acid detergent fiber???, qui constitue la cellulose et la lignine des parois cellulaires), et contenu en tanins condensés (exprimé en pourcentage de "quebracho tannin equivalent"). McKey et al. (1981) ont décrit les qualités nutritives des aliments végétaux disponibles pour les colobes noirs au moyen d'un index obtenu en divisant le contenu protéique d'un aliment par son contenu en fibres plus tanins condensés. Quand ils ont appliqué cet index aux aliments disponibles pour les colobes, ils ont vu qu'il était fortement corrélé avec la consommation de cet aliment. Un index plus simple (rapport protéines/fibres) a également montré une forte corrélation avec l'utilisation. Pour pouvoir faire des comparaisons, nous avons calculé ces indices pour les 20 premières espèces de Tiwai, ainsi que les moyennes et les moyennes pondérées pour l'ensemble de l'échantillon (tableau 6). Les moyennes pondérées prennent en compte des contributions relatives de chaque espèce à l'aire de base totale.

Le tableau 7 compare des mesures de chimie des feuilles matures et de biomasse des Colobinés à Tiwai et dans cinq sites africains et asiatiques. Les feuillages de Tiwai ont un contenu protéique légèrement plus haut que la moyenne des cinq autres sites, et un contenu en fibres plus bas que la moyenne. Ils sont entre Douala-Edéa et Kibale pour les niveaux de protéines et de fibres, et ont le plus haut contenu en tanins de tous les sites. Les indices pondérés de qualité de feuillages matures pour Tiwai sont plus hauts que tous les sites sauf Kibale. Ces indices sont significativement corrélés positivement avec la biomasse de Colobinés (coefficients de corrélation de Spearman, pour protéines/fibres: $r_s = 0,899$, $P < .05$, $n = 6$; pour protéines/(fibres + tanins): $r_s = 0,943$, $P = .01$, $n = 6$).

Nous avons utilisé plusieurs analyses multivariées pour examiner les contributions de la composition chimique des feuilles et de certaines propriétés du sol à la variabilité de biomasse des Colobinés et de tous les anthropoïdes. Nous avons inclus dans ces analyses le site de Sepilok à Sabah et trois sites africains, en utilisant les données pédologiques de Davies et Baillie (1988). Nous hésitons à beaucoup exploiter nos résultats numériques, car nous ne savons pas clairement si notre base de données limitée satisfait les conditions (par exemple, homogénéité des variances???) requises pour de telles techniques paramétriques. Cependant, certains de nos résultats sont solides, même si les conditions appropriées ne sont pas vérifiées. Considérons, par exemple, l'importance relative des protéines, des fibres, des tanins, nos indices de qualité des feuillages, et le pH et le contenu en sable des sols. Dans les corrélations multiples qui examinent chacune de ces variables en fonction, premièrement, de la biomasse totale des anthropoïdes, et, deuxièmement, de la biomasse des Colobinés seulement, le rapport protéines/fibres est la variable qui rend le mieux compte de la variabilité de biomasse des anthropoïdes ($R^2 = 0,998$), tandis que le rapport protéines/(fibres + tanins) est fortement corrélé avec la biomasse de Colobinés ($R^2 = 0,996$). Le contenu en sable et le pH du sol sont plus faiblement corrélés avec les deux biomasses qu'aucun autre facteur, les tanins seuls exceptés. Avec une régression linéaire stepwise??? (en utilisant SYSTAT; Wilkinson 1988), avec la biomasse d'anthropoïdes comme variable dépendante, le rapport protéines/fibres est la seule variable indépendante significative et rend compte de la plupart de la variabilité ($R^2 = 0,997$, $P < .001$); avec une régression stepwise??? avec la biomasse de Colobinés comme variable dépendante, le rapport protéines/(fibres + tanins) rend compte de la plupart de la variabilité ($R^2 = 0,887$, $P = .006$).

Tableau 7: composition chimique* des feuilles matures et biomasse des Colobinés** dans des sites de forêt pluviale en Afrique et en Asie. Les valeurs chimiques sont des pourcentages moyens pondérés de poids sec, standardisés selon l'aire de base de l'espèce pour tenir compte des différentes proportions de la flore mesurée sur chaque site.

* Sources des données de chimie des feuilles: Tiwai, tableau 6 de cet article; Douala-Edéa et Kibale, d'après P.G. Waterman (comm. pers.), en utilisant les numéros de troncs de Struhsaker (1975); Kakachi,

d'après Oates et al. (1980); Kuala Lompat (site en bord de rivière) et Sepilok (site en plaine), d'après Waterman et al. (1988).

