



FACULTÉ  
DES SCIENCES



UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES

**Modalités d'expression de la géophagie et mise en évidence de son rôle dans l'écologie alimentaire du singe laineux à queue jaune du Pérou (*Lagothrix flavicauda* Humboldt, 1812)**

**Geophagy behaviors and their role in the feeding ecology of the Peruvian yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda* Humboldt, 1812)**

**Thèse présentée par Vinciane FACK**

En vue de l'obtention du grade académique de Docteur en Sciences

Année académique 2019-2020

**Promoteur : Martine VERCAUTEREN**

Anthropologie et Génétique humaine, ULB

**Co-promoteur : Hélène MEUNIER**

Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France

Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives,

CNRS et Université de Strasbourg, France



---

## **Jury de thèse :**

Jean-Louis Deneubourg (Université libre de Bruxelles, Président)

Jean-Christophe de Biseau (Université libre de Bruxelles, Secrétaire)

Martine Vercauteren (Université libre de Bruxelles)

Hélène Meunier (Université de Strasbourg)

Sabrina Krief (Muséum national d'Histoire naturelle)

Jeroen Stevens (Université d'Anvers)

---



*A mes parents,*



---

## Résumé

---

La géophagie désigne l'ingestion volontaire de terre et est répandue à travers le règne animal, l'Homme inclus. Cette large distribution souligne la longue histoire évolutive du comportement et suggère que la terre ingérée conférerait des bénéfices adaptatifs aux consommateurs. L'Homme possède une longue histoire de la géophagie. Depuis deux dizaines d'années, la géophagie chez les primates non-humains connaît un intérêt scientifique croissant. Elle a été observée chez 27% des espèces de primates reconnues actuellement. Deux hypothèses majeures expliqueraient la géophagie chez les primates : la supplémentation et la protection. Dans le premier cas, la terre ingérée procurerait des éléments essentiels que l'individu ne trouve pas dans d'autres ressources. Dans le second cas, la terre consommée protégerait son tractus gastro-intestinal contre les endoparasites et/ou contre les effets néfastes des composés secondaires contenus dans les items végétaux ingérés. Toutefois, le manque de recherches multidisciplinaires ne facilite pas la compréhension du comportement et de son rôle chez les primates.

Cette thèse s'intéresse à la géophagie chez le singe laineux à queue jaune (*Lagothrix flavicauda*), espèce pour laquelle ce comportement n'avait pas encore été décrit. C'est un des plus grands et un des plus rares primates néo-tropicaux. Ce primate peu étudié est endémique du Pérou et en Danger Critique d'extinction. Il est arboricole et principalement frugivore.

Un groupe de singes habitués à la présence de chercheurs a été suivi au site d'étude de La Esperanza, afin de dresser les premières caractéristiques de la géophagie (Chap. 4) : i) toutes les classes d'individus (âge/sexe) consomment de la terre ii) en de rares et brefs événements ( $15 \pm 9$  secondes), iii) principalement pendant la saison sèche. Les singes semblent développer des stratégies pour gérer les risques de prédation liés à la terestrialité qu'implique la géophagie : ils sélectionnent les sites de géophagie selon des paramètres qui pourraient promouvoir leur sécurité ; ils sont plus vigilants ; ils consomment souvent de la terre *ex situ*, sur une haute branche. La géophagie nécessite donc l'acquisition de connaissances particulières et nos observations mettent en évidence que l'apprentissage débute très tôt dans la vie de l'individu, la mère jouant un rôle crucial dans le processus de transmission du comportement. Ce travail s'est aussi focalisé sur l'échantillonnage et l'analyse de la composition des terres consommées et contrôles (Chap. 5) : la terre ingérée contient plus d'argile et moins d'éléments essentiels (e.g., Ca, Mg, K, Fe), supportant davantage l'hypothèse de protection, l'argile étant connue pour ses propriétés d'adsorption et d'évacuation des toxines. Enfin, les patterns temporels de la consommation de la terre et des items végétaux ont montré que la géophagie est directement associée à l'augmentation de la consommation de feuilles pendant la saison sèche (Chap. 6). Nos résultats suggèrent que ces primates ingèrent de la terre pour se protéger des composés secondaires pouvant être plus abondants dans les feuilles en saison sèche. Cette étude souligne que des données comportementales détaillées ainsi que des recherches comprenant plusieurs axes d'investigation sont essentielles pour comprendre la façon dont les individus acquièrent les connaissances liées à une pratique si rare.

## Abstract

---

Geophagy, i.e. the deliberate ingestion of earth, is largely described across the animal kingdom, including in human and non-human primates. Its widespread distribution highlights its long evolutionary history and its widely hypothesized selective benefits. Humans have a long history of geophagy. Since two decades, scientific interest in non-human primate geophagy is growing. The behavior has been described in 27% of the known primate species. In non-human primates, two major adaptive hypotheses are proposed to explain geophagy. The supplementation one argues that earth provides micronutrients individuals cannot find in their diet. The protection one argues that earth protects the gastrointestinal tract from secondary plant compounds and/or parasites. However, multidisciplinary research is lacking to fully understand the geophagy behavior in primates.

I studied the geophagy behavior in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*), for which there was no earth consumption data. This monkey is one of the largest and rarest neotropical primates but remains little studied. Yellow-tailed woolly monkeys are Critically Endangered and endemic to northern Peru. They are arboreal and have a primarily frugivorous diet. Their simple gastrointestinal tract makes digestion of cell walls and secondary plant compounds difficult.

One habituated group of yellow-tailed woolly monkeys was studied at La Esperanza study site, allowing to provide the first descriptions of (Chap. 4) i) individuals of all age/sex classes consumed earth ii) in rare and very brief events ( $15 \pm 9$  seconds), and iii) mainly occurring during dry seasons. We also examined how these arboreal primates deal with the higher predation pressure linked to this terrestrial behavior: yellow-tailed woolly monkeys selected sites according to some parameters that may ensure their safety; they showed increased vigilance; and they often consumed earth *ex situ*, on a branch. Geophagy therefore requires the acquisition of specific knowledge and our observations show that learning begins very early in the individual's life, the mother playing a crucial role in the behavior transmission process. This research also focused on sampling and analyzing the composition of consumed and control earths (Chap. 5): earth consumed was richer in clay and poorer in micronutrients (e.g., Ca, Mg, K, Fe), better supporting the protection hypothesis, as clay is known to adsorb and evacuate toxins. Finally, temporal patterns of earth and vegetal items consumptions was also examined and showed geophagy was directly associated with the increased leaf consumption during the dry season (Chap. 6) and, through a geophagy day, earth and leaves consumption were synchronized. This study suggests that these primates eat earth to protect themselves against gastro-intestinal disorders caused by an increased ingestion of secondary compounds that might be more abundant in leaves and during the dry season. It also underlines that detailed behavioral data and multiple axed research are necessary to understand how a rare practice implying specific knowledge and aptitudes emerge in the behavioral repertoire of an individual.

---

## Remerciements

---

Je termine ce long parcours qu'est la thèse de doctorat avec plus de curiosité, d'émerveillement et de gratitude que lorsque je l'ai commencé. Pourtant, j'en étais déjà bien chargée. Curieuse de ce que j'allais découvrir, émerveillée de cette nature surprenante, reconnaissante de cette opportunité d'entreprendre une thèse de doctorat. Mon sac à dos, je l'ai d'abord posé au service d'Anthropologie de Martine Vercauteren et puis, dans un petit village du nord du Pérou. A La Esperanza, j'ai rencontré les forêts tropicales, leurs parfums, leurs musiques, leurs... pluies torrentielles. Le rythme lent de la vie à l'extérieur, le rythme effréné du *castellano*, le silence aussi, et tout ce vert, la brume et... la gadoue, les vêtements qui ne sèchent jamais et les kilos de riz froid. Bref, ces quatre années (presque cinq...) ont été remplies de défis, de rencontres, d'observations hors du commun, de collaborations enrichissantes, de congrès tous plus intéressants les uns que les autres, de rencontres et d'échanges qui m'ont fait grandir. Je voudrais vous remercier, du mieux que je peux, de m'avoir si bien entourée pendant ma thèse.

Tout d'abord, je voudrais remercier mes promotrice et co-promotrice, Martine Vercauteren et Hélène Meunier. Martine, merci de m'avoir accueillie, mon projet et moi dans votre service. Dès nos premiers échanges, vous avez cru en mon projet. Merci pour votre écoute et votre soutien, que ce soit au bureau ou lorsque j'étais en mission et que cela ne se passait pas toujours bien. Merci pour vos conseils lors de la rédaction des articles et de la thèse ainsi que pour vos relectures. Je vous remercie particulièrement pour votre présence pendant la période de fin de rédaction, dans ce contexte sanitaire préoccupant. Hélène, je te remercie de m'avoir guidée sur le chemin de la primatologie, depuis mon mémoire réalisé au Centre de Primatologie, jusqu'à aujourd'hui. Tu as accepté avec enthousiasme de co-encadrer mon projet de thèse. Tu as toujours été à l'écoute de mes histoires de singes tout comme de mes histoires de vie. Je te remercie pour ces échanges et réflexions scientifiques, si constructifs et motivants. Je te remercie pour ton accueil toujours chaleureux. Je te suis reconnaissante, tu es une véritable source d'inspiration pour moi, tant par tes qualités scientifiques qu'humaines.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon comité d'accompagnement, Jean-Christophe de Biseau, Jean-Louis Deneubourg et Régine Vercauteren Drubbel. Jean-Christophe merci pour vos conseils lors de chaque comité d'accompagnement. Jean-Louis je vous suis très reconnaissante d'avoir été présent tout le long de mon parcours académique dans le domaine de la primatologie, depuis le master. Vous avez encadré mes débuts avec le *fur-rubbing* et les capucins moines du Centre de Primatologie de Strasbourg. Je vous remercie pour vos conseils, lors de la préparation de ma défense FRIA et lors de chaque comité d'accompagnement. Merci d'avoir été si disponible. Régine, je te remercie d'avoir tant cru à mon projet, merci de me l'avoir fait redécouvrir de nombreuses fois sous des angles lumineux quand je n'y voyais plus clair. Merci pour tes critiques constructives et tes précieux

conseils. Merci pour ta disponibilité, pour tes relectures et... tes re-relectures. Je te remercie également pour ta présence et nos échanges lors des congrès, je n'oublierai jamais ces aventures.

I would like to thank the NPC team. Thank you Sam Shanee, Noga Shanee and Nestor Allgas to accept my first volunteer participation in 2014, to teach me everything about field methods, to light me about the efficiency of community-based conservation to preserve nature. Sam, thank you for accepting my PhD project and helping me with its construction. Thank you for your help, for your support in Peru and elsewhere. Thank you for guiding me through my research questions, for your advices and your manuscript revisions. I can not wait to celebrate that in the next IPS congress in Quito!

Quiero agradecer a los guías de campo con quien he trabajado, por su excelente trabajo en el bosque, y especialmente a Wilder Chuquitucto. Quiero agradecer a Robin Hilario Fernández por su colaboración en la parte botánica de este proyecto. Gracias por aprenderme a diferenciar familias de arboles en el campo. Gracias por hacer posible esta guía de las plantas consumidas por el mono choro a cola amarilla así que dos artículos. Agradezco a Marcela Santoscoy del Viento por su participación en el trabajo de bosque. Gracias Marcela por tus esfuerzos y por la calidad de los datos que tomaste. Quiero agradecer a Alma Hernández Jaramillo. Contigo fui por primera vez a seguir los monos en el bosque. Gracias por tu paciencia y por tus consejos de trabajo. Je tiens également à remercier Nicolas Poulin et Sébastien Ballesta (Université de Strasbourg) pour leur aide dans l'interprétation de la composition des échantillons de sols et leurs conseils pour l'analyse statistique.

Je souhaite remercier les membres de mon Jury qui ont accepté de commenter ma thèse de doctorat : Sabrina Krief (Muséum national d'Histoire naturelle), Jeroen Stevens (Université d'Anvers), Jean-Louis Deneubourg (Université libre de Bruxelles), Jean-Christophe de Biseau (Université libre de Bruxelles).

Je remercie les organismes de financement qui ont rendu possible mon projet de recherche. Je remercie le Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture – Fonds National pour la Recherche Scientifique (FRRIA-FNRS) de m'avoir octroyé une bourse de recherche pendant quatre ans ainsi que deux bourses qui m'ont permis de présenter mes travaux à des congrès internationaux. Je remercie le Fonds Léopold III pour la Conservation et l'Exploration de la Nature d'avoir participé au financement de mes missions de terrain au Pérou. Je tiens à remercier aussi le fond Van Buuren d'avoir financé la fin de cette thèse. También quiero agradecer a la ONG NPC por su participación en los gastos de campos.

Me gustaría agradecer a todas las personas que conocí en La Esperanza. Gracias por compartir momentos en el bosque, historias de monos y plátanos fritos. Gracias a Giannina, Romina, Tessy, Catalina, Ayjel, Gabriel. Quiero agradecer a Alejandro Alarcon Pardo. Apu gracias por tu sonrisa, tu buen humor, por tus consejos. Y por tus buenas comidas ! Quiero agradecer a Alejo Mego. Te agradezco

por apoyarme todo este tiempo. Has creído en mí y en mi trabajo. Nunca olvidaré esos momentos cuando estábamos sentados en la banca de madera frente a la casa.

Je tiens à remercier les singes laineux à queue jaune de La Esperanza que j'ai suivi (qui m'ont suivie ?!) durant ces mille heures de marche dans les forêts de montagne. Je les remercie de m'avoir enseigné l'importance de la rareté dans notre compréhension du monde.

Je voudrais également remercier Fany Brotcorne. Merci Fany pour ta douceur et ta gentillesse. Merci pour ces échanges lors de nos rencontres pendant les conférences. J'essaie d'appliquer tes conseils pour moins stresser lors des présentations orales : prendre plaisir à raconter !

Je remercie Valentine Thiry, ma collègue du service d'Anthropologie et Génétique humaine. Merci Valentine pour ta bonne humeur qui égayait les journées de travail. Merci pour tes conseils et astuces. Les moments où on se racontait nos missions autour d'un petit café vont me manquer ! J'aimerais remercier Oriana Bhasin. Merci Oriana d'avoir participé et coloré ma dernière mission de terrain. Merci pour ton soutien, ta sincérité, ton dynamisme et tes bons petits plats ! Je remercie aussi, de façon plus générale, toutes les personnes du service de l'EBE. Merci d'avoir toujours laissé votre porte ouverte, quel plaisir de partager des moments avec vous, au sein d'une équipe si soudée et dynamique.

Je remercie mes amis pour tout ces moments partagés pendant ces années. Je remercie particulièrement Chedly Kastally, Sophie Lorent, Gaëlle Massart, David Bauman, Irène Tezapsidis, Anaxi Houbaert. Les soirées, les weekends, les rires, les balades, les festins, les discussions qui ne finissent pas, mais aussi votre soutien, vos conseils quand je me perdais dans les méandres de mes doutes. Chedly, un énorme merci pour ton aide et tes conseils lors de l'analyse de mes données.

Je voudrais remercier Yann Gabillet du fond du cœur. Merci pour ton soutien et ton écoute pendant cette dernière (longue) ligne droite qu'a été la rédaction de cette thèse. Merci pour ta patience. Merci d'avoir partagé mes petites victoires et mes grands désespoirs. Merci pour ta curiosité, ton intérêt sincère. Je suis impatiente de commencer une autre aventure à tes côtés... mais aussi de te faire découvrir les plus beaux secrets du Pérou : les singes laineux à queue jaune !

Finalement, un énorme merci à mes parents. Merci de m'avoir donné la chance de grandir au grand air, proche des arbres et de l'eau. Merci papa pour toutes ces balades à vélo, à pied, et pour ces promenades botaniques. Merci à vous deux de m'avoir guidée vers mes propres choix. Ils m'ont conduit vers tant de chemins inconnus mais vous m'avez toujours encouragée à essayer et puis à m'accrocher. Maman merci pour ton soutien sans faille et ton écoute, où que je sois.

---

# Table des matières

---

<b>Résumé.....</b>	<b>iv</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>v</b>
<b>Remerciements.....</b>	<b>vi</b>
<b>Table des matières.....</b>	<b>ix</b>
<b>Liste des figures.....</b>	<b>xii</b>
<b>Liste des tableaux.....</b>	<b>xvii</b>
<b>Liste des abréviations.....</b>	<b>xix</b>
<b>1 Introduction générale.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1 La géophagie : définition et origine .....</b>	<b>2</b>
<b>1.2 La géophagie humaine .....</b>	<b>2</b>
1.2.1 Histoire .....	2
1.2.2 Distribution actuelle .....	6
<b>1.3 La géophagie chez d'autres espèces animales.....</b>	<b>8</b>
<b>1.4 Pourquoi étudier la géophagie chez les primates non-humains ? .....</b>	<b>9</b>
<b>1.5 Hypothèses relatives à la fonction de la géophagie.....</b>	<b>9</b>
1.5.1 Chez les primates humains .....	9
1.5.2 Chez les primates non-humains.....	10
<b>1.6 La géophagie chez les primates non-humains.....</b>	<b>13</b>
1.6.1 Patterns géographiques et taxons concernés.....	13
1.6.2 Localisation des sites de géophagie.....	17
1.6.3 Acteurs de la géophagie.....	17
1.6.4 Pratique solitaire <i>versus</i> pratique sociale.....	18
1.6.5 Patterns temporels et durées de géophagie .....	18
1.6.6 Collecte de la terre.....	19
<b>1.7 Objectifs et structure de la thèse.....</b>	<b>19</b>
1.7.1 Contexte du projet de recherche et objectifs généraux.....	19
1.7.2 Structure de la thèse.....	21
<b>2 L'espèce étudiée : <i>Lagothrix flavicauda</i> .....</b>	<b>25</b>
<b>2.1 Phylogénie de l'espèce .....</b>	<b>26</b>
<b>2.2 Distribution géographique et habitat.....</b>	<b>27</b>
<b>2.3 Morphologie et locomotion du singe laineux à queue jaune.....</b>	<b>30</b>
<b>2.4 Organisation sociale du singe laineux à queue jaune .....</b>	<b>32</b>
<b>2.5 Régime alimentaire du singe laineux à queue jaune .....</b>	<b>32</b>

2.6	Parasites connus chez <i>Lagothrix flavicauda</i> .....	33
2.7	Découverte et redécouverte de l'espèce <i>Lagothrix flavicauda</i> .....	35
2.8	Premières études de <i>L. flavicauda</i> en milieu naturel .....	37
2.9	Statut de conservation, menaces et actions de conservation.....	38
3	Site, groupe d'étude et méthodes générales.....	41
3.1	Site d'étude.....	42
3.1.1	Le Pérou .....	42
3.1.2	La Esperanza .....	46
3.2	Le groupe d'étude.....	50
3.3	Méthodologies générales .....	51
3.3.1	Calendrier et organisation générale des missions de terrain.....	51
3.3.2	Données météorologiques et données de géo-référenciation.....	53
3.3.3	Observations comportementales directes et indirectes .....	53
3.3.4	Fonctionnement des caméras traps et caractérisation des sites de géophagie .....	57
3.3.5	Analyses de la composition des sols .....	62
3.3.6	Etude botanique .....	64
3.3.7	Analyses statistiques.....	65
4	Les modalités comportementales liée à la géophagie chez <i>Lagothrix flavicauda</i> .....	66
4.1	Geophagy in Wild Yellow-tailed Woolly Monkeys ( <i>Lagothrix flavicauda</i> ) Is Brief and Rare....	68
4.1.1	Abstract .....	69
4.1.2	Introduction .....	70
4.1.3	Methods .....	71
4.1.4	Results .....	75
4.1.5	Discussion .....	82
4.2	Observations of geophagy in infant yellow-tailed woolly monkeys ( <i>Lagothrix flavicauda</i> ): Clues of social learning through mother-infant food sharing .....	88
4.2.1	Abstract .....	89
4.2.2	Introduction .....	90
4.2.3	Methods .....	91
4.2.4	Results .....	92
4.2.5	Discussion .....	96
5	Sites et terres de géophagie : Sélection par <i>Lagothrix flavicauda</i> .....	102
5.1	Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey ( <i>Lagothrix flavicauda</i> ) at La Esperanza, Peru: site characterization and soil composition.....	104
5.1.1	Abstract .....	105
5.1.2	Introduction .....	106
5.1.3	Methods .....	107