** Sources des données de biomasse des Colobinés: d'après le tableau 4 de cet article, sauf Kakachi, qui est d'après Waterman et al. (1988).

DISCUSSION

Tout ce que nous avons passé en revue ici indique qu'une biomasse de primates de plus de 1000 kg/km² est communément atteinte dans les sites de forêt tropicale de l'Ancien Monde qui ont plus d'une espèce de Colobinés et une faible pression de chasse. Cependant, la biomasse de primates varie beaucoup dans les sites où la chasse est faible ou absente. Les données africaines que nous avons analysées suggèrent que de telles variations ne sont pas le résultat d'une simple relation entre la fertilité du sol et les densités de population de primates. Comparé avec d'autres sites africains, Tiwai Island a des sols contenant beaucoup de sable, ayant un pH faible, et de très basses concentrations en nutriments minéraux, alors que sa forêt supporte une des plus fortes biomasses de primates non-humains connues. De façon similaire, Marsh et Wilson (1981) ont vu peu de lien entre la fertilité du sol et les biomasses de primates sur des sites de l'ouest de la Malaisie. D'un autre côté, nos résultats laissent entendre qu'il pourrait y avoir un lien entre la fertilité du sol et les concentrations en composés chimiques de défense dans les arbres forestiers. Les niveaux de tanins condensés, du moins, existent à des niveaux très élevés dans les feuillages matures des arbres dominant la canopée de la forêt de Tiwai.

Pourquoi n'y a-t-il pas de relation directe entre la fertilité du sol, la composition chimique des plantes et la biomasse des primates? Tout d'abord, les concentrations de tanins dans la végétation peuvent avoir une signification relativement mineure pour les primates. Mole et Waterman (1987c) ont montré qu'une augmentation des contenus en tanins rend généralement le goût des aliments moins agréable pour les mammifères herbivores. Cependant, ils notent également que les conséquences nutritionnelles de l'ingestion de tanins ne sont pas claires, et que les interactions entre les tanins et les protéines dans le système digestif sont mal comprises. Il est possible que le contenu en tanins ait peu de rapport avec la consommation par les mammifères, mais il peut jouer un rôle dans la dégradation de la litière (Swift et al., 1979).

Une communauté d'arbres peut montrer des adaptations à de mauvaises conditions de sol, tout en ayant des caractéristiques nutritionnelles favorables pour les primates. Bien que les niveaux de tanins des feuillages de Tiwai soient élevés, le rapport protéines/fibres l'est aussi, et cette deuxième mesure de la qualité nutritionnelle peut avoir plus de signification pour les mammifères folivores que le contenu en tanins. Les graines et les jeunes feuilles des arbres appartenant aux Légumineuses sont fréquemment riches en nutriments, et comptent parmi les aliments préférés des Colobinés, alors que ces arbres sont souvent associés à des sols pauvres en nutriments (Richards 1952). Les Légumineuses peuvent s'adapter à des conditions de sols pauvres en nutriments, grâce à des nodules racinaires bactériens et des mycorrhizes vésiculaires-arbusculaires, ou des mycorrhizes ectotrophiques seules (Högberg 1986). Les symbioses ectomycorhizales sont typiques de certaines Césalpiniacées, et semblent particulièrement associées avec des climats saisonniers et des niveaux faibles de phosphore dans le sol (Gartlan et al., 1986, Högberg, 1986). Les légumineuses sont un composant majeur des forêts de Tiwai, et nous avons observé que leurs graines et leurs feuilles ont une place importante dans le régime alimentaire des trois espèces de colobes de ce site. Les arbres de la famille des Césalpiniacées sont spécialement importants dans le régime alimentaire de *P. badius*.