5.1.4	Results .....	112
5.1.5	Discussion .....	118
<b>6</b>	<b>La géophagie et le régime alimentaire chez <i>Lagothrix flavicauda</i> .....</b>	<b>125</b>
<b>6.1</b>	<b>Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (<i>Lagothrix flavicauda</i>), at La Esperanza, Peru: A strategy to cope with fruit shortage.....</b>	<b>127</b>
6.1.1	Abstract .....	128
6.1.2	Introduction .....	129
6.1.3	Methods .....	130
6.1.4	Results .....	134
6.1.5	Discussion .....	144
<b>7</b>	<b>Discussion générale et conclusions.....</b>	<b>150</b>
<b>7.1</b>	<b>Principaux résultats .....</b>	<b>152</b>
7.1.1	La géophagie : un comportement risqué pour un primate arboricole.....	152
7.1.2	Apprentissage de la géophagie : le rôle de la mère .....	153
7.1.3	La géophagie et son rôle de protection contre les toxines ingérées.....	155
<b>7.2</b>	<b>La géophagie chez <i>Lagothrix flavicauda</i> : automédication préventive ? .....</b>	<b>158</b>
<b>7.3</b>	<b>Ethnomédecine : Apports et perspectives pour la géophagie .....</b>	<b>159</b>
<b>7.4</b>	<b>Les caméras traps : intérêts et limites d'utilisation.....</b>	<b>161</b>
<b>7.5</b>	<b>Limites de l'étude et perspectives pour de futures recherches.....</b>	<b>163</b>
<b>7.6</b>	<b>Conservation de <i>Lagothrix flavicauda</i> : bonnes nouvelles dans un contexte dramatique .....</b>	<b>167</b>
<b>7.7</b>	<b>Conclusions .....</b>	<b>170</b>
<b>8</b>	<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>171</b>
<b>9</b>	<b>Annexes.....</b>	<b>185</b>
<b>9.1</b>	<b>Tableau des procédures conseillées pour une approche multidisciplinaire de la géophagie chez les primates non-humains (Pebsworth, Huffman et al. 2019).....</b>	<b>186</b>
<b>9.2</b>	<b>Rencontre agressive entre <i>Lagothrix flavicauda</i> et <i>Nasua Nasua</i> (Fack et al. 2018)....</b>	<b>187</b>
<b>9.3</b>	<b>Consommation de serpents (Colubridae) par <i>L. flavicauda</i> (Fack et al. 2018) .....</b>	<b>189</b>
<b>9.4</b>	<b>Découverte de deux nouvelles espèces de Magnoliaceae dans les forêts de La Esperanza.. .....</b>	<b>193</b>
<b>9.5</b>	<b>Distinction entre <i>Dendropanax umbellatus</i> et <i>Gilibertia pavonii</i>.....</b>	<b>206</b>
<b>9.6</b>	<b>Guide de terrain « Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla ».....</b>	<b>216</b>
<b>9.7</b>	<b>Extrait des données météo du 4/09/2017 au 8/09/2017 .....</b>	<b>221</b>



## Liste des figures

- Figure 1.** Peinture par Robert Thom (1952) nommée "Terra sigillata: an early 'trademarked' drug". Une prêtresse mélange la terre et l'eau en prenant soin d'enlever les petites pierres ou autres débris et estampille les tablettes de terre molle avec une effigie de Diana, déesse de la guérison, avant de laisser ces tablettes sacrées sécher à l'air ambiant (Abrahams 2010). -----3
- Figure 2.** Scène de la Cour de l'Empereur du Brésil ; sur la gauche un esclave porte un masque servant à prévenir la géophagie. Lithographie de Jean-Baptiste Debret, peintre de la Cour, 1835. (Abraham and Parsons 1996). -----5
- Figure 3.** Distribution mondiale de la géophagie humaine en termes de nombres de groupes ethniques par pays (Young et al. 2011). -----6
- Figure 4.** Une « géopharmacie » à Kampala, Ouganda. La terre, vendue sous forme compacte et cylindrée, est abondamment consommée par la population pour traiter l'asthme, les vomissements, les nausées et les palpitations. (Abrahams 1997) (Photo : Abrahams 2010). -7
- Figure 5.** a) Pilules de Loess, mélange d'argile, sable et limon, vendues en Allemagne (Finkelman 2006) ; b) Argile blanche vendue en ligne par une enseigne bio belge avec l'indication : « Contre les problèmes intestinaux (acidité, brûlures) : verser une à deux cuillerées de kaolin en poudre dans un verre d'eau, à boire avant chaque repas » ([www.sebio.be](http://www.sebio.be)). -----7
- Figure 6.** Deux exemples de géophagie animale : a) un chimpanzé dans la forêt de Budongo, Ouganda ; b) des perroquets au Pérou -----8
- Figure 7.** a) Tractus gastro-intestinal du singe laineux commun (*Lagothrix lagotricha*, frugivore), incluant un estomac simple et un large intestine ; b) Tractus gastro-intestinal d'un colobe (*Colobus guereza*, folivore), incluant un estomac spécialisé de quatre chambres (Stevens and Hume 2004). -----13
- Figure 8.** Localisation des observations de géophagie chez les primates non-humains (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). -----14
- Figure 9.** Exemples de géophagie chez les primates : a) un babouin chacma adulte mâle (*Papio ursinus*), Afrique du sud ; b) une colobe adulte femelle (*Colobus guereza*), Ouganda ; c) un chimpanzé d'Afrique de l'est (*Pan troglodytes schweinfurthii*), Ouganda ; d) un cercopithèque (*Cercopithecus mitis*), Ouganda (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). -----15
- Figure 10.** Cadre conceptuel de la thèse. -----22
- Figure 11.** a) *Brachyteles hypoxanthus*, b) *Lagothrix flavicauda*, c) *Alouatta pigra*, d) *Ateles geoffroyi*. -----26
- Figure 12.** Distribution des cinq espèces de singes laineux (*Lagothrix* spp. ; Di Fiore et al. 2015). --27

<b>Figure 13.</b> a) En orange, distribution de <i>Lagothrix flavicauda</i> (IUCN 2020) ; b) Carte du Pérou et de ses 24 départements ; ceux repris dans cette thèse sont : Amazonas, San Martin, Loreto, La Libertad, Huanuco, Junin et Pasco. Avec en a) le site d'étude de La Esperanza, b) le fleuve Amazonas, c) le fleuve Marañón, d) le fleuve Huallaga.....	29
<b>Figure 14.</b> Un singe laineux à queue jaune suspendu par la queue et s'alimentant de feuilles récoltées sur une fine branche. ....	30
<b>Figure 15.</b> Schéma représentant la brachiation d'un atèle et la marche d'un singe hurleur (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). ....	31
<b>Figure 16.</b> a) Une femelle adulte au repos, b) Un mâle adulte en déplacement, c) Une femelle adulte en déplacement portant son petit sur le dos. ....	32
<b>Figure 17.</b> a) Photographies du juvénile rencontré à la fin de l'expédition de Mittermeier et collègues a) avec des enfants du village, b) portrait (Mittermeier et al. 1977). ....	37
<b>Figure 18.</b> Logo actuel de Neotropical Primate Conservation. ....	40
<b>Figure 19.</b> Carte illustrant les limites du biome amazonien et du bassin amazonien, © WWF ( <a href="http://www.wwf.panda.org">www.wwf.panda.org</a> ). Le Pérou est mis en évidence par un cercle rouge. ....	42
<b>Figure 20.</b> Carte des forêts tropicales du monde (Allaby and Garratt 2006). Le Pérou est symbolisé par le cercle rouge. ....	43
<b>Figure 21.</b> Carte mondiale des 25 « hotspots » de biodiversité (Myers et al. 2000). ....	44
<b>Figure 22.</b> Les principales écorégions du Pérou (Shanee et al. 2017, basé sur Olson and Dinerstein 1998). ....	45
<b>Figure 23.</b> Distribution des aires protégées du Pérou, avec en vert les aires protégées gouvernementales, en rouge les aires privées de conservation, en bleu les concessions pour la conservation et en jaune les concessions pour l'éco-tourisme (Shanee et al. 2017). ....	46
<b>Figure 24.</b> Localisation du village de La Esperanza, Pérou, avec l'Equateur (Latitude 0) en ligne pointillée rouge. (Source : Google Map). ....	47
<b>Figure 25.</b> Vue sur le village de La Esperanza. ....	47
<b>Figure 26.</b> Localisation du site d'étude, entouré d'aires protégées, et des principaux villages. ....	48
<b>Figure 27.</b> Photos de a) <i>Rupicola peruvianus</i> , b) <i>Xenoglaux loweryi</i> , c) <i>Tremarctos ornatus</i> et d) <i>Leopardus wiedii</i> . ....	49
<b>Figure 28.</b> Photos de a) <i>Aotus myconax</i> et b) <i>Callicebus oenanthe</i> . ....	50
<b>Figure 29.</b> a) La mule transportant les vivres, b) Le refuge, c) L'habitat montagneux. ....	53
<b>Figure 30.</b> Les différentes options d'action de l'individu (X) une fois sur le site de géophagie. ....	56
<b>Figure 31</b> Carte des principaux sites de géophagie recensés entre 2016 et 2018 au site d'étude de La Esperanza, au sein du domaine vital maximal du groupe de singes – les parties déboisées (en vert clair) ne sont pas accessibles aux individus. Les sites 6, 7, 8, 9, 11 et 12 sont les sites découverts en 2018.....	59

- Figure 32.** a) Design d'échantillonnage en 2016, et b) en 2017 et 2018. Avec O : le point d'accès au sol (un arbre), A : le sol consommé ; B, C, D et E : points d'échantillonnage du sol forestier. A, B, C, D et E sont des points équidistants sur le cercle. -----63
- Figure 33.** Les différentes étapes de la collecte de matériel végétal : a) photographie de l'échantillon, ici un rameau ; b) mise sous presse de l'échantillon ; c) mise en paquet à l'aide de papier journal des échantillons lorsque leur nombre devient trop conséquent dans la presse, au cours de la journée. -----65
- Figure 34.** A juvenile female *Lagothrix flavicauda* eating earth at geophagy site 3, La Esperanza, Peru – picture from a camera trap video recorded on the 12<sup>th</sup> May 2016 at 07:46 h. -----73
- Figure 35.** Flow chart of the possibilities available to an individual at a geophagy site, at La Esperanza, Peru. -----75
- Figure 36.** Daily distribution of geophagy by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, based on direct observation (N=9) and camera traps (N=48), 2016-2017. -----77
- Figure 37.** Monthly distribution of geophagy events for *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, based on direct observation (N=9) and camera traps (N=48), 2016-2017. Vertical hatching represents months with two cameras functioning between the first two study periods, but without geophagy events recorded (a camera functioned continuously at geophagy site 1 and until 13 September at geophagy site 3). Diagonal hatching represents months without camera trapping but with a camera testing period (May and June 2017) during which 10 geophagy events were recorded. -----78
- Figure 38.** Number of geophagy events by age/sex class in *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2017, showing events with *in situ* consumption of earth (whether *ex situ* consumption occurred or not) and without *in situ* consumption of earth. -----80
- Figure 39.** Mean ( $\pm$ SD) time spent consuming earth by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2017. \*\*  $P < 0.01$ , based on a Wilcoxon signed-ranks test. -----80
- Figure 40.** *Lagothrix flavicauda* geophagy events with or without retrieving earth prior to leaving a geophagy site, at La Esperanza, Peru, 2016-2017. -----81
- Figure 41.** Map (QGIS 3.2.3) showing the maximum home range of the group during the study (272.7 ha), and the location of the field station and geophagy sites. -----93
- Figure 42.** Map of study site, including surrounding protected areas and villages-----108
- Figure 43.** Examples of four categories defining the shape and surface of the opening at a geophagy site, with schematic measurements of the width (a), height (b) and depth (c)-----110
- Figure 44.** Number of geophagy events recorded per month both through direct observation and camera traps-----113
- Figure 45.** Geophagy site 3 at La Esperanza—a small cavity located between tree roots—with a) an adult female eating soil, and, b) a juvenile female eating soil at the same site-----114

- Figure 46.** a) Consumed soil (red and poor in organic material) and b) soil sample from the forest floor (dark brown and rich in organic material). Photos taken at site 3, on 27 July 2018, at La Esperanza, Peru-----114
- Figure 47.** Organic material and clay content (%) in consumed soil (CS) samples and forest floor (FF) soil samples; \*\* significant to  $p < 0.01$  and \*\*\* significant to  $p < 0.001$ -----118
- Figure 48.** Cations content (meq/100 g) in consumed soil (CS) samples and forest floor (FF) soil samples; \*\*\* significant to  $p < 0.001$ -----118
- Figure 49.** Daily distribution of the mean number of behavioral scans per hour (N max = 12) recorded during focal follows of *Lagothrix flavicauda*, at La Esperanza, Peru (2016-2018)-----134
- Figure 50.** Differences in activity budget of *Lagothrix flavicauda* between wet and dry seasons, at La Esperanza, Peru-----136
- Figure 51.** Food items consumption of *Lagothrix flavicauda* in dry and wet seasons at La Esperanza, Peru, 2016-2018.-----137
- Figure 52.** Monthly consumption of fruits, blades and petioles of leaves by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2018 (Wet season from November to April; Dry season from May to October).-----137
- Figure 53.** Plant families eaten by *Lagothrix flavicauda* in both dry and wet seasons, at La Esperanza, Peru.-----139
- Figure 54.** Daily distribution of geophagy events by *Lagothrix flavicauda* across the study period at La Esperanza, Peru. Different column shades represent different geophagy sites. Marked dates represent geophagy events that took place on focal follow days.-----140
- Figure 55.** Number of geophagy events by *Lagothrix flavicauda* (N=112), at La Esperanza, recorded during the entire study period (2016-2018). a) Events recorded by direct observation, showing total number of behavioral scans and geophagy events, b) Events recorded by camera traps, showing the total number of camera trap days (with two camera traps functioning in August and September and one in October 2016). We did not consider the single geophagy event of July 2016 in the analyses.-----141
- Figure 56.** Daily pattern of geophagy in *Lagothrix flavicauda* (% events) at La Esperanza, during the entire study (N=112), 2016-2018.-----142
- Figure 57.** Results of Spearman's correlations between geophagy events (%), by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, and fruit and leaf consumption (%) across the day during the dry season.--  
-----143
- Figure 58.** Distribution of fruit, blades and petiole consumption and geophagy observations on a) The 11<sup>th</sup> July 2017 by an adult female at 4:40 pm, b) The 18<sup>th</sup> May 2018 by an adult female with dependent infant, at 1:25 pm, c) The 28<sup>th</sup> June 2018 by a juvenile male, at 11:20 am, and d) The 25<sup>th</sup> July 2018 by an adult male, at 12:12 am.-----144

- Figure 59.** Illustration des deux mécanismes d'action de l'argile au niveau de l'intestin du singe laineux à queue jaune : a) la terre réduit la perméabilité de la paroi intestinale en formant une couche renforçant la muqueuse ; b) la terre adsorbe les toxines et les évacue. D'après Young and Miller 2019.-----157
- Figure 60.** Carte des sites où fonctionnent des caméras traps dans le cadre du projet à grande échelle PanAfrican (<http://panafrican.eva.mpg.de>).-----163
- Figure 61.** Distribution mondiale de la richesse spécifique en primates et récapitulatif par régions des espèces menacées (%) et des populations en déclin (%) (Estrada et al. 2017).-----168
- Figure 62.** Vue du ciel des effets dévastateurs de l'activité minière illégale à l'intérieur de la réserve nationale Tambopata, de part et d'autre de la rivière Malinowski (Cortijo, 2018, May 8).-168

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b> Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Asie.-----	16
<b>Tableau 2.</b> Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Afrique. -----	16
<b>Tableau 3.</b> Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Amérique du Sud. -----	16
<b>Tableau 4.</b> Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Strepsirrhini. -----	16
<b>Tableau 5.</b> Les différentes classes d'âge et de sexe des individus et leur définition (Shanee and Shanee 2011a). -----	51
<b>Tableau 6.</b> Calendrier des missions de terrain pendant la thèse. Avec, en hachuré, la période de tests de deux caméras traps (sites 3 et 4). En jaune, la saison sèche et en bleu, la saison des pluies.	52
<b>Tableau 7.</b> Données prises lors du suivi de l'individu focal, toutes les 5 min et toutes les 20 min, AFI : adult female with infant.-----	54
<b>Tableau 8.</b> Définition des activités reprises dans l'éthogramme et de leurs sous-catégories. -----	55
<b>Tableau 9.</b> Définition des termes utilisés pour caractériser la géophagie chez <i>Lagothrix flavicauda</i> . -	56
<b>Tableau 10.</b> Les données relevées lors d'une observation directe de géophagie, quel que soit l'individu concerné. -----	57
<b>Tableau 11.</b> Nomenclature des sites de géophagie et nombre d'événements de géophagie par site selon le type d'observation (CT : par caméra trap ; OD : par observation directe). Cases en gris foncé : sites inconnus pendant l'année indiquée. Cases en gris clair : sites non surveillés par caméra trap et sans observation directe.-----	58
<b>Table 12.</b> Dates et nombre de jours de fonctionnement des caméras traps par site et par année. -----	61
<b>Tableau 13.</b> Programmation et dysfonctionnements éventuels des caméras traps (2016-2018), les durées sont exprimées en secondes. -----	61
<b>Tableau 14.</b> Données relevées pour caractériser les sites de géophagie. -----	62
<b>Tableau 15.</b> Analyses réalisées et méthodes suivies. -----	64
<b>Table 16.</b> Chronology of observations of <i>Lagothrix flavicauda</i> geophagy at La Esperanza, Peru. * The camera trap at geophagy site 1 functioned continuously between the two first study periods, i.e., in August, September and October 2016 – without geophagy records. ** The camera trap at geophagy site 3 functioned after the end of the first study period, until 13 September – without geophagy records. -----	76

<b>Table 17.</b> Number of geophagy events by site, year, season and method; <i>CT</i> by camera trap; <i>DO</i> by direct observation; <i>NDA</i> no data available (camera malfunction); <i>X</i> unsurveyed site; - no camera trap at the site -----	112
<b>Table 18.</b> Dimensions and vegetation cover of geophagy sites, shape and surface of the opening to the cavity and radius of the sampling circle -----	114
<b>Table 19.</b> Tree species used by monkeys for access and the tree species above each site -----	115
<b>Table 20.</b> Physicochemical properties of consumed soils (CS; <i>N</i> = 11) by <i>Lagothrix flavicauda</i> in 2016, 2017 and 2018 and means for soils from the forest floor (FF; <i>N</i> = 32) -----	117
<b>Table 21.</b> Number of camera trap days by geophagy site and season at La Esperanza, Peru, between 2016 and 2018. With the wet season from November to April and dry season from May to October. After the first 2016 study period (Feb-July), we let the camera traps functioning at the different geophagy sites. At site n°1, the camera trap functioned continuously between 1/02/16 and 31/03/17. -----	131
<b>Table 22.</b> Sampling effort in the field and used in the analyses. -----	134
<b>Table 23.</b> Activity budget for <i>Lagothrix flavicauda</i> across age/sex classes, at La Esperanza, Peru, 2016-2018.-----	135
<b>Table 24.</b> Food items consumed by <i>Lagothrix flavicauda</i> by age/sex classes, at La Esperanza, Peru.----	136
<b>Table 25.</b> Feeding tree species used by <i>Lagothrix flavicauda</i> during the dry and wet seasons, at La Esperanza, Peru.-----	138
<b>Table 26.</b> Number of geophagy events in <i>Lagothrix flavicauda</i> at La Esperanza, by age/sex class by hourly time slot. All juvenile categories are pooled and adult of undetermined sex class (AX, N=3) was discarded. AFI = adult females with dependent infant, IX = infants, AM = adult males, AF = adult females, J = pooled juvenile categories.-----	142