Sur les sites d'Asie du sud-est, les arbres de la famille des Diptérocarpacées dominent souvent la forêt. Les ectomycorrhizes sont une caractéristique régulière des Diptérocarpacées (Janos 1983), mais ces arbres, contrairement aux Légumineuses, ont typiquement un feuillage peu digestible (Waterman et al., 1988). Quand les Diptérocarpacées sont abondants dans les forêts asiatiques, les arbres appartenant aux Légumineuses tendent à être relativement rares et vice-versa (Waterman et al., 1988). Davies (1984) a montré une corrélation positive entre la biomasse de Colobinés et l'abondance des Légumineuses dans les forêts d'Asie du sud-est, et une corrélation négative entre la biomasse de Colobinés et l'abondance des Diptérocarpacées. Kuala Lompat, qui a la plus forte biomasse de Colobinés de tous les sites du sud-est asiatique (voir tableau 4), est relativement riche en légumineuses et pauvre en Diptérocarpacées, tandis que Sepilok a des Diptérocarpacées abondantes et une faible biomasse de Colobinés (Waterman et al., 1988). Cependant, bien que les densités de Légumineuses puissent influencer l'abondance des Colobinés, il n'y a pas de relation obligatoire entre les deux. Par exemple, les Légumineuses existent à des densités faibles dans la Kibale Forest qui supporte pourtant une très forte biomasse de Colobinés. Au contraire, la région de Makokou, au Gabon, a de nombreuses Légumineuses (comme Tiwai), mais une seule espèce de Colobinés, *Colobus guereza*, qui est rare et distribué de façon éparse (Gautier et Gautier-Hion, 1969).

Les espèces d'arbres présentes dans la forêt sont un seul des facteurs affectant la disponibilité en nourriture pour les primates et les autres grands herbivores. Un autre facteur est le rythme des changements saisonniers. De nombreuses études ont montré des relations entre le comportement alimentaire des primates et le comportement saisonnier des arbres de la forêt (par exemple, Hladik, 1977; Oates, 1977; Struhsaker, 1978; Milton, 1980; Terborgh, 1983), mais les relations entre les rythmes climatiques et la biomasse des communautés de primates n'ont reçu que peu d'attention. Ripley (1979) a suggéré, cependant, qu'une forte biomasse de primates folivores est associée avec un *manque* de synchronisme du comportement décidue des arbres, une situation conduisant à une disponibilité constante en feuillages comestibles. Ripley prédit une faible biomasse de folivores dans un écosystème comme Tiwai, qui a une seule saison sèche relativement longue pendant laquelle la chute des feuilles est concentrée. Néanmoins, Tiwai a une forte biomasse de colobes, considérés comme folivores par Ripley. Une des raisons expliquant que sa prédiction ne tient pas pour Tiwai peut être le fait que les trois espèces de Colobinés de ce site consomment beaucoup d'aliments non-feuilles, principalement des graines. La proportion de graines dans leur régime alimentaire varie saisonnièrement (0-63% pour *C. polykomos*, 1-53% pour *P. badius*, 0-31% pour *P. verus*), et est souvent haute quand la proportion de jeunes feuilles dans le régime alimentaire est basse (G.L. Dasilva, A.G. Davies et J.F. Oates, observations personnelles). Une autre raison, plus générale, pour laquelle la prédiction de Ripley n'est pas vérifiée peut être que les densités de primates sont largement déterminées par la disponibilité en nourritures de subsistance pendant les périodes critiques plutôt que par la disponibilité en aliments de haute qualité (Cant, 1980; Terborgh, 1986). Pour les Colobinés, les feuilles matures sont une nourriture de subsistance potentielle pendant les pénuries saisonnières de jeunes feuilles ou de fruits (et de graines). Le goût et la digestibilité des feuilles matures dans une forêt donnée peuvent alors être des facteurs clés limitant les populations de Colobinés. Cet argument a été invoqué pour expliquer la faible biomasse de Colobinés à Douala-Edéa et à Sepilok (Waterman et al., 1988). Si un fort rapport protéines sur fibres indique une haute digestibilité, les résultats de Tiwai (tableau 7) soutiennent l'argument qui veut qu'il y ait une relation entre la digestibilité des feuilles matures et la biomasse des Colobinés dans les forêts de l'Ancien Monde.

La diversité spatiale d'un habitat interagit probablement avec la saisonnalité et les besoins en nourriture pour influencer sur les densités de primates. Pendant une période de pénurie dans un type d'habitat, une nourriture clé peut être disponible dans un autre habitat à proximité (Terborgh, 1986); de façon similaire, une forte diversité d'espèces d'arbres a des chances d'augmenter la variété des types de nourritures disponibles à un moment donné. Bien que nous n'ayons pas analysé ces facteurs en détail, nous suggérons qu'une augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat, à une échelle (at a grain size???) de même ordre de grandeur que les déplacements journaliers des primates, tend à augmenter la richesse spécifique et la biomasse des communautés de primates. L'hétérogénéité produite par les dégradations peut avoir un effet particulièrement important, car la végétation sous les grandes ouvertures de la canopée et le long des rivières a généralement une plus grande productivité, un comportement phytophasique différent, et un profil chimique différent de celle de la forêt à canopée fermée. Par exemple, les espèces d'arbres qui colonisent les éclaircies en forêt tropicale ont typiquement des feuilles qui sont moins dures, ont moins de fibres et de composés phénoliques, et plus de composés azotés que celles des espèces de canopée fermée (Coley 1983). A Kutai, dans l'est du Kalimantan, en Indonésie, Rodman (1978) attribue les différentes distributions de primates anthropoïdes dans les forêts riveraines??? ou non à différents rythmes de production des fruits et des feuilles dans les deux habitats. Dans les sites africains que nous avons comparés, les forêts de Tiwai et de Kibale ont une structure en mosaïque très prononcée, Tiwai parce que c'est une île de rivière sujette à l'agriculture et à d'autres dérangements, Kibale à cause du relief vallonné, avec des vallées marécageuses et des sommets de collines ayant été cultivés. Ainsi, la dynamique de ces forêts et l'hétérogénéité qui en résulte peut contribuer à leur forte biomasse de primates.

En plus de la qualité du sol, de la chimie des plantes, de la composition des espèces d'arbres, du climat, de la dégradation de l'habitat, nous suggérons que plusieurs autres facteurs doivent être considérés lorsqu'on tente de comprendre les variations de biomasse des primates forestiers. Ce sont: les facteurs historiques et zoogéographiques, la compétition, la prédation et les maladies. Les facteurs historiques conduisant à la présence ou à l'absence d'espèces de primates particulières dans une zone donnée influencent la biomasse. Par exemple, la majorité de la variation de biomasse de primates dans les forêts africaines est produite par la variation de la densité des colobes bais (*P. badius*). Ces colobes sont absents sur de grandes zones de l'ouest de l'Afrique équatoriale (c'est-à-dire la majorité du Cameroun (inclus Douala-Edéa), le Gabon et la République du Congo) (Wolfheim, 1983), mais aucune barrière zoogéographique majeure ne sépare les populations de l'ouest du Cameroun de celles de l'est du Congo. La chasse a peut-être éliminé les colobes bais de cette zone; cependant, il n'y a pas de preuve de pression de chasse significativement plus importante ici que dans les régions où les colobes bais existent, de même

qu'il n'y a pas de populations reliques, comme celles existant dans d'autres zones soumises à une intense pression de chasse. Savoir si la distribution de colobes bairds que l'on observe est principalement le résultat de certains aspects de la structure et du fonctionnement de l'écosystème actuel, ou si elle est la conséquence d'événements passés (tels que changements de climat et de distribution de la forêt) jouant de concert avec des barrières de dispersion non détectées n'est pas clair.

Les différences de structure des communautés de primates, et en conséquence de biomasse, entre les continents peuvent être attribuées avec plus de confiance à des processus historiques à long terme tels que les changements climatiques, l'apparition et la disparition de barrières de dispersion, et des événements source d'évolution localisés. Fleming et al. (1987) ont discuté des différences majeures entre les communautés de vertébrés frugivores d'Afrique, d'Asie du sud-est, d'Australasie et des Néotropiques et ont dit qu'elles étaient dues de façon significative à de tels processus. Les forêts des Néotropiques supportent rarement plus de 1000 kg/km² de primates (tableau 4). Dans ces forêts, cela peut être dû en partie à la faible diversité des primates qui consomment des quantités substantielles de feuillages. Excepté le très localisé singe araignée laineux (*Brachyteles arachnoides*) du sud-est du Brésil, seuls les singes hurleurs (*Alouatta* spp.) ont de façon courante plus de la moitié de leur régime alimentaire composé de feuilles. Bien qu'une espèce donnée de singe hurleur puisse atteindre des densités de population similaires à celles d'une espèce donnée de Colobinés dans des sites de l'Ancien Monde, les différentes espèces de hurleurs sont très rarement sympatriques (Crockett et Eisenberg, 1987).