---

## Liste des abréviations

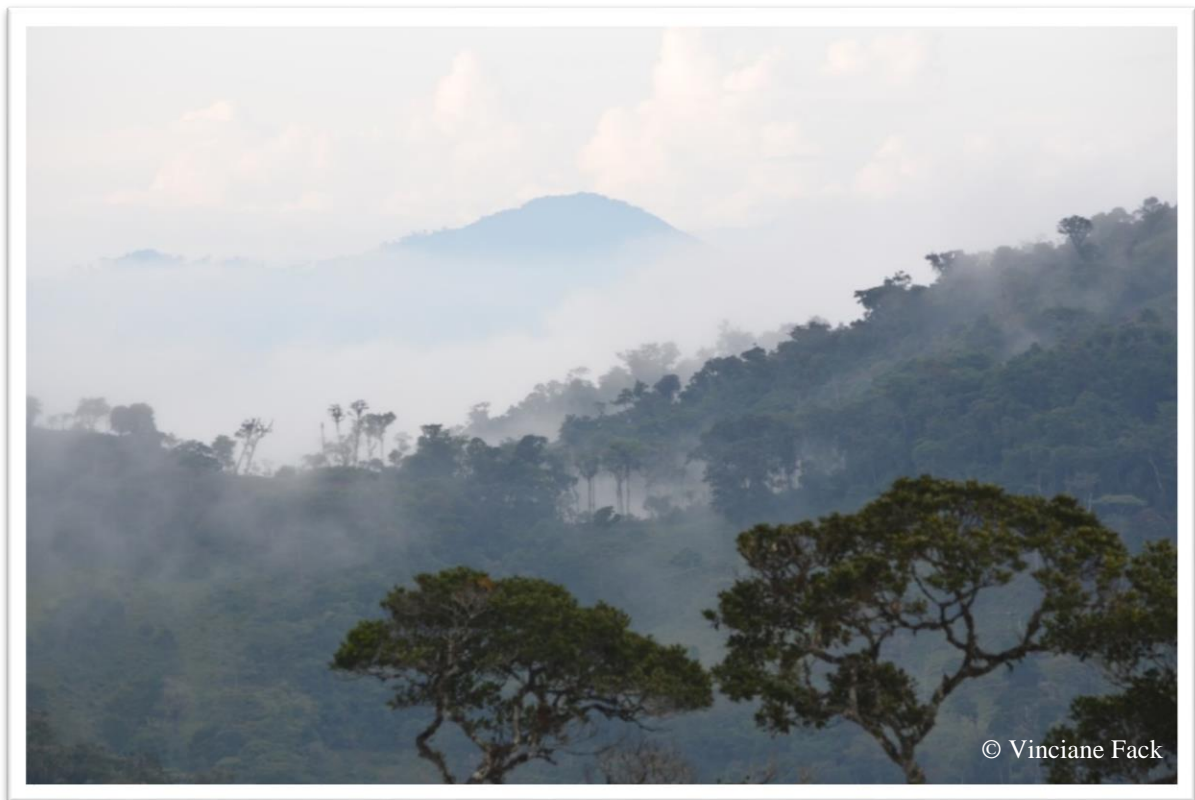
---

AF	Adult female
AFI	Adult female with infant
AM	Adult male
Ap. J.-C.	Après Jésus-Christ
Av. J.-C.	Avant Jésus-Christ
AX	Adult of undetermined sex
CITES	Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora
CS	Consumed soil
CR	Critically Endangered
CT	Camera trap
DO	Direct observation
EN	Endangered
FF	Soil from the forest floor
FR	Fruits
IX	Infant of undetermined sex
JF	Juvenile female
JM	Juvenile male
JX	Juvenile of undetermined sex
LE	Leaves
NHP	Non-human primate
OD	Observation directe
ONG	Organisation non-gouvernementale
PT	Petioles
SERFOR	Servicio Nacional Forestal y de Fauna Sylvestre
SERNANP	Servicio Nacional de Areas Naturales Protegidas por el Estado
UBF	Unusual bioactive food
UICN	Union internationale pour la Conservation de la Nature
ULB	Université libre de Bruxelles
Unesco	Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture
WWF	World Wide Fund for Nature



# 1 Introduction générale

---



## 1.1 La géophagie : définition et origine

« Géophagie » est un mot d'origine grecque, *ge-* (terre) et *phag-* (manger), qui signifie « manger de la terre » (Abrahams 2010). La géophagie est l'expression la plus rapportée d'un phénomène plus large, la *pica*, désignant l'ingestion volontaire de tout item non alimentaire (e.g., charbon de bois, cendre, craie, poudre pour bébé, papier, éclats de peinture) (Young et al. 2008). Ce terme *pica* s'utilise à partir du 16<sup>ème</sup> siècle, il se réfère au nom scientifique de la pie, *Pica pica*, oiseau considéré comme ayant un appétit aveugle et curieux pour toutes sortes d'objets (Danford 1982; Young 2010).

Des fouilles archéologiques sur le site paléolithique de la vallée de la rivière Kalambo, à la frontière entre la Tanzanie et la Zambie, ont permis de rassembler des indices suggérant une pratique de la géophagie remontant à la période d'*Homo habilis*, il y a entre 2,3 et 1,5 millions d'années. Ce célèbre site (aujourd'hui patrimoine culturel mondial de l'UNESCO) révélait un espace où les anciens humains préparaient leur nourriture : présence de restes botaniques comestibles, d'animaux dépecés, d'os et d'argiles similaires à celles consommées de nos jours dans cette région (Abrahams et al. 2006; Cring et al. 2012; Young et al. 2011).

## 1.2 La géophagie humaine

La géophagie humaine possède une longue histoire et une large distribution géographique (Abrahams 2010; Carretero et al. 2006; Finkelman 2019). Ce comportement a suscité de nombreux écrits. Actuellement, la géophagie humaine est toujours pratiquée, croisant les différences ethniques, sociales et économiques (Vermeer and Frate 1975; Young et al. 2011). Un résumé de l'histoire des observations de géophagie par les érudits au cours des grandes époques est proposé ci-dessous. Leurs rapports donnent un aperçu du mystère entourant ce comportement et ses effets sur la santé.

### 1.2.1 Histoire

Si la géophagie prend racine en Afrique, elle devient, au cours de l'Histoire, répandue dans le monde entier (Abrahams and Parsons 1996). Les premières descriptions du comportement datent de l'Antiquité, plus précisément des travaux d'Hippocrate (médecin et philosophe grec, 460 - 377 av. J.-C.) (Woywodt and Kiss 2002; Young 2010; Young et al. 2011). Il est considéré comme le fondateur de la médecine moderne car il base ses réflexions sur les principes de causalité, balayant les croyances religieuses du domaine. Il observe la géophagie chez les femmes enceintes et, plus tard, chez leurs enfants. Celsius (médecin romain, 25 av. J.-C. - 50 ap. J.-C.) relève la pâleur de la peau des consommateurs de terre, associant la géophagie à l'anémie (i.e., manque d'hémoglobine causant un mauvais transport du dioxygène par le sang), sans préciser si la géophagie cause l'anémie ou si celle-ci entraîne la géophagie. En fait, leurs écrits ne nous éclairent pas sur les effets de la consommation de terre sur la santé, mais nous indiquent que la pratique est courante dans toute la Grèce antique et Rome

(Woywodt and Kiss 2002). On retrouve aussi des listes de terres consommées, par exemple, les terres rouges de Sinope (Turquie), les terres de Samos (Grèce) et les terres de Lemnos (Grèce). Galien (médecin grec, 129 - 216 ap. J.-C.), lors de son voyage à Lemnos, observe une atmosphère religieuse autour de la géophagie, suggérant l'existence de bénéfices sur la santé (Abrahams 2010). Il décrit la manière dont les tablettes de terre sont fabriquées, entre tradition et cérémonie religieuse (Fig. 1). Ces tablettes ont une grande valeur à l'époque ; leur commerce est vu comme sacré (Abrahams 2010).



**Figure 1.** Peinture par Robert Thom (1952) nommée "Terra sigillata: an early 'trademarked' drug". Une prêtresse mélange la terre et l'eau en prenant soin d'enlever les petites pierres ou autres débris et estampille les tablettes de terre molle avec une effigie de Diana, déesse de la guérison, avant de laisser ces tablettes sacrées sécher à l'air ambiant (Abrahams 2010).

Après les premières descriptions venant de l'Antiquité, on trouve peu de traces de la géophagie humaine au Moyen-Âge en Europe. Toutefois, on relève, avec Avicenne (médecin perse, 980 - 1037 ap. J.-C.) et son encyclopédie médicale, un renversement de considération envers ce comportement. Il le traite comme une maladie et propose l'enfermement comme traitement. D'autres cas, liés à la grossesse, sont rapportés par des sages-femmes (Woywodt and Kiss 2002).

Ensuite, pendant les 16<sup>ème</sup> et 17<sup>ème</sup> siècles, en Europe, les descriptions se multiplient, reliant la pratique tantôt à la grossesse, tantôt aux périodes de famine (sans distinction de genre). La géophagie est parfois considérée comme un des symptômes de la chlorose (« *febris alba* »). La chlorose est répandue à l'époque, particulièrement chez les filles pubères et les jeunes femmes, et se caractérise par un état d'apathie ayant de nombreux et divers symptômes : irrégularités ou absence de menstruations,

essoufflement, troubles de la digestion, faible moral, perte d'appétit, teint vert jaune et géophagie. Pour soigner la chlorose, on prescrit un traitement intensif en fer, avéré efficace (Parry-Jones and Parry-Jones 1992; Woywodt and Kiss 2002). Le terme *pica* apparaît à cette époque pour désigner les comportements d'ingestion d'items non nutritifs comme la terre (Danford 1982; Young 2010). Ce terme reflète le regard sévère des médecins sur la géophagie qu'ils associent à un désordre psychologique (Woywodt and Kiss 2002; Wilson 2003).

Les grands voyages d'exploration (liés à la période des grandes découvertes entre les 15<sup>ème</sup> et 17<sup>ème</sup> siècles et à la période des explorations scientifiques entre les 18<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècles) offrent aux savants de nouvelles perspectives de recherche et renouvellent leur regard sur la géophagie (Abrahams 2010). Ils l'observent dans de lointaines contrées et dans d'autres conditions (Abrahams and Parsons 1996; Danford 1982; Wilson 2003). Le premier rapport vient de l'explorateur espagnol Alvar Nuñez Cabeza de Vaca, lors de son voyage au sud-est des Etats-Unis, entre 1528 et 1536. Ce dernier observe des membres d'une tribu consommer de la terre soit pendant les périodes de famine, soit mélangée à des fruits de l'arbre *Prosopis juliflora* pour adoucir leur goût et les rendre comestibles (Bandelier 1905). On retient aussi les observations d'explorateurs plus célèbres : Alexander von Humboldt (géologue prussien, 1769-1859) et David Livingstone (médecin écossais 1813-1873). Au Pérou, Humboldt observe la tribu Ottomac sélectionner soigneusement de grandes quantités d'argiles (selon leur douceur au toucher) et les consommer en périodes de famine. Il ne note aucun effet négatif sur la santé et la faim semble apaisée (Abrahams and Parsons 1996; Wilson 2003). Notons qu'il est le premier à décrire le singe laineux à queue jaune (*Lagothrix flavicauda* Humboldt 1812), espèce étudiée dans le cadre de cette thèse de doctorat (chapitre 2). A Zanzibar, Livingstone considère, quant à lui, la géophagie comme une maladie, *safura*, qu'il observe surtout chez les femmes enceintes et les esclaves. Les consommateurs deviennent pâles et faibles, et si cette maladie n'est pas traitée, elle peut entraîner la mort (Abrahams and Parsons 1996).

Au 19<sup>ème</sup> et 20<sup>ème</sup> siècles, la géophagie devient un problème majeur de santé publique et un désastre économique aux Etats-Unis et dans les Caraïbes (Abrahams 2010). On rapporte que les esclaves venant d'Afrique emportent de l'argile sur les bateaux ; les personnes souffrant de maux d'estomac et les femmes enceintes en consomment lors de la grande traversée de l'Atlantique. Une fois dans les plantations, la géophagie persiste, mais cette fois elle est associée à une détérioration de la santé (e.g., pâleur, faiblesse, anorexie) voire à la mort (Abrahams and Parsons 1996). Les scientifiques étudient le phénomène afin de répondre aux préoccupations des grands propriétaires terriens pour qui travaillent ces esclaves. On administre aux géophages des suppléments nutritionnels et on impose le port du masque (Abrahams and Parsons 1996; Danford 1982) (Fig. 2). De plus, certains esclaves croient qu'à leur mort leur âme retourne vers la terre natale. Ils tentent donc de précipiter ce retour en visant le suicide par une consommation excessive de terre (Abrahams 2010). Durant le 19<sup>ème</sup> siècle, au Nouveau-Monde, la croyance commune restreint la géophagie aux « personnes de couleur ». La propagation de la géophagie



y est vue, à tort, comme une conséquence du commerce des esclaves. En réalité, elle est pratiquée par les Américains natifs bien avant la colonisation du continent par les Européens et leurs esclaves (Henry and Matthews Kwong 2003).

C'est à partir du 20<sup>ème</sup> siècle que cette croyance se dissipe et que les études débutent dans les populations blanches des Etats-Unis (Abrahams 2010). A cette même période, les scientifiques étudient la géophagie dans d'autres régions du globe et publient de nombreux articles dans des journaux dont les disciplines sont diverses (e.g., la géographie, la pédologie, l'épidémiologie, la psychologie, etc.), démontrant qu'elle est considérée comme un thème de recherche multidisciplinaire (Abrahams 2010). Ces études scientifiques se concentrent sur certains sous-groupes de diverses populations, dans lesquelles la géophagie est plus répandue, voire uniquement observée : les enfants et les femmes enceintes (e.g., Dickins and Ford 1942; Geissler et al. 1997). En Europe, la géophagie est courante jusqu'au 19<sup>ème</sup> siècle, puis notée comme rare dès 1945, même si elle reste certainement sous documentée dans nos sociétés (Abrahams and Parsons 1996).

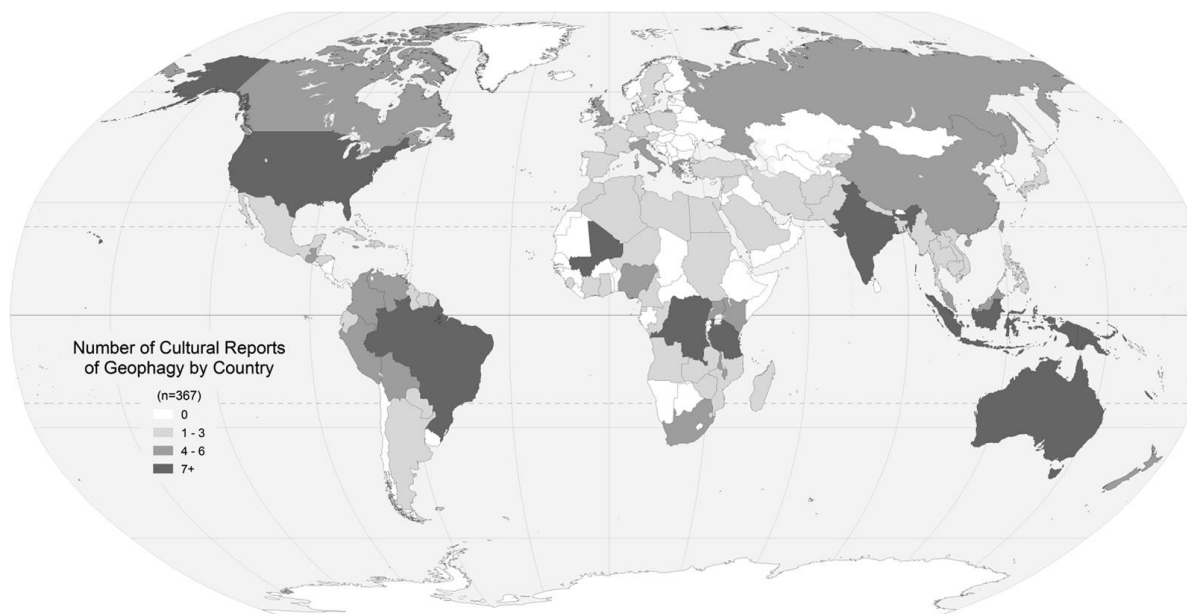


**Figure 2.** Scène de la Cour de l'Empereur du Brésil ; sur la gauche un esclave porte un masque servant à prévenir la géophagie. Lithographie de Jean-Baptiste Debret, peintre de la Cour, 1835. (Abraham and Parsons 1996).

### 1.2.2 Distribution actuelle

Dans leur revue de la littérature, Young et collègues (2011) ont rassemblé 482 publications sur la géophagie humaine. Ils ont établi une carte présentant la distribution du comportement par pays concerné (Fig. 3). Aujourd'hui, la géophagie humaine est répandue dans le monde entier. Elle est toutefois plus courante dans les pays au climat tropical que dans les pays aux climats froids et polaires. Les femmes enceintes et les enfants sont les consommateurs les plus fréquents (Young et al. 2011).

On trouve même des géo-pharmacies, comme en Ouganda (Fig. 4) où la terre, après avoir été soigneusement sélectionnée (elle contient toujours de l'argile) est vendue sous une forme transformée (cuite, séchée au soleil) (Abrahams 2010 ; Young et al. 2011). Dans nos sociétés occidentales, une « perte de mémoire commune » relative aux bénéfices de la géophagie semble avoir été accélérée par l'émergence d'une « médecine moderne ». Paradoxalement, il est intéressant de noter que la géophagie perdure sous des aspects « modernes ». En effet, l'ingestion de pilules de vitamines, minéraux et argiles est répandue, acceptée et banalisée. Citons par exemple la vente de gélules contenant un mélange d'argile, limon et sable en Allemagne (Fig. 5a ; Finkelman 2006) et la vente d'argile blanche par une enseigne belge (Fig. 5b ; [www.sebio.be](http://www.sebio.be)). Néanmoins, les processus de fabrication protègent de la contamination potentielle que peut engendrer de la terre consommée sans transformation (Finkelman 2006).



**Figure 3.** Distribution mondiale de la géophagie humaine en termes de nombres de groupes ethniques par pays (Young et al. 2011).