La compétition avec d'autres consommateurs non-primates a clairement le potentiel de baisser la biomasse des primates de forêt, mais il existe peu de données focalisées sur ce sujet. Dans la plupart des sites où les primates ont été étudiés, nous ne connaissons pratiquement rien sur les insectes herbivores, et peu sur le régime alimentaire d'autres vertébrés arboricoles frugivores (par exemple, oiseaux, chauves-souris et rongeurs) ou folivores (par exemple, paresseux et damans). Une compétition d'exploitation indirecte est cependant probable entre ces consommateurs et les primates. Par exemple, il a été suggéré qu'une compétition indirecte avec les paresseux puisse être en partie responsable de la variation de densité des singes hurleurs dans les forêts des Néotropiques (Moynihan, 1976). Dans certaines forêts néotropicales, la biomasse des paresseux dépasse de beaucoup celle des primates (par exemple, la biomasse de paresseux est estimée à plus de 8000 kg/km² sur Barro Colorado Island, si les estimations de population de Glanz (1982) sont combinées avec les masses corporelles de Eisenberg et Thorington (1973)). Cependant, comme Bourlière (1985) l'a remarqué, les paresseux sont absents ou très peu fréquents dans certains sites (par exemple Manu) où la biomasse de singes hurleurs est également basse.

Parmi d'autres types majeurs d'interactions animal-animal ayant le potentiel d'influencer les densités de population de primates forestiers, il y a la prédation et le parasitisme. Il existe très peu de données comparatives sur l'impact de ces facteurs sur les populations de primates, bien que Cheney et Wrangham (1987) aient souligné la grande diversité de prédateurs auxquels les primates sauvages font face. Dans une des rares études de l'impact potentiel du parasitisme sur les populations de primates, Smith (1977) a suggéré que le fort taux d'infestation par les oestres limitait les densités de populations de singes hurleurs sur Barro Colorado. Milton (1982) approuve l'idée que les infections par les oestres (et les screwworm???) contribuent à la mortalité des singes hurleurs sur ce site, mais ajoute que la population est de toute façon limitée par la nourriture.

Enfin, les résultats que nous avons examinés soutiennent-ils la notion que la consommation de graines par les primates des forêts tropicales est généralement liée à la vie dans un écosystème ayant des sols pauvres et une végétation ayant beaucoup de défenses chimiques? McKey (1978) suggère que les colobes noirs (*C. satanas*) de Douala-Edéa mangent des graines car les feuillages disponibles sont d'une faible qualité nutritionnelle et ont un haut niveau de défenses chimiques, en réponse aux mauvaises conditions de sol. Nos observations montrent que trois espèces de colobes à Tiwai se nourrissent beaucoup de graines de façon saisonnière, et s'ajoutent aux indices de plus en plus nombreux qui indiquent que les Colobinés en Afrique et en Asie incluent des quantités substantielles de graines dans leur régime alimentaire sous différentes conditions, et non seulement en réponse à la qualité des feuillages disponibles et aux propriétés du sol. Les graines forment, en moyenne, 53% des observations mensuelles de nourrissage de colobes noirs à Douala-Edéa, avec un intervalle de 27-90% (McKey et al., 1981). De plus, Harrison (1986) et Harrison et Hladik (1986) rapportent que les colobes noirs de la Lopé, Gabon, ont des densités similaires à celles de Douala-Edéa (30 individus/km²) et incluent au moins autant de graines dans leur régime alimentaire (en moyenne 60% du régime alimentaire mensuel, intervalle: 20-85%). Bien que les sites de Lopé et de Douala-Edéa aient beaucoup d'espèces d'arbres en commun, une seule fait partie des 20 premières dans les deux sites, et à la Lopé les sols ont un beaucoup plus grand pourcentage d'argile qu'à Douala-Edéa (28 contre 3%) et un plus grand pH (4,5 contre 3,9). En Asie du sud-est, Davies et al. (1988) rapportent que *Presbytis melalophos* et *P. rubicunda* incluent de grandes quantités de graines dans leur

régime alimentaire, bien que leurs habitats soient très différents. Dans les forêts néotropicales, les primates pitheciinées (*Pithecia*, *Chiropotes* et *Cacajao*) sont des consommateurs de graines spécialisés (Kinzey, 1986) et occupent une diversité d'habitats dans les bassins de l'Amazonie et de l'Orénoque et les Guyanes (Wolfheim, 1983). Nous approuvons Roosmalen et al. (1988) qui disent que la consommation de graines doit être considérée comme une stratégie de nourrissage évoluée et ancienne pour une grande variété de primates de forêt tropicale, et non comme une réponse facultative à certaines conditions actuelles.

En conclusion, tout en reconnaissant que les conditions de sol ont un impact significatif sur la végétation des forêts tropicales, et que la végétation joue certainement sur les populations de primates, nous soutenons qu'un lien de cause à effet direct et simple entre les niveaux de nutriments des plantes dans le sol et la densité et la biomasse des populations de primates est peu probable. Les résultats obtenus à Tiwai Island en Sierra Leone montrent qu'une forte biomasse de primates peut exister dans des sols ayant une mauvaise fertilité. La composition spécifique, le comportement saisonnier et l'hétérogénéité structurelle de la végétation interagiront avec les conditions pédologiques, d'autres éléments faunistiques et des facteurs historiques pour influencer la structure et le fonctionnement des communautés de primates. Les singes qui incluent une grande quantité de graines dans leur régime alimentaire peuvent apporter une contribution majeure à la biomasse de primates, mais ce comportement alimentaire n'est pas fortement lié avec de faibles niveaux de nutriments dans le sol. D'un autre côté, la capacité d'exploiter des graines comme source de nourriture majeure permet probablement aux Colobinés dans certaines forêts d'atteindre une plus forte biomasse que s'ils étaient plus strictement folivores.

Remerciements

Le travail rapporté ici a été financé par des bourses de la National Science Foundation à J.F. Oates et S.M. Green (BNS 8120206 et 8505702), la Research Foundation of the City University of New York, l'University of Miami, et la New York Zoological Society. Nous sommes reconnaissants à Dean Walter Weiss (Hunter College) et Dean David Wilson (Miami) pour leur grand intérêt personnel pour le projet de Tiwai.

Pour leur aide en Sierra Leone, nous devons beaucoup à : Drs A. Sesay et P.T. White du Department of Biological Sciences, Njala University College, les sponsors locaux du projet de recherche; les chefs V.K. Magona et M.M. Kanneh, et les habitants des villages de Kambama et Mapuma; les officiels de la Sierra Leone Forestry Division de Freetown; les membres de l'équipe du British Medical Research Council à Bo, qui ont donné beaucoup d'assistance logistique; et Nigel et Rachel Wakeham qui ont donné une hospitalité de longue haleine.

Pour l'assistance dans la collecte de données de terrain, nous remercions R.P. Kluberanz de la City University of New York, E. Cairney de l'University de Strathclyde, et S. Kamara et J. Koroma du Njala College. Nous devons aussi remercier le personnel du laboratoire des sols ACRE à Njala (spécialement F. Samba) pour leur aide pour les analyses, D.B. McKey et T.T. Struhsaker pour nous avoir procuré des données non publiées, et D.P. Janos, P.S. Rodman, et un critique anonyme pour des commentaires sur le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

APPENDICE

Biomasse de primates anthropoïdes dans la réserve de Douala-Edéa, au Cameroun. *Les estimations font référence à la zone d'étude des colobes noirs de McKey.

* Les estimations de densités de groupes sont basées sur des données de recensement par transects par Whitesides (1981) et D.B. McKey (communication personnelle). Les masses des groupes ont été estimées en suivant les mêmes procédures que pour les primates de Tiwai présentées dans cet article, en utilisant les sources d'information suivantes: a) taille et composition des groupes de *Cercocebus albigena* sont supposées être similaires à celles des populations de la Kibale Forest observées par Waser et rapportées par Struhsaker et Leland (1979); les masses corporelles sont tirées de Gautier-Hion (1975); b) chaque espèce de *Cercopithecus* est supposée, de façon prudente, avoir une taille de groupe moyenne de 13 (1 mâle adulte, 5 femelles adultes, 7 immatures), basée sur les données de Struhsaker (1969), Gautier et Gautier-Hion (1974) et Quris et al. (1981); les masses corporelles de *C. mona* sont supposées similaires à celles données ici pour son cousin proche *C. campbelli*, et les masses des autres espèces sont tirées de Gautier-Hion (1975), en assumant que *C. erythrotis* est similaire à son proche cousin *C. cephus*; c) la composition des groupes de *Colobus satanas* est tirée de McKey et Waterman (1982), avec des masses

corporelles supposées similaires à celles de *C. polykomos* reportées ici; d) les chimpanzés sont rares au site d'étude de Douala-Edéa; d'après les observations de G.H. Whitesides (données non publiées), ils sont supposés avoir une densité et une biomasse similaires à celles de la population de Tiwai Island.