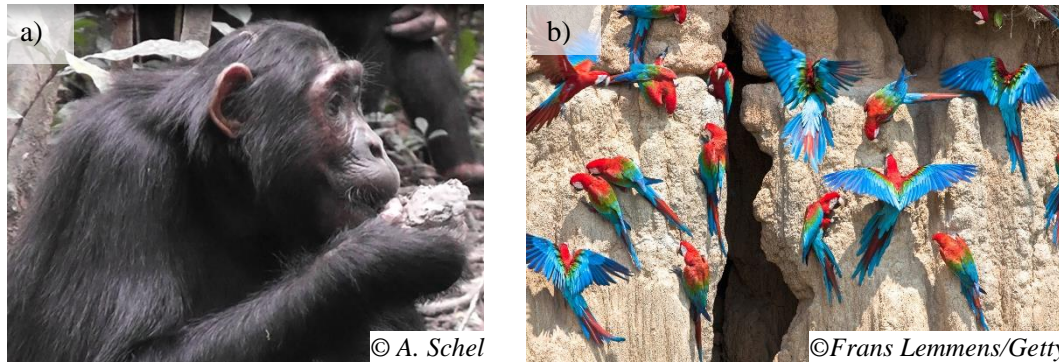
**Figure 4.** Une « géopharmacie » à Kampala, Ouganda. La terre, vendue sous forme compacte et cylindrique, est abondamment consommée par la population pour traiter l'asthme, les vomissements, les nausées et les palpitations. (Abrahams 1997) (Photo : Abrahams 2010).



**Figure 5.** a) Pilules de Loess, mélange d'argile, sable et limon, vendues en Allemagne (Finkelman 2006) ; b) Argile blanche vendue en ligne par une enseigne bio belge avec l'indication : « Contre les problèmes intestinaux (acidité, brûlures) : verser une à deux cuillerées de kaolin en poudre dans un verre d'eau, à boire avant chaque repas » ([www.sebio.be](http://www.sebio.be)).

### 1.3 La géophagie chez d'autres espèces animales

La géophagie est répandue chez d'autres taxons de mammifères, comme chez les ongulés (Ayotte et al. 2006), les éléphants (Klaus et al. 1998), les primates non-humains (Krishnamani and Mahaney 2000) (Fig. 6a) ou encore chez certains oiseaux comme les perroquets et les oies (Lee et al. 2014; Wink et al. 1993) (Fig. 6b).



**Figure 6.** Deux exemples de géophagie animale : a) un chimpanzé dans la forêt de Budongo, Ouganda ; b) des perroquets au Pérou.

S'intéressant au Pérou, puisque les données de ce travail y ont été récoltées, relevons que la géophagie a été largement étudiée dans les départements Madre de Dios et Iquitos (forêt amazonienne). On compte chez les ongulés : le daguet gris (*Mazama gouazoubira*), le daguet rouge (*Mazama americana*), le pécarí à lèvres blanches (*Tayassu pecari*), le pécarí à collier (*Pecari tajacu*), le tapir (*Tapirus terrestris*) (Tobler et al. 2009) ; chez les primates non-humains : le singe hurleur roux (*Alouatta seniculus*), le singe araignée à face rouge (*Ateles paniscus*) (Montenegro 2004), le tamarin à moustaches (*Saguinus mystax*) (Heymann and Hartmann 1991), le singe araignée péruvien (*Ateles chamek*) (Campbell et al. 2005), le saki moine (*Pithecia irrorata*) et le saki de Rylands (*Pithecia rylandsi*) (Adams et al. 2017) ; chez les oiseaux : les familles des Columbidae et des Cracidae (Brightsmith 2004; Brightsmith and Munoz-Najar 2004; Brightsmith and Villalobos 2011) ; et chez les chauves-souris : la famille des Phyllostomidae (Bravo et al. 2008).

Malgré des recherches moins nombreuses et moins détaillées pour les animaux non-humains que pour les humains, la littérature est plus dense concernant les primates non-humains que les autres vertébrés (Young et al. 2011).



## 1.4 Pourquoi étudier la géophagie chez les primates non-humains ?

La géophagie est un comportement répandu, autant géographiquement qu'à travers le règne animal, l'Homme inclus, illustrant sa longue histoire évolutive. Cette caractéristique sous-entend conférer aux animaux géophages certains bénéfices sélectifs. La géophagie est donc importante à intégrer dans les études éthologiques et écologiques des espèces, notamment les primates non-humains. D'une part, il a été suggéré que ces recherches peuvent contribuer à l'amélioration des conditions de vie en captivité et des plans de conservation des espèces faisant face à la déforestation et la perte de qualité de leurs habitats (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). D'autre part, étudier la géophagie chez nos plus proches parents peut affiner nos connaissances à propos de l'évolution de l'alimentation et de la médecine humaines (Johns 1986; Pebsworth, Huffman, et al. 2019). En effet, la géophagie aurait facilité chez les primates non-humains, l'émergence d'un régime alimentaire herbivore, la terre adsorbant des composés secondaires des plantes pouvant être toxiques pour les primates (Johns 1986). La géophagie aurait permis d'empêcher les désordres gastro-intestinaux liés à la consommation de certaines plantes disponibles, tout en accroissant les possibilités de consommation (Abrahams 2010). Par exemple, revenant au Pérou, nous savons aujourd'hui que la géophagie y a joué un rôle capital dans le processus de domestication de la pomme de terre (Johns 1986). La technique majeure qui a permis d'élargir l'éventail des ressources consommables par les humains est la maîtrise du feu (Stahl et al. 1984). Cependant, certaines ressources contiennent des toxines résistantes à la chaleur. La pomme de terre contient des glycoalcaloïdes insolubles (comme la solanine) qui ne sont pas détruits par le feu (Johns 1986).

## 1.5 Hypothèses relatives à la fonction de la géophagie

### 1.5.1 Chez les primates humains

Malgré une littérature abondante à propos de la géophagie humaine, cette pratique reste encore une énigme pour la communauté scientifique (Young 2010; Young et al. 2011). La géophagie est associée à des conséquences positives et négatives sur la santé (Young et al. 2011) ainsi qu'à des causes variées (Abrahams 2010). Historiquement, et encore aujourd'hui, la connaissance scientifique de la géophagie humaine s'articule autour d'un paradoxe : ce comportement est tantôt considéré comme adaptatif, tantôt comme une pathologie mentale (Henry and Matthews Kwong 2003). Que ce soit concernant les primates humains ou non-humains, les chercheurs pointent un manque d'études multidisciplinaires pour affiner la compréhension de la géophagie (Pebsworth, Huffman, et al. 2019; Young et al. 2011). Même si les humains sont capables d'exprimer leurs motivations, les géophages ont tendance à dissimuler leur pratique en présence de chercheurs, à cause des jugements négatifs subis au cours du temps (Young et al. 2011). Actuellement, dans la littérature de la géophagie humaine, l'explication la plus probable et la plus largement admise est celle du traitement des désordres gastro-

intestinaux tels que les nausées, les maux d'estomac et les diarrhées (Abrahams 2010; Young et al. 2011). Ces effets positifs des argiles sur la santé sont connus depuis l'Antiquité (Carretero et al. 2006). Par ailleurs, la consommation d'argiles est aussi observée en période de famine, la terre procurant une sensation de satiété (Aufreiter et al. 1997). Les argiles peuvent également être consommées en association avec des ressources végétales afin d'en modifier le goût. En effet, la terre diminue l'amertume des items et les rend ainsi comestibles. Par exemple, des Indiens en Californie mixent de l'argile avec de la farine de glands pour faire du pain (Johns and Duquette 1991). On a aussi considéré que la terre ingérée serait une source de minéraux pour l'Homme, la géophagie étant alors associée à des carences en fer et en calcium (Abrahams 2010). Depuis l'Antiquité on relie des cas de géophagie à l'anémie, avec des symptômes de pâleur et de faiblesse physique. Cependant aucune évidence de causalité n'a encore été détectée entre besoins minéraux et géophagie (Young et al. 2011). D'ailleurs, parmi les effets négatifs sur la santé, on a relevé qu'une consommation excessive de terre peut engendrer des carences en certains minéraux (Carretero et al. 2006; Young and Miller 2019), illustrant la complexité du comportement. La géophagie peut également favoriser des infestations parasitaires, lorsque la terre sélectionnée n'est pas cuite par exemple, telles que l'ascaridiose et la trichocéphalose, *via* l'ingestion de terre contaminée par des fèces contenant respectivement des œufs d'*Ascaris lumbricoides* et de *Trichuris trichiura* (Abrahams 2010). Toutefois, même dans ces cas-là, la géophagie perdure, souvent grâce aux croyances et traditions locales (e.g., la terre est associée à la fertilité, à la patrie) (Abrahams 2010).

### 1.5.2 Chez les primates non-humains

Chez les primates non-humains, les hypothèses relatives à la fonction de la géophagie sont nombreuses et non-exclusives (Krishnamani and Mahaney 2000). Une récente revue de la littérature (Pebsworth, Huffman, et al. 2019) en facilite la compréhension en les regroupant en deux types : une première hypothèse de protection et une seconde de supplémentation. Il est intéressant de noter que, comme pour la géophagie humaine, les causes semblent variées et difficiles à mettre en évidence : une fonction est proposée dans seulement 43% des 287 publications comptabilisées (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). De cette proportion des publications, l'hypothèse de protection seule est retenue dans 25% des cas et l'hypothèse de supplémentation seule est retenue dans 32% des cas. On admet souvent que plusieurs explications peuvent éclairer la fonction de la géophagie, selon les conditions environnementales et les espèces. Ces deux types d'hypothèses sont développés ci-dessous. L'hypothèse du comportement non adaptatif sert d'hypothèse nulle, i.e. la géophagie n'apporte aucun bénéfice physiologique, voire, a un impact négatif sur l'individu (e.g., infections *via* des bactéries ou virus, ingestion de métaux lourds, inhibition de l'absorption du fer). Elle est peu abordée et peu retenue par les chercheurs (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). La géophagie chez les primates est généralement considérée comme un comportement d'automédication (Huffman 1997; Krief 2003; Lozano 1998; Rostron 2014). L'automédication désigne l'utilisation par les animaux de certaines plantes et de certains

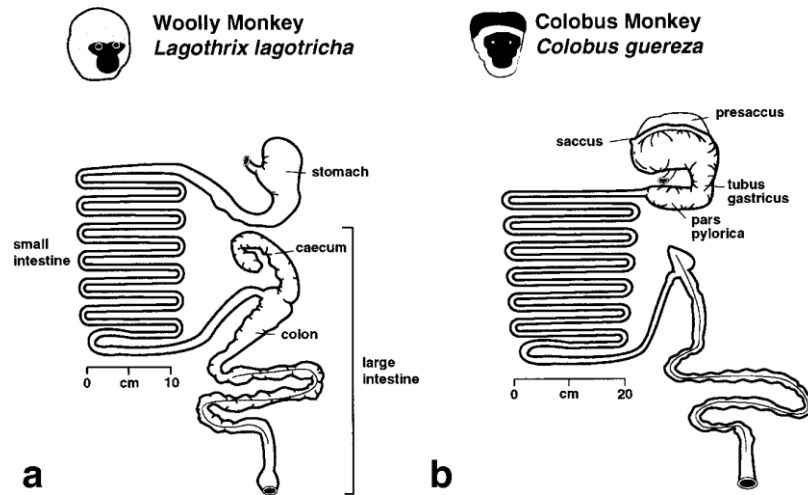
items non nutritifs pour se soigner (Huffman 1997), soit l'utilisation d'*unusual and bioactive foods* (UBF) (Masi et al. 2012). Ce sont des ressources non habituelles, rarement consommées, peu ou pas du tout nutritives, et dotées de propriétés médicinales (Masi et al. 2012). Ces ressources comprennent : des items végétaux particuliers, de la terre, des feuilles mortes, de l'écorce, du bois en décomposition. Les individus les utilisent pour se maintenir en bonne santé, prévenir une maladie ou pour s'en soigner (Krief 2003; Masi et al. 2012). La terre pourrait également jouer un rôle catalyseur lorsqu'elle est ingérée avec des ressources végétales aux propriétés médicinales. Il s'agit d'un effet galénique. Par exemple, chez les chimpanzés, la terre ingérée accroît l'efficacité des molécules bioactives des feuilles de *Trichilia rubescens* contre le paludisme (Klein et al. 2008). La terre peut aussi diminuer l'amertume d'items consommés simultanément et les rendre ainsi plus digestes, comme il a été montré chez les humains.

#### 1.5.2.1 Hypothèse de supplémentation

L'hypothèse de supplémentation stipule que la terre ingérée fournit à l'individu des éléments essentiels qu'il ne trouverait pas dans d'autres ressources de son régime alimentaire. Les géophages seraient donc carencés en éléments essentiels. De telles déficiences ont un impact négatif sur la santé et le bien-être des primates, pouvant réduire leur croissance, leurs capacités reproductives et leur résistance aux pathogènes (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Cependant, les besoins en nutriments et en éléments essentiels comme les minéraux sont peu connus chez les primates (NRC 2003). Les éléments ciblés dans les analyses de sols (réalisées dans  $\pm 25\%$  des publications) sont : As, B, Ba, Br, Ca, Cl, Cr, Cu, Fe, K, Mn, Mg, N, Na, P, S et Zn. L'hypothèse de supplémentation est communément retenue pour les primates lorsque la quantité d'un élément donné dans la terre ingérée est supérieure à celle mise en évidence dans les sols contrôles. Ces contrôles sont collectés et analysés dans seulement 20% des publications. Les sols consommés contiennent souvent de plus grandes quantités de Ca, Na et K (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Par exemple, l'orang outan (*Pongo pygmaeus*) consomme de la terre riche en calcium, magnésium, potassium et sodium et l'hypothèse de supplémentation est retenue pour ce comportement (Matsubayashi et al. 2007; Matsuda et al. 2014). Toutefois, dans les études de la géophagie des primates en général, la biodisponibilité, i.e. « la fraction de la substance qui est soluble dans l'environnement gastro-intestinal et disponible pour l'absorption » (Paustenbach, 2000, p.186), est rarement analysée (Pebsworth, Huffman, et al. 2019; Young et al. 2011). Ce qui est problématique car, dès lors, la quantité de microéléments utilisables par l'individu est surestimée (Wilson 2003). Il a été mis en évidence que de la terre consommée par des populations humaines, en Tanzanie et en Ouganda, bien que riche en fer total, contient en fait très peu de fer biodisponible pour l'organisme. De plus, ces argiles peuvent inhiber l'absorption du fer des aliments consommés (Seim et al. 2013). Une étude similaire réalisée avec de la terre ingérée par les babouins (*Papio hamadryas ursinus*) montre que les échantillons sont pauvres en fer biodisponible, suggérant que la supplémentation en fer n'expliquerait pas la géophagie des individus (Pebsworth et al. 2013).

### 1.5.2.2 Hypothèse de protection

L'hypothèse de protection comprend deux volets d'explications de la géophagie. Elle stipule premièrement que la terre ingérée protégerait l'individu d'infestations endoparasitaires, et, deuxièmement, que la terre ingérée protégerait des désordres gastro-intestinaux dus à l'ingestion de composés secondaires contenus dans les ressources végétales, lesquels peuvent être toxiques pour l'individu (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Dans le premier cas, la géophagie serait pratiquée principalement lorsque les parasites sont plus abondants dans l'environnement, rendant le risque d'infestation plus élevé (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Par exemple, Knezevich (1998) a mis en évidence que malgré l'infection parasitaire *via Trichuris trichiura*, *Balantidium coli* et *Strongyloides fuelleborni* de la majorité des individus d'un groupe de *Macaca mulatta*, la diarrhée était rarement observée. La géophagie, pratiquée par la plupart des macaques, contrebalancerait les effets négatifs liés à la charge parasitaire (Knezevich 1998). Dans le second cas couvert par l'hypothèse de protection, la géophagie serait pratiquée pour se protéger des effets des composés secondaires présents dans les ressources végétales consommées. Ces composés sont des défenses chimiques élaborées par les plantes pour lutter contre les prédateurs, tant insectes que mammifères (Ta et al. 2018). Les alcaloïdes, les terpènes et les phénols (incluant les tanins) appartiennent à cette classe de composés et ont un impact direct sur les primates. Ils sont perçus comme amers, âcres et peuvent causer des troubles gastro-intestinaux, perturber le métabolisme ou encore inhiber la digestion (Ta et al. 2018). Les primates géophages sont autant frugivores que folivores. Les composés secondaires sont présents dans les feuilles, mais aussi dans les fruits et les graines. Leur quantité et qualité varient entre les espèces végétales, entre les ressources alimentaires végétales, selon la maturité de l'item et les saisons. En général, leur concentration est plus importante dans les feuilles et en saison sèche (Glander 1982). Les primates les plus fragiles par rapport aux composés secondaires sont les frugivores. Ils possèdent un simple estomac et un simple processus de digestion (NRC 2003) (Fig. 7a). Les folivores, quant à eux, présentent des adaptations physiologiques et morphologiques, au niveau du système digestif, comme un estomac spécialisé où règne un environnement alcalin permettant la présence d'une microflore qui assure, *via* la fermentation, la dégradation et l'élimination de toxines facilitant la digestion des toxines (Lambert 1998; NRC 2003) (Fig. 7b). De plus, les primates doivent faire face à des environnements changeants en termes de disponibilité, de quantité et de qualité des ressources alimentaires. Leur consommation en items de faible qualité nutritive augmente lorsque les ressources préférées se font rares. La géophagie serait donc une stratégie utilisée lors de périodes de plus forte consommation d'items plus riches en composés secondaires (les feuilles). Plusieurs publications illustrent cette tendance, chez le singe araignée à ventre blanc et le singe hurleur roux (*Ateles belzebuth* et *Alouatta seniculus* ; Blake et al. 2010), le tamarin à moustaches (*Saguinus mystax* ; Heymann and Hartmann, 1991), le gorille des montagnes (*Gorilla beringei beringei* ; Mahaney et al. 1995), le titi masqué (*Callicebus personatus melanochir* ; Müller et al. 1997) ou encore le saki noir (*Chiropotes satanas* ; Veiga and Ferrari 2007).



**Figure 7.** a) Tractus gastro-intestinal du singe laineux commun (*Lagothrix lagotricha*, frugivore), incluant un estomac simple et un large intestin ; b) Tractus gastro-intestinal d'un colobe (*Colobus guereza*, folivore), incluant un estomac spécialisé de quatre chambres (Stevens and Hume 2004).

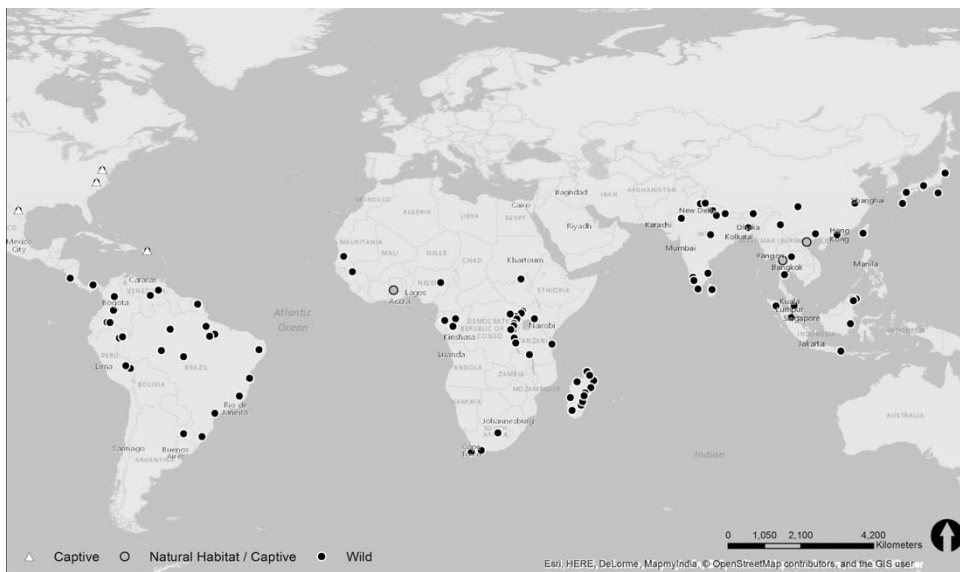
## 1.6 La géophagie chez les primates non-humains

La géophagie chez les primates est un domaine d'investigations récent comparé à la géophagie humaine. Et ce n'est que depuis deux décennies que l'intérêt scientifique pour ce comportement chez les animaux s'est intensifié (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth, Huffman, et al. 2019). La première étude chez les primates porte sur la pratique du langur de Hanuman en Inde (*Semnopithecus entellus*) et est publiée en 1933 par Caius et Chhapgar (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Concernant les singes néo-tropicaux, la première publication date de 1976 (Dawson) à propos du tamarin de Geoffroy (*Saguinus geoffroyi*) en Amérique Centrale (Ferrari et al. 2008). Actuellement, la géophagie est connue chez 136 des 496 espèces de primates, comptabilisant 287 publications (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Depuis cette revue de la littérature, trois articles supplémentaires ont été publiés, concernant deux espèces déjà répertoriées comme géophages : le langur gris du Népal (*Semnopithecus schistaceus*) (Monaco et al. 2019) et le chimpanzé d'Afrique de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*) (Pebsworth, Hillier, et al. 2019; Reynolds et al. 2019).

### 1.6.1 Patterns géographiques et taxons concernés

La géophagie est observée principalement dans des populations sauvages de primates et surtout dans des zones de climat tropical (i.e., 30 sur 36 pays recensés ; Fig. 8). Elle concerne des espèces des deux sous-ordres de Primates : Strepsirrhini (19% des études) et Haplorrhini (81%). Le premier se réfère aux lémuriniens de Madagascar, aux galagos et pottos d'Afrique et aux loris d'Inde et d'Asie du sud-est. Le second se réfère aux Catarhiniens, i.e. les primates de l'ancien monde incluant

les grands singes, et aux Platyrrhiniens, i.e. les primates du nouveau monde, ci-après dénommés primates néo-tropicaux. L'Asie abrite 44 espèces géophages sur 119 (37%) (Tableau 1), l'Afrique, 33 espèces sur 111 (29.7%) (Tableau 2), les Néo-tropiques, 34 espèces sur 165 (20.6%) (Tableau 3), et Madagascar, 25 espèces sur 101 (24.8%) (Tableau 4). La géophagie a été observée jusqu'à présent chez une seule espèce nocturne : *Lepilemur wrightae*. La majorité des espèces consommant de la terre sont soit folivores (39.7%), soit frugivores (33.8%) (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). La figure 9 illustre quelques exemples de géophagie chez les primates.



**Figure 8.** Localisation des observations de géophagie chez les primates non-humains (Pebsworth, Huffman, et al. 2019)





**Figure 9.** Exemples de géophagie chez les primates : a) un babouin chacma adulte mâle (*Papio ursinus*), Afrique du sud ; b) une colobe adulte femelle (*Colobus guereza*), Ouganda ; c) un chimpanzé d’Afrique de l’est (*Pan troglodytes schweinfurthii*), Ouganda ; d) un cercopithèque (*Cercopithecus mitis*), Ouganda (Pebsworth, Huffman, et al. 2019)

Comme pour les autres taxons, le nombre de publications dans le domaine de la géophagie chez les primates néo-tropicaux a augmenté pendant ces deux dernières décennies. En 2000, la première revue de la littérature compte 8 espèces (Krishnamani and Mahaney 2000) ; en 2008, on en compte 22 (Ferrari et al. 2008) ; et actuellement 34 espèces sont répertoriées comme géophages (Pebsworth, Huffman, et al. 2019).

Les primates néo-tropicaux se divisent en 5 familles : les Aotidae, Atelidae, Cebidae, Callitrichidae et les Pitheciidae. La géophagie n’a jamais été observée au sein de la famille des Aotidae. Les familles des Atelidae et Pitheciidae, comprenant les primates les plus grands du continent, sont les plus représentées en termes du nombre d’espèces géophages (Ferrari et al. 2008; Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Plus précisément, chez les Atelidae, on compte 5 espèces géophages chez les singes hurleurs : *Alouatta belzebul*, *A. caraya*, *A. discolor*, *A. guariba* et *A. seniculus* ; 7 espèces et sous-espèces géophages chez les singes araignées : *Ateles belzebuth*, *A. chamek*, *A. geoffreyii geoffreyii*, *A. geoffreyii frontatus*, *A. geoffreyii panamensis*, *A. hybridus* et *A. paniscus* ; une espèce chez les muriquis : *Brachyteles hypoxanthus* ; et deux espèces chez les singes laineux : *Lagothrix lagotricha* et *L. flavicauda*. Ferrari et collègues (2008) mettent en évidence deux patterns au sein des Atelidae : un pattern alimentaire (la géophagie est pratiquée chez les plus frugivores) – et, indépendamment du

régime alimentaire, un pattern géographique (la géophagie est pratiquée plus fréquemment dans des habitats amazoniens).

**Tableau 1.** Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Asie.

HAPLORRHINI – Catarhiniens : Asie : Thaïlande, Taïwan, Malaisie, Indonésie, Japon, Chine, Inde, Sri Lanka, Sumatra, Vietnam, Népal, Cambodge, Bangladesh (N = 44/119 espèces)					
Famille	Genre	N espèces	Famille	Genre	N espèces
Cercopithecidae	<i>Macaca</i>	14	Cercopithecidae	<i>Semnopithecus</i>	2
Cercopithecidae	<i>Nasalis</i>	1	Cercopithecidae	<i>Trachypithecus</i>	17
Cercopithecidae	<i>Presbytis</i>	3	Hylobatidae	<i>Hoolock</i>	1
Cercopithecidae	<i>Pygathrix</i>	2	Hominidae	<i>Pongo</i>	2
Cercopithecidae	<i>Rhinopithecus</i>	2			

**Tableau 2.** Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Afrique.

HAPLORRHINI – Catarhiniens : Afrique : Maroc, Tanzanie, Kenya, Afrique du Sud, Sénégal, Gabon, Ouganda, République démocratique du Congo, Rwanda, Ghana, Nigéria, Botswana, Gambie, République Centre Afrique (N = 33/111 espèces)					
Famille	Genre	N espèces	Famille	Genre	N espèces
Cercopithecidae	<i>Cercocebus</i>	1	Cercopithecidae	<i>Procolobus</i>	6
Cercopithecidae	<i>Cercopithecus</i>	8	Cercopithecidae	<i>Rungwecebus</i>	1
Cercopithecidae	<i>Colobus</i>	4	Cercopithecidae	<i>Macaca</i>	1
Cercopithecidae	<i>Erythrocebus</i>	1	Hominidae	<i>Gorilla</i>	3
Cercopithecidae	<i>Mandrillus</i>	1	Hominidae	<i>Pan</i>	4
Cercopithecidae	<i>Papio</i>	3			

**Tableau 3.** Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Haplorrhini, en Amérique du Sud.

HAPLORRHINI – Platyrrhiniens : Néo-tropiques : Brésil, Colombie, Guinée française, Equateur, Pérou, Vénézuéla, Panama, Costa Rica, Guatélama (N = 34/165 espèces)					
Famille	Genre	N espèces	Famille	Genre	N espèces
Atelidae	<i>Alouatta</i>	5	Callitrichidae	<i>Leontopithecus</i>	1
Atelidae	<i>Ateles</i>	7	Callitrichidae	<i>Saguinus</i>	3
Atelidae	<i>Brachyteles</i>	1	Pitheciidae	<i>Callicebus</i>	4
Atelidae	<i>Lagothrix</i>	2	Pitheciidae	<i>Chiropotes</i>	2
Callitrichidae	<i>Callimico</i>	1	Pitheciidae	<i>Pithecia</i>	5
Callitrichidae	<i>Callithrix</i>	1	Cebidae	<i>Sapajus</i>	2

**Tableau 4.** Nombre d'espèces et sous-espèces pratiquant la géophagie, au sein du sous ordre des Strepsirrhini.

STREPSIRRHINI – Madagascar (N = 25/101 espèces)					
Famille	Genre	N espèces	Famille	Genre	N espèces
Lemuridae	<i>Eulemur</i>	9	Lemuridae	<i>Prolemur</i>	1
Lemuridae	<i>Haplemur</i>	3	Lepilemuridae	<i>Lepilemur</i>	1
Lemuridae	<i>Varecia</i>	2	Indridae	<i>Propithecus</i>	6
Lemuridae	<i>Lemur</i>	2	Indridae	<i>Indri</i>	1



### 1.6.2 Localisation des sites de géophagie

Toutes les publications ne décrivent pas les sites de géophagie ou la terre consommée (i.e., 30%). Mais, en général, la géophagie s'observe sur le sol forestier (39% des cas), ou dans des termitières terrestres ou arboricoles (35%) (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Les primates consomment également de la terre provenant de nids de fourmis, d'endroits situés sous des troncs d'arbres ou au niveau de la base d'arbres déracinés, de nids de parulines couronnées, de pentes érodées, de *natural licks* (que l'on définit comme des endroits particuliers du sol forestier, riches en certains minéraux et/ou argiles où les animaux viennent manger de la terre et boire de l'eau ; Blake et al. 2010) (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Les primates néo-tropicaux semblent préférer les termitières arboricoles (56%) au sol forestier (26%) (Ferrari et al. 2008). Actuellement, seulement un quart des publications s'intéressent à la composition de la terre consommée par les primates. Un point commun entre le sol consommé par les primates non-humains et humains est la présence d'argiles (Pebsworth, Huffman, et al. 2019).

### 1.6.3 Acteurs de la géophagie

On trouve des données concernant les classes d'individus pratiquant la géophagie et/ou le statut reproducteur dans 5% des études. D'après la littérature disponible, la géophagie a été observée significativement plus souvent chez les femelles (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). C'est le cas chez les espèces suivantes : le muriqui du nord (*Brachyteles hypoxanthus* ; Dib et al. 2001), le macaque japonais (*Macaca fuscata* ; Wakibara et al. 2001), le macaque rhésus (*Macaca mulatta* ; Knezevich 1998), le propitèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi* ; Matos 2017), l'orang outan (*Pongo pygmaeus pygmaeus* ; Ampeng et al. 2016), le rhinopithèque de Roxellana (*Rhinopithecus roxellana* ; Zhao et al. 2013) et le babouin chacma (*Papio ursinus ursinus* ; Pebsworth et al. 2012). Dans ces deux dernières études, parmi les femelles, ce sont les femelles gestantes qui pratiquent le plus la géophagie (Pebsworth et al. 2012; Zhao et al. 2013). Chez l'orang outan, ce sont les femelles allaitantes (Ampeng et al. 2016). Une augmentation de la fréquence de géophagie est relevée chez les femelles durant la période de reproduction (Ampeng et al. 2016; Hsu et al. 2001). Toutefois, les mâles pratiquent la géophagie plus souvent que les femelles chez le chimpanzé d'Afrique de l'est (*Pan troglodytes schweinfurthii* ; Tweheyo et al. 2006) et chez le rhinopithèque brun (*Rhinopithecus bieti* ; Li et al. 2014). Des fréquences similaires entre sexes sont rapportées chez le macaque tibétain (*Macaca thibetana* ; Yin et al. 2011), chez le saki à face blanche (*Pithecia pithecia chrysocephala* ; Setz et al. 1999).

On reporte une différence significative dans la pratique de la géophagie entre classes d'âge dans trois cas. La géophagie est plus fréquente chez le sifaka de Verreaux adulte (*Propithecus verreauxi* ; Norscia et al. 2005) et chez le macaque tibétain adulte (*Macaca thibetana* ; Yin et al. 2011), alors qu'elle est plus fréquente chez les macaques japonais juvénile (*Macaca fuscata* ; Wakibara et al. 2001). La géophagie chez les petits est rarement abordée. Soit l'information est manquante ; soit le comportement n'est pas du tout observé, comme chez le saki noir (*Chiropotes satanas* ; Veiga and Ferrari 2007) et

chez le rhinopithèque brun (*Rhinopithecus bieti* ; Li et al. 2014) ; soit cette classe d'individus est directement écartée des observations ou des analyses de données (Pebsworth et al. 2012; Wakibara et al. 2001). Néanmoins, la géophagie est rapportée chez les petits des espèces suivantes : le saki de Ryland (*Pithecia rylandsi* ; Adams et al. 2017), le macaque rhésus (*Macaca mulatta* ; Knezevich 1998), le chimpanzé d'Afrique de l'est (*Pan troglodytes schweinfurthii* ; Tweheyo et al. 2006) et le colobe rouge (*Procolobus kirkii* ; Struhsaker et al. 1997).

#### 1.6.4 Pratique solitaire *versus* pratique sociale

Le caractère social ou solitaire de la géophagie diffère entre espèces, mais aussi entre classes d'individus d'une même espèce. Chez l'orang outan (*Pongo pygmaeus pygmaeus*), la géophagie se pratique en couple, particulièrement pendant la période de reproduction, et sinon, en solitaire (Ampeng et al. 2016). Chez le chimpanzé d'Afrique de l'est (*Pan troglodytes schweinfurthii*), la géophagie est solitaire mais, lorsqu'un individu ingère de la terre, assis à côté d'une termitière, un autre individu d'abord observateur, peut se joindre à l'activité (Tweheyo et al. 2006). Chez le muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*), la géophagie implique au moins deux individus (Dib et al. 2001). Chez le saki de Ryland (*Pithecia rylandsi*), la géophagie, initiée par un ou quelques individus, est une activité de groupe. Soit les individus accèdent en même temps à la termitière, soit il y a un *turn-over* entre ceux qui collectent de la terre et ceux qui la consomment sur une branche (Adams et al. 2017). Les singes hurleurs à mains rouges (*Alouatta belzebul*) forment des groupes d'au moins trois individus pendant la géophagie, laquelle est initiée par le mâle alpha qui est suivi par les femelles et puis par les juvéniles (De Souza et al. 2002). Chez l'atèle varié (*Ateles hybridus*), les individus mangent de la terre principalement en groupes de 2 à 29 individus (Link, De Luna, et al. 2011). *Ateles belzebuth* et *Alouatta seniculus* pratiquent la géophagie en groupe et parfois, les deux espèces visitent simultanément un site de géophagie, les singes hurleurs descendant les premiers au sol (Link, Galvis, et al. 2011).

#### 1.6.5 Patterns temporels et durées de géophagie

Dans 40% des publications, la fréquence de la géophagie est qualitativement décrite : rare voire occasionnelle. Dans 3% des articles publiés, les patterns temporels (journalier, saisonnier) et les durées du comportement sont présentés (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Chez l'orang outan (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) un événement de géophagie dure entre 5 et 15 min, et plus rarement, jusqu'à 25 min (Ampeng et al. 2016). On relève une observation exceptionnelle d'un mâle adulte solitaire consommant de la terre pendant 2 h 27 min (Matsubayashi et al. 2011). Le rhinopithèque brun (*Rhinopithecus bieti*) ingère de la terre pendant en moyenne 3.5 min (3 – 10 min). Chez le chimpanzé d'Afrique de l'est (*Pan troglodytes schweinfurthii*), un événement de géophagie dure entre 1 et 12 min selon le nombre de morceaux de terre avalés, l'activité se déroulant principalement avant 13 h et entre 9 et 10 h (Tweheyo et al. 2006). Des événements brefs sont observés chez le babouin chacma (*Papio ursinus ursinus*) : environ 62 s (Pebsworth et al. 2012) ; et chez le saki de Ryland (*Pithecia rylandsi*),

avec 120 s et un pic d'activité en saison des pluies (Adams et al. 2017). Chez les Atelidae, les durées des événements sont données par groupe et pas par individu. Chez le singe hurleur à mains rouges (*Alouatta belzebul*), la géophagie se déroule pendant la saison sèche, avec des événements de groupe qui durent environ 4 min (De Souza et al. 2002). Chez l'atèle varié (*Ateles hybridus*), les individus consomment de la terre en saison sèche, pendant environ 35 min par groupe observé, avec un pic autour de 12 h (Link, De Luna, et al. 2011). L'atèle à tête brune (*Ateles belzebuth*) et le singe hurleur roux (*Alouatta seniculus*) pratiquent la géophagie pendant la saison sèche, avec un pic d'activité entre 11 et 13 h, avec des durées d'événements entre 5 et 59 min et entre 6 et 31 min respectivement (Blake et al. 2010). Le seul pic de géophagie relevé en après-midi concerne le macaque japonais (*Macaca fuscata*) : entre 15 et 17 h (Wakibara et al. 2001).

### 1.6.6 Collecte de la terre

Pour quelques espèces, on trouve des détails sur la façon dont les individus collectent de la terre. Les muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*) récoltent de la terre au niveau de sites situés sur le sol forestier en forte pente, soit directement avec la bouche, soit en utilisant l'une ou les deux mains pour ensuite porter la terre en bouche (Dib et al. 2001). Les sakis de Ryland (*Pithecia rylandsi*) utilisent le plus souvent une main pour prendre de la terre d'une termitière arboricole, puis, avant de l'ingérer, ils l'inspectent visuellement et en la léchant. Parfois, ils lèchent directement la termitière depuis leur position, puis en mordent un morceau, sans utiliser leur main (Adams et al. 2017). Les hurleurs à mains rouges (*Alouatta belzebul*) mangent de la terre de termitières arboricoles après l'avoir récoltée avec les mains ou la bouche (De Souza et al. 2002). Les chimpanzés prennent de la terre de termitières soit avec les mains soit avec les pieds (Tweheyo et al. 2006).

## 1.7 Objectifs et structure de la thèse

### 1.7.1 Contexte du projet de recherche et objectifs généraux

La géophagie, tant chez les primates humains que non-humains, suscite un intérêt scientifique croissant. De nombreuses hypothèses peuvent expliquer ce comportement. La géophagie est un domaine d'étude qui nécessite une approche multidisciplinaire (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Pour tester les hypothèses détaillées plus haut, la recherche doit emprunter différents axes complémentaires, alliant les méthodes de terrain et de laboratoire : l'étude du comportement de géophagie (et de chaque geste lié à cette activité), l'étude des sols (e.g., composition, texture), l'étude du régime alimentaire (identification des arbres et des items consommés, composition chimique). La dernière revue de la littérature (Pebsworth, Huffman, et al. 2019) propose un consensus pour les futures recherches (voir Annexe 1), constitué du type de données à collecter et des méthodes

conseillées, afin d'uniformiser les pratiques d'investigation et de promouvoir les comparaisons inter- et intra-spécifiques.

Ma thèse de doctorat décrit pour la première fois le comportement de géophagie chez le singe laineux à queue jaune (*Lagothrix flavicauda*), pour lequel il n'existait aucune donnée. Elle vise également à mettre en évidence son rôle dans l'écologie alimentaire du primate. L'hypothèse de protection contre les endoparasites n'est pas directement testée. La charge endoparasitaire des individus n'est pas investiguée et leur état de santé n'est pas déterminé de façon systématique. Deux études parasitaires considérant le groupe de singes suivi pendant cette thèse ont fourni des pistes de réflexion pour mon travail de recherche sur la géophagie. Par ailleurs, dans la discussion générale de la thèse, les perspectives proposées pour poursuivre les investigations incluent l'aspect sanitaire des individus (Chapitre 7).

*Lagothrix flavicauda* est une espèce classée en Danger Critique d'Extinction dans la Liste Rouge des Espèces Menacées (IUCN 2020). Elle est endémique des forêts de montagne au nord-est du Pérou et est considérée comme une espèce parapluie (i.e., sa protection permet la protection de beaucoup d'autres espèces dans cet habitat à haute richesse spécifique). Le chapitre 2 de cette thèse est entièrement consacré à la présentation de ce primate charismatique. Le groupe d'étude est habitué à la présence de chercheurs et est le seul à être l'objet d'une étude à long terme depuis 2007 (Shanee and Shanee 2009). La géophagie a été observée à deux reprises en mai en 2015, après huit années de suivi comportemental (Shanee com pers). D'après le rapport de ces observations, ce projet de thèse a été construit et les principales questions de recherche ont été établies.

**Objectif n°1** : Etablir la première description de la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*

- Identifier les classes d'âge et de sexe qui pratiquent la géophagie
- Définir le caractère solitaire ou social du comportement
- Déterminer les durées et les patterns temporels du comportement

**Objectif n°2** : Comprendre la sélection des sites de géophagie et des sols par *Lagothrix flavicauda*

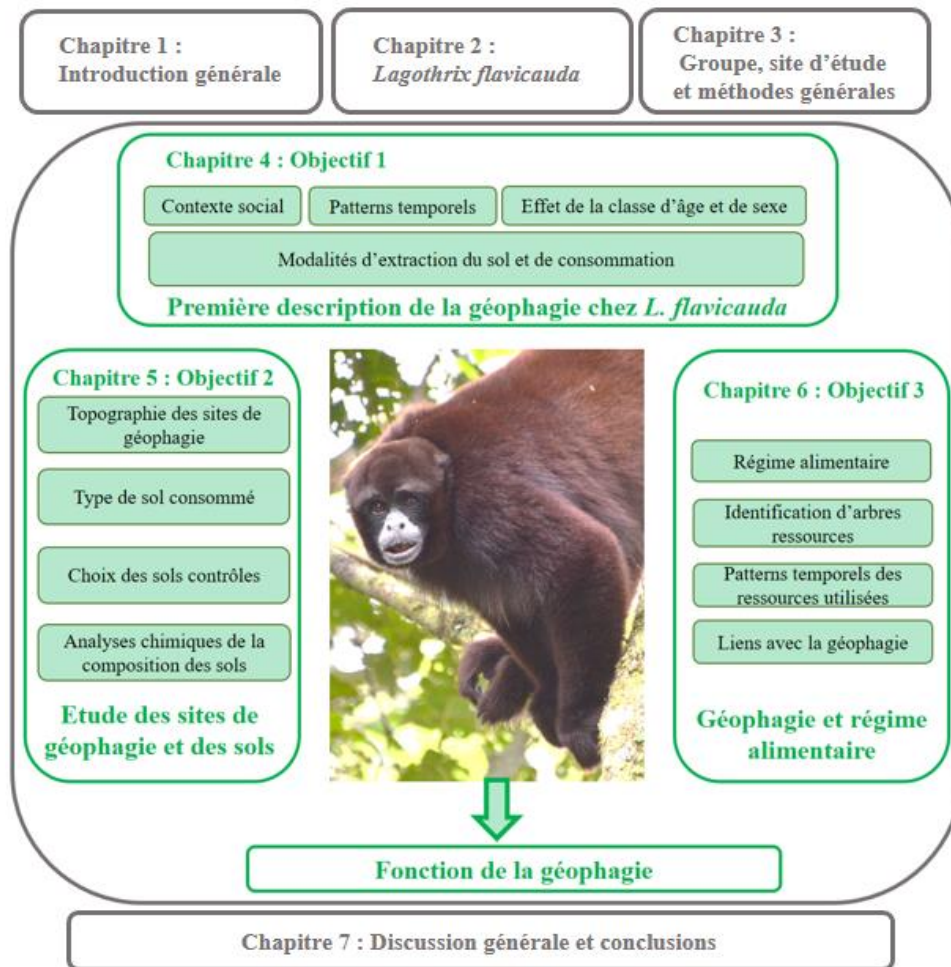
- Localiser les sites de géophagie
- Caractériser l'aspect physique des sites
- Définir la composition chimique et la texture de la terre consommée et non consommée

**Objectif n°3** : Mettre en évidence le rôle du comportement dans l'écologie alimentaire de *Lagothrix flavicauda*

- Déterminer les items végétaux consommés et leur pattern temporel de consommation
- Identifier les changements dans le régime alimentaire
- Tester la concordance temporelle entre la consommation de terre et des ressources végétales

### 1.7.2 Structure de la thèse

Ma thèse de doctorat a débuté par une **introduction générale (chapitre 1)** dans laquelle j'ai présenté le sujet de cette étude : la géophagie. Après avoir défini la géophagie, j'ai exposé les observations marquantes faites par les scientifiques au cours de l'Histoire ainsi que la distribution actuelle des pays où la géophagie humaine a été relevée. La géophagie chez d'autres espèces animales est ensuite abordée. Puis, après avoir expliqué les intérêts scientifiques liés à la recherche de la géophagie chez les primates non humains, j'ai dressé un état des lieux de la littérature dans ce domaine. Le **chapitre 2** est consacré à l'espèce étudiée dans le cadre de ce travail, le singe laineux à queue jaune (*Lagothrix flavicauda*). On explore sa phylogénie, ses caractéristiques morphologiques et comportementales, sa distribution, son histoire particulière, son statut de conservation, les menaces qu'elle rencontre et les plans de conservation mis à l'œuvre pour la protéger. Dans le **chapitre 3**, le Pérou est présenté ainsi que le site d'étude où j'ai effectué ma recherche. Les groupes de primates étudiés est décrit ainsi que les méthodes suivies pour mener à bien ce travail sont détaillées. La figure 10 reprend l'organisation de ma thèse de doctorat en différents chapitres selon trois objectifs généraux de recherche.



**Figure 10.** Cadre conceptuel de la thèse

Les chapitres 1, 2, 3 et 7 sont rédigés en français. Les chapitres 4, 5 et 6 sont écrits en anglais et sont présentés dans le format classique d'articles scientifiques (*Introduction, Methods, Results, Discussion, References*) publiés, acceptés, soumis ou en préparation. Les chapitres 4, 5, 6 et 7 sont détaillés ci-dessous.

#### **Chapitre 4. Première description de la géophagie chez *Lagothrix flavicauda***

Ce chapitre correspond à un article accepté dans l'*International Journal of Primatology* et à un article en révision dans l'*American Journal of Primatology*. Grâce au suivi comportemental du groupe de singes habitués à la présence de chercheurs et au fonctionnement de caméra traps sur des sites de géophagie, je détaille les comportements liés à l'activité de géophagie afin d'en dresser les premières caractéristiques : les classes d'individus impliquées, les durées et fréquences et les patterns temporels.



De plus, des données nécessaires à la compréhension de la géophagie chez un primate arboricole sont analysées : consommation de terre *in situ versus ex situ*, signes de vigilance, chemins d'accès au site de géophagie. Les méthodes utilisées ont permis la description précise du comportement des mères et de leur petit, et d'en dégager des indices en faveur d'un apprentissage de la géophagie *via* la mère. Ce dernier point fait l'objet du second article de ce chapitre.

Grâce au suivi comportemental du groupe, deux autres comportements rares chez *Lagothrix flavicauda* ont été mis en évidence: la consommation d'un serpent (Colubridae), et la rencontre d'un coati (*Nasua nasua*). Ces observations font l'objet de deux *short articles* publiés en 2018 dans *Neotropical Primates* et sont présentées dans les annexes de cette thèse (annexes 2 et 3).

### **Chapitre 5. Etude de la sélection des sites et des sols de géophagie par *L. flavicauda***

Ce chapitre correspond à un article publié en 2020 dans le journal *Primates*. Ce chapitre se concentre sur les paramètres pouvant influencer la sélection de certains sites de géophagie et certaines terres à consommer. Les sites de géophagie ont été caractérisés (dimensions, végétation environnante) et les terres consommées et contrôles ont été analysées. Les analyses ont été conduites au *Laboratorio de Analisis de Suelos, Plantas, Aguas y Fertilizantes* de *Universidad Nacional Agraria La Molina* à Lima, au Pérou. Les résultats suggèrent un rôle important de l'argile dans la sélection de la terre et soulignent aussi l'importance de considérer, pour des primates arboricoles, les dimensions des sites de géophagie et la densité de la végétation environnante, susceptibles d'offrir aux individus plus de sécurité une fois au sol.

### **Chapitre 6. Etude des liens entre la géophagie et la consommation d'autres items par *L. flavicauda*.**

Ce chapitre correspond à un article en préparation. Je m'intéresse ici plus particulièrement aux budgets d'activités du groupe étudié, aux ressources consommées et aux variations temporelles du régime alimentaire. La synchronisation des périodes de géophagie et de changement dans le régime alimentaire (augmentation de la consommation de feuilles au détriment des fruits) est mise en évidence à différentes échelles temporelles (saisons, mois, journées). Par ailleurs, la collaboration créée avec l'expert botaniste R. Hilario Fernandez a favorisé la production de deux articles et un guide illustré des plantes consommées par les singes au site de La Esperanza (annexes 4, 5 et 6). Nous avons ainsi découvert deux nouvelles espèces de Magnoliaceae (*Magnolia enepeceana* et *Magnolia reynelii*) et distingué *Dendropanax umbellatus* et *Gilibertia pavonii*, considérés comme synonymes jusqu'à aujourd'hui.

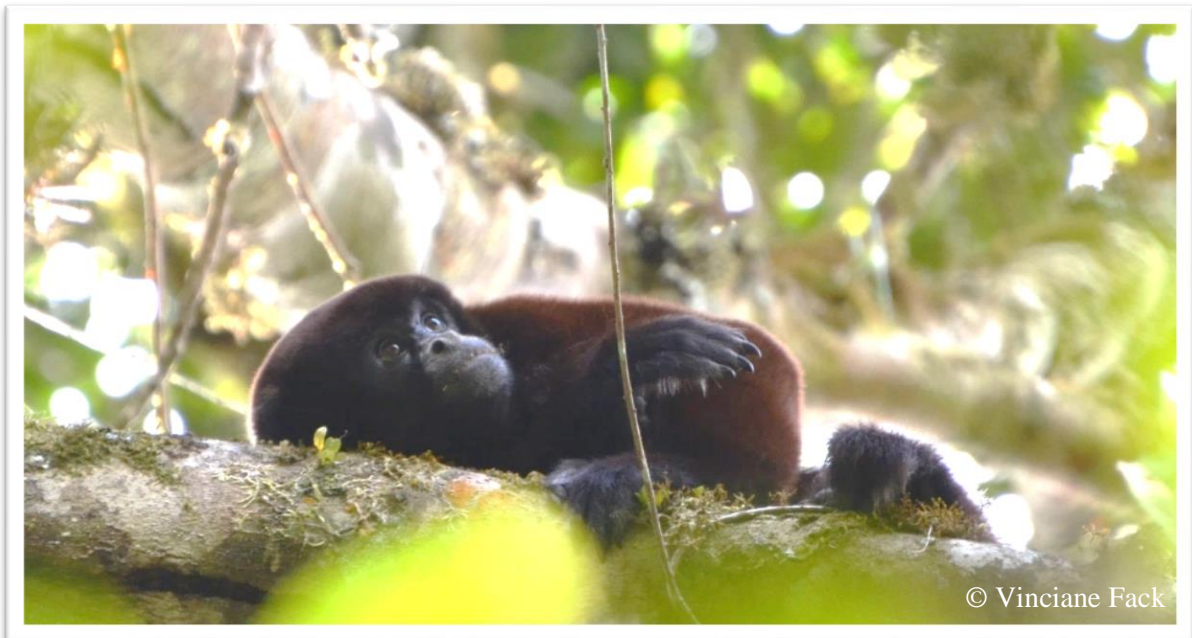
Dans le **chapitre 7**, les principaux résultats sont discutés et la conclusion de ce travail est exposée. J'aborde également les limites de mon étude ainsi que les perspectives qu'elle offre pour de prochaines recherches.

**En annexes**, j'intègre des tableaux non inclus dans les chapitres ci-dessus, ainsi que les deux *short articles* mentionnés dans le chapitre 4, les deux articles issus de la collaboration avec R. Hilario Fernandez et le guide illustré des plantes consommées par le singe laineux à queue jaune au site de La Esperanza.



## 2 L'espèce étudiée : *Lagothrix flavicauda*

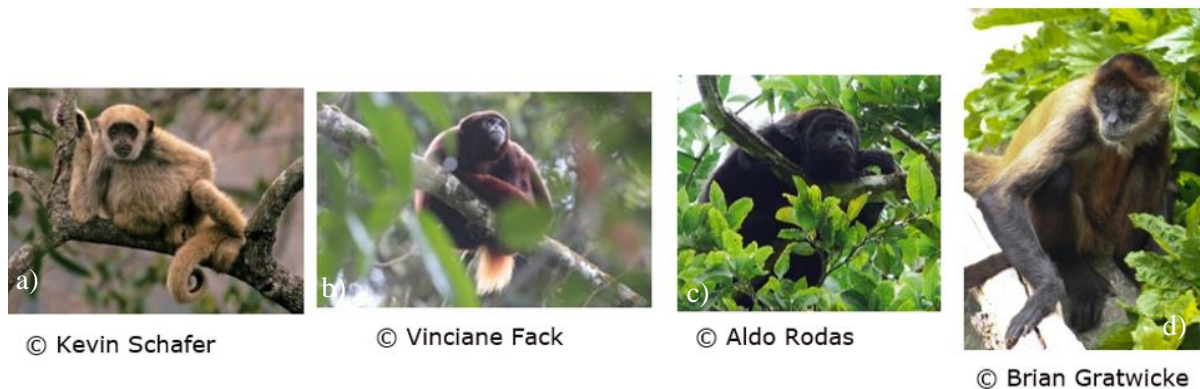
---



## 2.1 Phylogénie de l'espèce

Classe : Mammifères  
 Ordre : Primates  
 Sous-ordre : *Haplorrhini*  
 Infra-ordre : Simiiformes  
 Clade : *Platyrrhini*  
 Famille : Atelidae  
 Sous-famille : Atelinae  
 Genre : *Lagothrix*  
 Espèce : *Lagothrix flavicauda*

Le singe laineux à queue jaune fait partie de la sous-famille des Atelinae et de la famille des Atelidae au sein du groupe des *Platyrrhini* ou « primates du Nouveau Monde » (nommés dans cette thèse primates néo-tropicaux) (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Les *Platyrrhini* ont divergé d'un ancêtre commun avec les *Catarrhini*, ou primates de l'Ancien Monde, il y a environ 43 millions d'années (Perelman et al. 2011). Les primates néo-tropicaux regroupent 5 familles, 19 genres et 156 espèces (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Les familles sont : les Callitrichidae (marmosets et tamarins) ; les Cebidae (singes écureuils et capucins) ; les Aotidae (singes nocturnes) ; les Pitheciidae (titis, sakis et uacaris) ; et les Atelidae comprenant la sous-famille des Alouattinae avec 12 espèces de singes hurleurs et la sous-famille des Atelinae avec 5 espèces de singes laineux (Di Fiore et al. 2015), 6 espèces de singes araignées et 2 espèces de singes brachytèles (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Des illustrations de représentants de chaque taxon des Atelidae sont proposées dans la Figure 11.



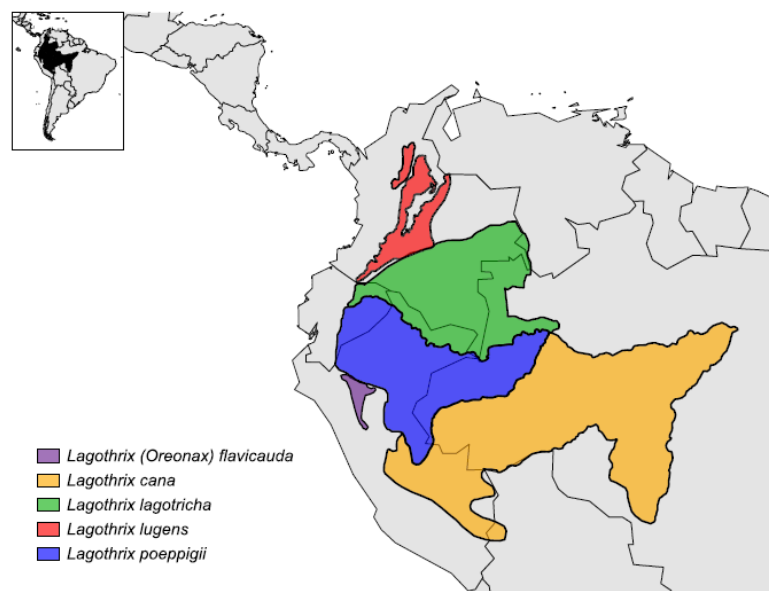
**Figure 11.** a) *Brachyteles hypoxanthus*, b) *Lagothrix flavicauda*, c) *Alouatta pigra*, d) *Ateles geoffroyi*.

La position phylogénétique et la taxonomie de *Lagothrix flavicauda* au sein des Atelidae ont été controversées depuis sa découverte et première description par Alexander Von Humboldt en 1812 (Di Fiore et al. 2015) (voir section 2.6). Aujourd'hui, il est accepté que les singes laineux forment un groupe monophylétique (Di Fiore et al. 2015; Rosenberger and Matthews 2009). On compte actuellement cinq espèces de singes laineux (*Lagothrix spp.*) (UICN 2020 ; Di Fiore et al. 2015) : *Lagothrix lagothericha*

(Humboldt, 1812), *Lagothrix lugens* (Elliot, 1907), *Lagothrix cana* (E. Geoffroy, 1812), *Lagothrix poeppigii* (Schinz, 1844) et *Lagothrix flavicauda* (Humboldt, 1812). La taxonomie de *Lagothrix* se base sur les travaux de Fooden (1963), mais suit les modifications apportées par Groves (2001) qui reconnaît *cana*, *lugens* et *poeppigii* comme espèce et non comme sous-espèce de singes laineux.

## 2.2 Distribution géographique et habitat

*Lagothrix flavicauda* possède la distribution géographique la plus restreinte (Fig. 12). L'espèce est endémique d'une zone située sur les pentes orientales des Andes tropicales, au nord du Pérou (Aquino et al. 2016; Shanee and Shanee 2011a) (Fig. 13). Les autres espèces du même genre ont une distribution plus large : *Lagothrix lagotricha* se retrouve au Brésil, en Colombie, en Equateur et au Pérou ; *L. cana* en Bolivie, au Brésil et au Pérou ; *L. lugens* en Colombie ; *L. poeppigii* en Equateur, au Brésil et au Pérou (IUCN 2020 ; Di Fiore et al. 2015 ; Fig. 12).



**Figure 12.** Distribution des cinq espèces de singes laineux (*Lagothrix* spp. ; Di Fiore et al. 2015).

On retrouve le singe laineux à queue jaune dans des forêts primaires et secondaires, entre 1100 et 2700 m d'altitude, principalement dans les départements d'Amazonas et de San Martin, au sud et à l'est du fleuve Marañón (Allgas et al. 2015; Shanee 2011) (Fig. 13 a, b), mais aussi dans de plus petites zones des départements de La Libertad, Huanuco et Loreto (Graves and O'Neill 1980; Leo Luna 1980; Mittermeier et al. 1975, 1977; Parker and Barkley 1981; Shanee 2011). Cette distribution est limitée par plusieurs frontières naturelles. Au nord et au nord-ouest du département d'Amazonas, les populations de singes laineux à queue jaune sont géographiquement limitées par la vallée du fleuve Marañón ; au nord-est par les forêts basses du département de Loreto (à la frontière avec le département San Martin) ;

et à l'est par la vallée du fleuve Huallaga (Fig. 13 b). Au sud, leur distribution s'étend jusqu'à la vallée de la rivière Magdalena dans le département de Huanuco. Les hautes montagnes de la cordillère des Andes, à l'ouest, constituent un obstacle à leur distribution (Shanee 2011) (Fig 13 a, b).

L'habitat du singe laineux à queue jaune se limite aux zones de forêts tropicales de montagne, et est caractérisé par un relief accidenté, alternant hauts sommets et profondes vallées, où dominent des essences de *Ficus* spp. (Shanee 2011; Shanee and Shanee 2011). Plusieurs estimations de la surface d'habitat disponible pour le singe laineux à queue jaune ont été calculées. La première date de 1981, avec 11 240 km<sup>2</sup> (Leo Luna 1982) et la plus récente date de 2009, avec 6 302 km<sup>2</sup> restant dans les départements d'Amazonas et San Martin (Buckingham and Shanee 2010). On ne sait pas, à l'heure actuelle, combien d'individus existent encore exactement, mais de récentes estimations les portent à quelques milliers (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013; Shanee and Shanee 2011), alors qu'en 1981, on les estimait, pour la première fois, à environ 62 500 individus (Leo Luna 1982).



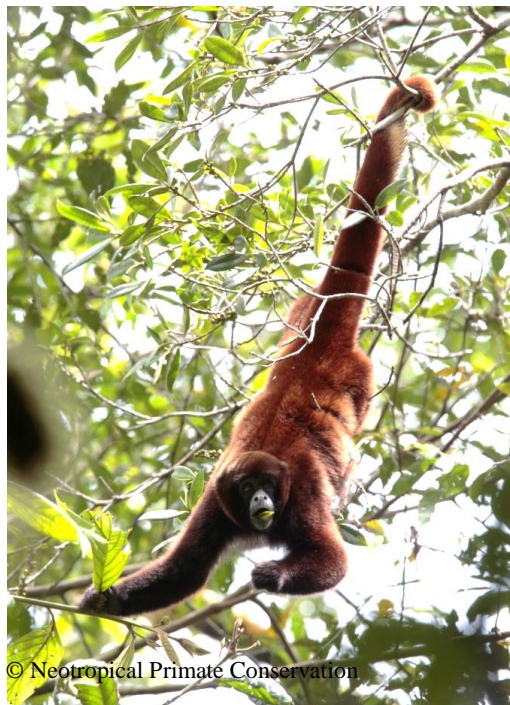
**Figure 13.** a) En orange, distribution de *Lagothrix flavicauda* (IUCN 2020) ; b) Carte du Pérou et de ses 24 départements ; ceux repris dans cette thèse sont : Amazonas, San Martín, Loreto, La Libertad, Huanuco, Junin et Pasco. Avec en a) le site d'étude de La Esperanza, b) le fleuve Amazonas, c) le fleuve Marañón, d) le fleuve Huallaga.



### 2.3 Morphologie et locomotion du singe laineux à queue jaune

La famille des Atelidae regroupe les plus grands primates néo-tropicaux (Mittermeier Wilson and Rylands 2013; Di Fiore and Campbell 2005). Les Atelidae sont arboricoles et diurnes (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013 ; Dunn and Cristóbal-Azkarate 2015). Ils présentent une grande variété dans leur morphologie, distribution, comportement et régime alimentaire (Dunn and Cristóbal-Azkarate 2015).

Ils possèdent tous une longue queue musclée et préhensile qui peut supporter tout le poids du corps et qui représente une aide locomotrice (Di Fiore and Campbell 2005). La partie distale ventrale de la queue des Atelidae se caractérise par une absence de poils et un aspect comparable aux empreintes digitales. Cette zone permet la réception de stimuli tactiles et facilite l'adhésion aux surfaces. Grâce à leur queue, les individus peuvent récolter des ressources alimentaires situées au niveau des fines branches terminales des arbres (Fig. 14). *Ateles* spp. et *Brachyteles* spp. se distinguent des autres genres d'Atelidae par la brachiation – l'utilisation des mains et de la queue pour suspendre et propulser le corps en avant, lors des déplacements (Fig.15).

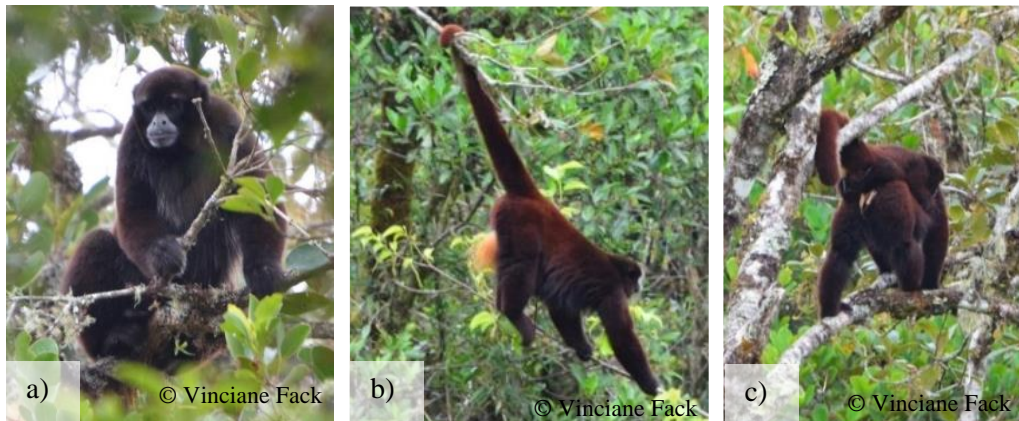


**Figure 14.** Un singe laineux à queue jaune suspendu par la queue et s'alimentant de feuilles récoltées sur une fine branche.



**Figure 15.** Schéma représentant la brachiation d'un atèle et la marche d'un singe hurleur (Mittermeier Wilson and Rylands 2013).

Les singes laineux à queue jaune possèdent une épaisse fourrure brun rougeâtre (Fig. 16). L'extrémité intérieure de la queue est recouverte d'une courte bande de poils jaunes. La bouche et une petite zone au-dessus des yeux sont entourées de poils blancs (Mittermeier Wilson and Rylands, 2013). Ils sont les plus grands primates endémiques du Pérou (DeLuycker 2007). Un individu adulte mesure entre 40 et 54 cm (tête + corps), sa queue mesure entre 56 et 63 cm. On observe un dimorphisme sexuel. Les longueurs sont similaires entre mâles et femelles mais l'aspect est différent : un mâle pèse entre 8 et 10 kg et une femelle pèse environ 5.7 kg. De plus, les mâles ont une touffe de poils jaunes (jusqu'à 15 cm) au niveau du scrotum (Macedo-Ruiz and Mittermeier 1979) (Fig. 16b). Les femelles ont peu de poils génitaux et leur clitoris est proéminent. Après une gestation de 7,5 mois, les femelles donnent naissance à un petit tous les 3,5 ans. Le pic des naissances se déroule pendant la saison des pluies (Mittermeier Wilson and Rylands 2013). Les petits sont portés par leur mère et sont complètement dépendants. Les juvéniles sont plus petits que les adultes, se déplacent de façon indépendante mais restent à proximité des adultes. Juvéniles et petits ne possèdent pas encore de poils jaunes à l'intérieur de la queue (DeLuycker 2007).



**Figure 16.** a) Une femelle adulte au repos, b) Un mâle adulte en déplacement, c) Une femelle adulte en déplacement portant son petit sur le dos.

#### 2.4 Organisation sociale du singe laineux à queue jaune

Les Atelidae s'organisent en groupes multi-mâles/multi-femelles et ce sont principalement les femelles qui migrent (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Chez *Alouatta* spp., les groupes sociaux sont cohésifs et sont généralement constitués de 5 à 10 individus (occupant un domaine vital d'environ 28 ha) (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Chez *Lagothrix* spp., durant la journée, les groupes peuvent se diviser en sous-groupes voyageant et s'alimentant indépendamment. Chez *Lagothrix lagothricha*, on compte jusqu'à 50 individus par groupe, pour un domaine vital d'environ 400 ha. Chez *Lagothrix flavicauda*, les groupes sont composés de 10 – 15 individus (parfois 25). Leur domaine vital, pour un groupe de 15 individus, est d'environ 121 ha (Shanee 2014a). Chez cette espèce, on relève peu d'interactions sociales et les comportements agonistiques sont très rares. Les contacts les plus fréquents se font entre femelles et enfants ou juvéniles et les plus rares entre mâles adultes et entre mâles adultes et juvéniles (Shanee 2014b). Chez *Ateles* spp., on observe des sous-groupes de fission-fusion (Chapman 1990). Chaque sous-groupe, de taille et de composition variable, se déplace et s'alimente séparément pendant une période de temps variable. La fission-fusion est une stratégie d'optimisation de l'exploitation des ressources alimentaires. Un groupe entier d'*Ateles* spp. (environ 20 individus) occupe un domaine vital dont la superficie peut atteindre 900 ha. Chez *Brachyteles* spp., on observe un pattern d'organisation social similaire à celles des atèles (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013).

#### 2.5 Régime alimentaire du singe laineux à queue jaune

Le régime alimentaire est également très variable parmi les Atelidae et a un impact direct sur la superficie des domaines vitaux des groupes sociaux. *Alouatta* spp. sont les plus folivores. Les feuilles



composent 35 à 80 % du régime alimentaire selon les espèces. *Brachyteles* spp. sont aussi principalement folivores, consommant 55 à 65 % de feuilles et complétant leur régime alimentaire avec des fruits, des fleurs et des graines. *Ateles* spp. sont les plus frugivores, les fruits composent 70 à 90 % de leur alimentation. Les fruits sont des ressources distribuées en patchs dans l'habitat, ils ne sont pas distribués uniformément. Les atèles parcourent de longues distances pour atteindre ces ressources, leurs domaines vitaux sont plus grands que ceux des hurleurs (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013). Une seule étude détaillée a été menée sur le régime alimentaire du singe laineux à queue jaune : les items les plus consommés étaient les fruits (46.3%), suivis des feuilles (23%), des insectes (19%), des mousses (6.6%), des bourgeons (2.8%) et des fleurs (1.8%) (Shanee 2014a). Ce régime alimentaire variait entre saisons. La consommation en fruits était plus faible en saison sèche qu'en saison des pluies, et inversement pour la consommation en feuilles (Shanee 2014a).

Les frugivores, comme le singe laineux à queue jaune, sont classés dans la catégorie de stratégie de digestion SS/SL – « simple stomach/simple large intestine » (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Les folivores, par contre, possèdent un estomac et/ou un intestin plus large afin d'assurer la fermentation bactérienne qui permet la dégradation des feuilles, plus difficiles à digérer (NRC 2003). Les singes hurleurs, qui sont fortement folivores possèdent le système digestif le plus complexe des Atelidae. Le temps de rétention du bol alimentaire est aussi plus long, ce qui permet aux bactéries de digérer complètement les structures végétales ingérées (NRC 2003).

## 2.6 Parasites connus chez *Lagothrix flavicauda*

On distingue les endoparasites, présents dans le sang ou le système gastrointestinal, des ectoparasites, localisés sur la peau de l'hôte. Selon la dernière revue de la littérature, 50% des espèces de primates néo-tropicaux ont été l'objet d'au moins une étude d'identification des parasites infestant les individus (Solórzano-García and Pérez-Ponce de León 2018). Ces études se focalisent principalement sur la détection d'endoparasites qui s'effectue via des méthodes non-invasives comme l'analyse d'échantillons fécaux. Les études d'identification d'ectoparasites concernent seulement 9 % des espèces de primates néo-tropicaux. Elles nécessitent des méthodes invasives telles que la capture et la sédation des individus, qui peuvent comporter de lourds risques pour ces primates arboricoles. Parmi les endoparasites les plus communs chez les primates néo-tropicaux, on retrouve les nématodes, les protozoaires, les cestodes et les trématodes (Solórzano-García and Pérez-Ponce de León 2018). Certains parasites ne sont pas pathogènes, mais la plupart d'entre eux entraîne une détérioration de la santé de leur hôte. Cela se traduit par des modifications physiologiques, pouvant entre autres affecter négativement les capacités de reproduction de l'hôte, des perturbations alimentaires, une faiblesse physique pouvant mener à des infections secondaires très graves (Toft 1982).

Certains paramètres influencent l'occurrence et la richesse spécifique des endoparasites dans les populations sauvages de primates : l'âge, le sexe, le statut social et reproducteur, la taille des groupes et le degré de socialité (Altizer et al. 2003). Par exemple, au sein de grands groupes sociaux dans lesquels les interactions sociales sont fréquentes, il est très probable que la densité de parasites soit plus grande (Vitazkova and Wade 2007). Des facteurs environnementaux affectent également la présence d'endoparasites comme la température et l'humidité. En effet, si ces parasites bénéficient de conditions idéales au sein de leur hôte, leurs stades de développement se déroulant dans un environnement libre sont très affectés par les conditions environnementales (Altizer et al. 2006). Ainsi, les patterns d'infestations peuvent être différents d'une saison à l'autre (e.g. Eckert et al. 2006). De plus, les primates vivant dans des milieux humides sont plus susceptibles de montrer une plus grande richesse spécifique d'endoparasites car ce sont des conditions favorables au développement et à la transmission des parasites (e.g., Cristobal-Azkarate et al. 2010). Par ailleurs, les pressions anthropiques (e.g., déforestation, élevage) forcent les populations sauvages de primates à vivre dans des fragments forestiers, éventuellement proches des hommes ou du bétail, créant un milieu favorable à la transmission de parasites et augmentant ainsi la charge endoparasitaire des primates (Gillepsie and Chapman 2005 ; Mborra and McPeck 2009).

Le taxon de primates néo-tropicaux le plus représenté dans les études parasitaires est *Alouatta* spp. Chez *Lagothrix* spp., trois espèces sont concernées. Chez *Lagothrix cana*, on a détecté *Plasmodium* sp. (protozoaires), *Strongyloides cebus* et *Trypanoxyuris lagothricis* (nématodes). Chez *L. lagotricha*, on a identifié *Plasmodium brasilianum* et *Trypanosoma minasense* (protozoaires), *Ancylostoma braziliense*, *Ascaris lumbricoides*, *Dipetalonema gracile*, *Necator* sp., *Physaloptera dilatata*, *Trichuris* sp., *Trypanoxyuris lagothricis* (nématodes) (Solórzano-García and Pérez-Ponce de León 2018).

Deux études parasitaires ont été réalisées dans le département d'Amazonas au Pérou, sur plusieurs groupes de singes laineux à queue jaune dont celui qui est suivi dans le cadre de ce travail de doctorat (Larranaga and Shanee 2012 ; Peralta 2017). La première, répartie sur les mois de mars et mai 2011, se concentre sur deux groupes, rassemblant 25 échantillons fécaux d'individus différents. On trouve dans 12% des échantillons fécaux des nématodes *Strongyloides* sp. et *Trichuris* sp. Ces protozoaires sont plus fréquents : *Eimeria* sp. (46%), *Isospora* sp. (19%) et *Endolimax* sp. (8%) (Larranaga and Shanee 2012). La seconde, non publiée et répartie sur huit mois en 2014 et 2015, montre la présence d'endoparasites de six familles : Ascaridae dans 52% des échantillons fécaux (N=35), Trichuridae (37%), Strongyloididae (4%), Trichostrongylidae (15%), Oxyuridae (4%) et Oligacanthorhynchidae (2%). Il y est conclu que la saison n'influence pas la charge parasitaire des individus (Peralta 2017).

Entre les espèces *Lagothrix cana*, *L. lagotricha* et *L. flavicauda*, on remarque des charges parasitaires différentes (Solórzano-García and Pérez-Ponce de León 2018). Par exemple, on note l'absence d'*Eimeria* sp. chez *L. cana* et *L. lagotricha*, alors que sa présence est rapportée chez *Aotus*

*myconax*, espèce partageant le même habitat que *L. flavicauda* (Sanchez and Shanee 2012 ; Solórzano-García and Pérez-Ponce de León 2018).

## 2.7 Découverte et redécouverte de l'espèce *Lagothrix flavicauda*

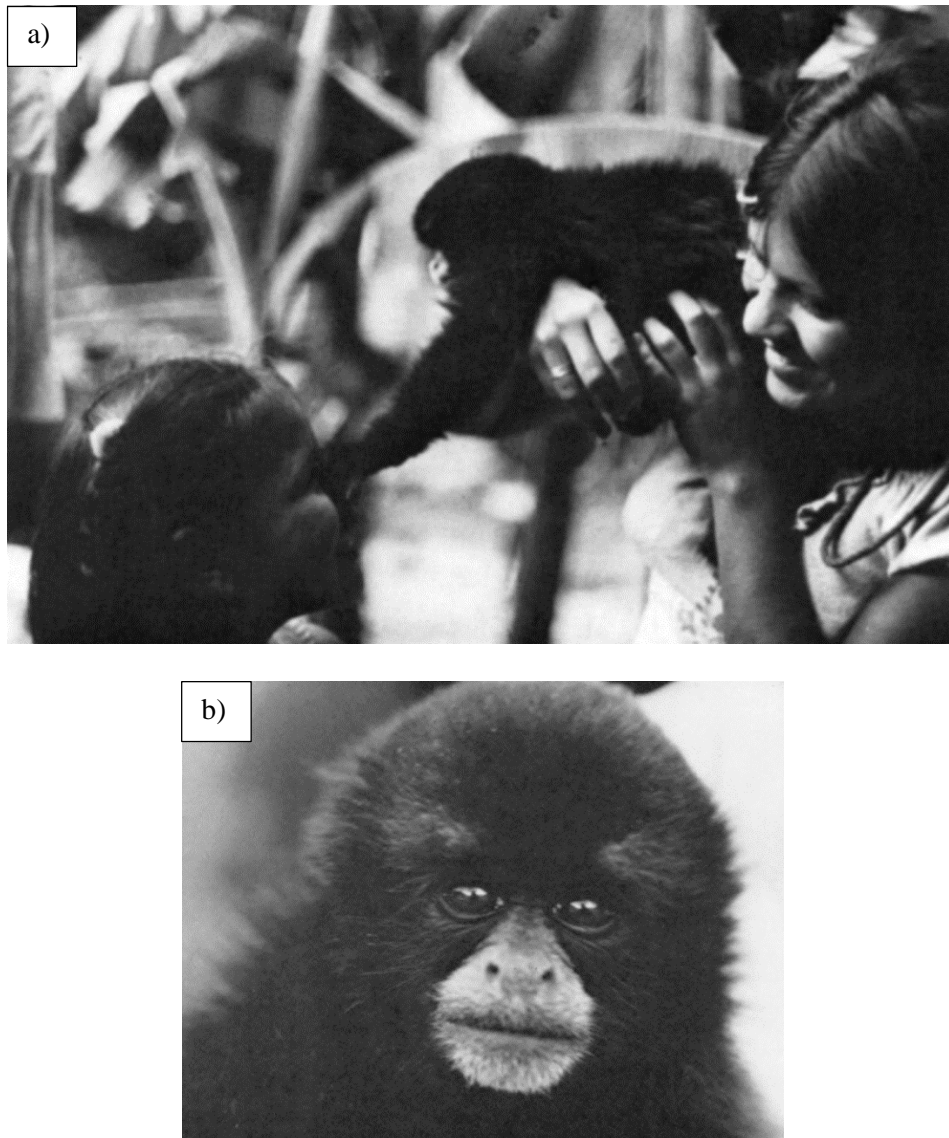
La taxonomie de *Lagothrix flavicauda* a nourri au fil de son histoire beaucoup de discussions et de changements. L'espèce est premièrement décrite par Alexander Von Humboldt en 1812 – sans observation de spécimen vivant (Fooden 1963). Il réalise sa description à partir de peaux récupérées en 1802 chez des villageois qui s'en servaient comme couverture de selle de cheval. Il nomme l'animal *Simia flavicauda*, « le *choro* de la Province de Jaen », mais connaissant si peu à son sujet, il le considère, dans le doute, comme une espèce de singe hurleur au lieu d'une espèce de singe laineux (DeLuycker 2007; Mittermeier et al. 1977). Ensuite, pendant plus de 100 ans, plus rien n'est découvert sur cet animal. (Fooden 1963).

En 1925, deux spécimens de *L. flavicauda* sont collectés dans le département d'Amazonas par le naturaliste Watkins. Ils sont déposés à l'*American Museum of Natural History* à New York (Mittermeier et al. 1977). En 1926, lors de l'expédition Godman-Thomas au Pérou, trois autres spécimens sont collectés dans la même région par Hendee pour le *British Museum of Natural History* à Londres. Ces spécimens morts sont identifiés par le zoologiste Oldfield Thomas comme représentants d'une nouvelle espèce et nouveau sous-genre de singes laineux : *Lagothrix (Oreonax) hendeei*. Il élève par la suite ce sous-genre au statut de nouveau genre – *Oreonax hendeei* – en se basant sur l'observation de la dentition d'un juvénile. Toutefois, ce nouveau genre est controversé. C'est finalement en 1963, grâce aux travaux de Fooden que *Lagothrix flavicauda* (Humboldt, 1812) est fixé. Il a révisé les descriptions faites par Thomas et Humboldt et les a comparées aux spécimens de Watkins. Il en conclut que *Simia flavicauda* est synonyme de *Oreonax hendeei*. Comme d'autres, il n'adhère pas à la différence de genre entre cet animal et les autres singes laineux (Fooden 1963).

Sans observations supplémentaires de l'espèce pendant presque 50 ans après l'expédition Godman-Thomas, elle est considérée comme éteinte. En 1974, Mittermeier et collègues organisent une expédition de 12 jours dans les sites où Watkins et Hendee avaient trouvé leurs spécimens (Mittermeier et al. 1975, 1977). Quatre peaux et trois crânes sont recueillis auprès d'un villageois. Ce matériel est déposé au *Museo de Historia Natural Javier Prado* de l'*Universidad Nacional Mayor de San Marcos* à Lima. Ce sont les premiers spécimens confiés à un musée péruvien. Ce n'est qu'à la fin de l'expédition que les chercheurs ont l'occasion d'observer pour la première fois un individu vivant de l'espèce. Il s'agit d'un juvénile utilisé comme animal de compagnie chez un soldat (Fig. 17). L'animal est saisi et décrit. A Lima, il est présenté par l'équipe lors d'une conférence de presse, puis il est confié au musée où il a continué de vivre dans de bonnes conditions (Mittermeier et al. 1975, 1977). Cette conférence de presse a fait découvrir au public péruvien cet animal endémique jusque-là peu connu (voire inconnu) à

cause de sa rareté et son confinement à des zones difficilement accessibles. Cette expédition a également permis d'évaluer pour la première fois le statut de conservation de l'espèce et les menaces envers sa survie. L'espèce est considérée en danger d'extinction (EN) à cause de la perte d'habitat et de la chasse. Des recommandations sont émises pour sa protection, comme la création de parcs nationaux (Mittermeier et al. 1975, 1977).

Dans les années 2000, la taxonomie des primates néo-tropicaux en général connaît d'importantes modifications avec la publication du livre *Primate taxonomy* (Groves 2001 ; Rosenberger and Matthews 2009). Groves y décrit 112 espèces de platyrrhiniens contre 64 espèces dans la taxonomie première de Napier et Napier (1967) (Rosenberger and Matthews 2009). Cette distinction s'explique par l'élévation de plusieurs niveaux taxonomiques de sous-espèce au rang d'espèce. Suite à une révision de crânes d'Atelidae et une analyse cladistique de parcimonie, il conclut que l'espèce *flavicauda* est plus apparentée à *Ateles* sp. qu'à *L. lagothricha* (Rosenberger and Matthews 2009). Il réhabilite alors le genre de Thomas (1927) – *Oreonax* (Groves 2001 ; Rosenberger and Matthews 2009). Néanmoins, Rosenberger et Matthews (2009) pointent les incohérences dans le travail de Groves (2001) et proposent le rejet de la distinction entre *Lagothrix* et *Oreonax*. Lors de la dernière révision taxonomique de l'espèce, Di Fiore et collègues (2015) proposent la première analyse moléculaire de la position phylogénétique de l'espèce. Ils replacent le singe laineux à queue jaune dans le genre *Lagothrix* et propose *Oreonax* comme synonyme de *Lagothrix*.



**Figure 17.** Photographies du juvénile rencontré à la fin de l'expédition de Mittermeier et collègues a) avec des enfants du village, b) portrait (Mittermeier et al. 1977).

## 2.8 Premières études de *L. flavicauda* en milieu naturel

En général, *Lagothrix flavicauda* a été l'objet de peu d'études de terrain, à cause de la rareté de l'espèce, de la difficulté d'accès à son habitat et des tensions socio-politiques de la région (Shanee 2011). En 1976, lors d'explorations, des naturalistes relèvent pour la première fois des observations en milieu naturel dans le département d'Amazonas: un groupe – composé d'un mâle adulte, de cinq femelles et de juvéniles – se reposant dans la canopée (Graves and O'Neill 1980). Peu après, en 1979, alors qu'ils étudient les oiseaux et les petits mammifères des montagnes humides de la région de La Libertad, Parker et Barkley (1981) croisent à six reprises un groupe composé d'un mâle, d'une femelle portant son petit sur le dos et de quatre juvéniles. Ils relèvent des observations plus détaillées sur le comportement et le régime alimentaire de l'espèce, pour la première fois observée dans cette région du Pérou (Parker and

Barkley 1981). En 1994, pendant une étude similaire dans le département d'Amazonas, Butchart et collègues suivent deux groupes de singes laineux à queue jaune (Butchart et al. 1995). La première étude de terrain à moyen terme est menée en 1980 par Leo Luna. Durant cinq mois, huit sites sont visités dans les départements d'Amazonas et de San Martin au nord du Pérou. Six groupes de singes laineux à queue jaune sont suivis sur des périodes d'une heure et demi maximum. Les données relevées lors de ces suivis et les témoignages des chasseurs des sites concernés ont permis de déterminer l'habitat de l'espèce, ses comportements sociaux, son régime alimentaire. L'étude met également en évidence une destruction croissante de l'habitat par l'homme, première menace pour la conservation de l'espèce et prédit une disparition de l'espèce dans les 50 ans à venir, ajoutant qu'elle est la seule des 20 espèces de primates au Pérou à ne pas être protégée dans une réserve naturelle (Leo Luna 1980). En 2004, une autre étude de terrain est menée pendant trois mois (DeLuycker 2007). La première étude à long terme débute en 2007 avec l'établissement de l'ONG Neotropical Primate Conservation (NPC) – qui est aussi un centre de recherche – au village de La Esperanza, département d'Amazonas. L'ONG est co-dirigée par Sam Shanee et Noga Shanee. Ils entreprennent alors la première habituation d'un groupe de singes laineux à queue jaune. Ce groupe est l'objet de plusieurs publications (e.g., Shanee 2007, 2011, 2014a; Shanee and Shanee 2009, 2011a, 2015) et est encore étudié actuellement, notamment dans le cadre de ma thèse de doctorat.

## 2.9 Statut de conservation, menaces et actions de conservation

*Lagothrix flavicauda* est classée en 1982 dans la Liste Rouge des Espèces Menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), sous le statut « en danger d'extinction » (EN), statut qu'elle garde jusqu'en 1994. Ensuite, à partir de 1996, elle est classée en « danger critique d'extinction » (CR), d'après le critère A4cd. Ce critère prévoit une réduction de plus ou égale à 80% de la taille de la population estimée sur une période entre 10 et 100 ans à cause du déclin de la zone d'occupation et/ou de la qualité de l'habitat (UICN 2020, version 2019.3). Elle est également listée trois fois consécutivement par l'UICN comme l'une des 25 espèces de primates les plus menacées au monde : en 2006, 2008 et en 2010 (Mittermeier et al. 2012). Elle est classée dans l'Appendice I de la Convention Internationale sur le Commerce des Espèces en Danger (CITES 2005, [www.cites.org](http://www.cites.org)), lequel regroupe les espèces de plantes et d'animaux les plus menacées d'extinction et en interdit le commerce international (CITES est organisé en trois Appendices). Sous la loi péruvienne, le singe laineux à queue jaune est classée, depuis 2004, comme espèce en danger (Decreto Supremo 34-2004-AG) (Shanee 2014a). Elle figure également dans le *Libro Rojo de la Fauna Silvestre Amenazada del Peru* (SERFOR, Ministerio de Agricultura y Riego, 2018).

L'inaccessibilité de son habitat protège l'espèce jusque dans les années 1970. Ensuite, dans les années 80', la route nationale *Fernando Belaunde* est construite, elle relie la côte aux départements



Amazonas et San Martin (Buckingham and Shanee 2010; Shanee 2012; Shanee et al. 2007). Ce nouvel accès favorise l'immigration de nombreuses familles venant des côtes, désireuses de fuir la surpopulation et la dégradation de l'environnement (Shanee et al. 2007). Non régulée par le gouvernement péruvien, leur installation dans les régions des Andes tropicales y accélère la déforestation et la chasse non contrôlée, forçant, entre autres, les singes laineux à queue jaune à survivre dans des fragments de forêts (Shanee et al. 2007; Shanee 2011). Aujourd'hui, la menace majeure pour la survie de ce primate est la perte d'habitat due à la déforestation (Shanee et al. 2007; Shanee and Shanee 2015). Le taux de déforestation le plus haut du pays se retrouve dans les départements d'Amazonas et de San Martin (Shanee et al. 2007; Shanee 2011). Dans ce dernier département, il a été estimé à 210km<sup>2</sup>/an pour la période entre 2010 et 2017. Si ce taux est maintenu jusqu'en 2030, la majorité de l'habitat non protégé sera perdu (IUCN 2020). Le commerce illégal de la faune sauvage, la chasse, l'augmentation de la densité humaine, le développement local (Shanee and Shanee 2015), la construction de routes représentent d'autres menaces pour la survie du singe laineux à queue jaune (Shanee et al. 2007). Plus récemment, les activités d'exploitations minières se sont intensifiées dans les zones de hautes montagnes (IUCN 2020). De plus, certaines caractéristiques biologiques propres à l'espèce ne favorisent pas sa survie dans ces conditions. On l'a vu, une femelle ne donne naissance qu'à un petit tous les 3 ans et ces petits atteignent l'âge adulte vers 8 ans (Buckingham and Shanee 2010; Leo Luna 1980; Mittermeier, Wilson and Rylands 2013; Purvis et al. 2000; Shanee et al. 2007).

Depuis les premières études de terrain, les scientifiques revendiquent la création d'aires protégées englobant la distribution des singes laineux à queue jaune afin de garantir leur survie et celle d'autres animaux également menacés et partageant le même habitat (comme l'ours à lunettes *Tremarctos ornatus* ou le colibri à spatule *Loddigesia mirabilis*) (Graves and O'Neill 1980; Leo Luna 1980; Mittermeier et al. 1977; Mittermeier et al. 1975; Parker and Barkley 1981). En 1987, l'aire protégée de l'*Alto Mayo* est créée ; en 2005, celle de la *Cordillera escalera* ; en 2009, celle de la *Cordillera de Colan* (Shoobridge 2003; SERNANP 2020). Toutefois, la chasse et la déforestation illégales s'observent dans ces zones (par exemple pour l'*Alto Mayo* : Shoobridge 2003). Actuellement, des efforts sont nécessaires pour intensifier la surveillance et la protection de ces aires protégées et pour créer des corridors biologiques. L'établissement d'une aire protégée continue au sein de la distribution du singe laineux à queue jaune est nécessaire (IUCN 2020). En 2007, l'ONG NPC est fondée (Fig. 18) et utilise *Lagothrix flavicauda* comme « espèce parapluie » afin de promouvoir la connaissance et la conservation de cette espèce et des autres espèces partageant son habitat (Shanee and Shanee 2009). Aujourd'hui, ses activités s'étendent dans tout le pays et une ONG homologue a été fondée en Colombie. Les axes développés sont : l'investigation scientifique (étude des écosystèmes, de la faune et de la flore), la protection de zones sauvages, la reforestation d'habitats dégradés, l'accueil et la réhabilitation d'animaux issus du trafic, la lutte contre le trafic d'animaux sauvages, la sensibilisation environnementale, le soutien des initiatives de conservation par les populations locales ([www. neoprimate.org](http://www.neoprimate.org)).



**Figure 18.** Logo actuel de Neotropical Primate Conservation.



### 3 Site, groupe d'étude et méthodes générales

---



## 3.1 Site d'étude

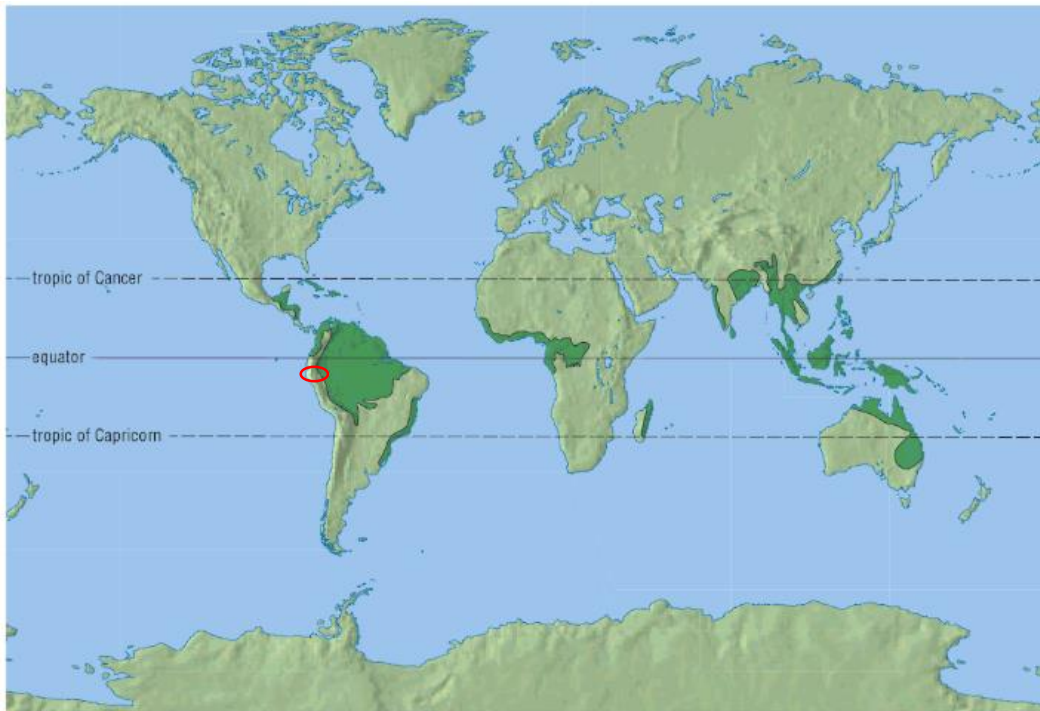
### 3.1.1 Le Pérou

#### 3.1.1.1 Contexte géographique

Le Pérou est le troisième plus grand pays d'Amérique du Sud (après le Brésil et l'Argentine) et est bordé par l'Océan Pacifique à l'ouest, l'Equateur et la Colombie au nord, la Bolivie et le Brésil à l'est et le Chili au sud. Sa capitale est Lima et ses langues officielles sont l'espagnol, le quechua et l'aymara. Le Pérou comprend trois paysages principaux : la côte (*la Costa*) plus ou moins désertique, les Andes (*la Sierra*), zone de haute montagne, et la forêt tropicale humide à l'est des Andes (*la Selva*) (Reynel et al. 2013). Une grande partie de la *selva* s'inclut dans le biome amazonien (WWF, Fig. 19). Avec l'Amazonie, l'Amérique du sud possède la plus grande forêt tropicale au monde et celle qui contient aussi la plus grande diversité d'espèces. On retrouve les forêts tropicales dans la région de l'Equateur, entre le tropique du Capricorne et celui du Cancer (Fig. 20). Elles ne recouvrent que 7% de la surface de la Terre, mais représentent l'habitat d'environ 50% des espèces terrestres (Allaby and Garratt 2006). Environ 57 % des forêts tropicales du monde se trouvent en Amérique du Sud et dans les Caraïbes, 25% en Asie (comprenant la partie australienne) et 18% en Afrique (Allaby and Garratt 2006). Aujourd'hui, ces forêts connaissent un taux de déforestation élevé, dû aux pressions anthropiques d'une population mondiale qui ne cesse d'augmenter. Citons l'agriculture industrielle, l'exploitation forestière et minière, ou encore l'élevage intensif de bétail (Estrada et al. 2017).

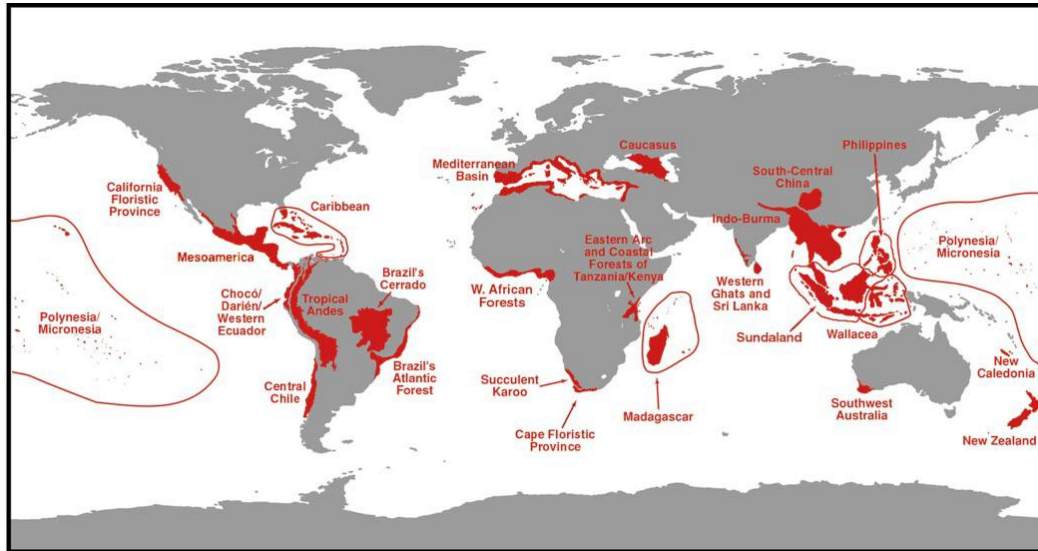


**Figure 19.** Carte illustrant les limites du biome amazonien et du bassin amazonien, © WWF ([www.wwf.panda.org](http://www.wwf.panda.org)). Le Pérou est mis en évidence par un cercle rouge.



**Figure 20.** Carte des forêts tropicales du monde (Allaby and Garratt 2006). Le Pérou est symbolisé par le cercle rouge.

Le Pérou est traversé par la cordillère des Andes. Cette chaîne de montagnes, longue de près de 9000 km, est la plus grande au monde : elle s'étend du nord-ouest du Venezuela à la pointe sud du Chili et de l'Argentine. Le point culminant des Andes est le *Cerro Aconcagua*, en Argentine, avec ses 6962 m d'altitude. Il représente le deuxième point le plus haut sur Terre après le Mont Everest dans la chaîne de montagnes Himalaya. Les Andes offrent un large échantillon d'habitats : selon un gradient altitudinal – des forêts tropicales aux glaciers – et selon un gradient latitudinal – des zones arides et sèches aux zones humides (Graham 2009). La partie des Andes qu'on retrouve au Pérou correspond aux Andes tropicales (Fig. 21). Elles représentent un *hotspot* de biodiversité. Ces régions du monde – on en dénombre 25 – sont caractérisées par une haute richesse spécifique, un haut taux d'endémisme et représentent une priorité pour la conservation de la nature. Les Andes tropicales abritent le plus grand nombre d'espèces de plantes et de vertébrés endémiques au monde (Myers et al. 2000).

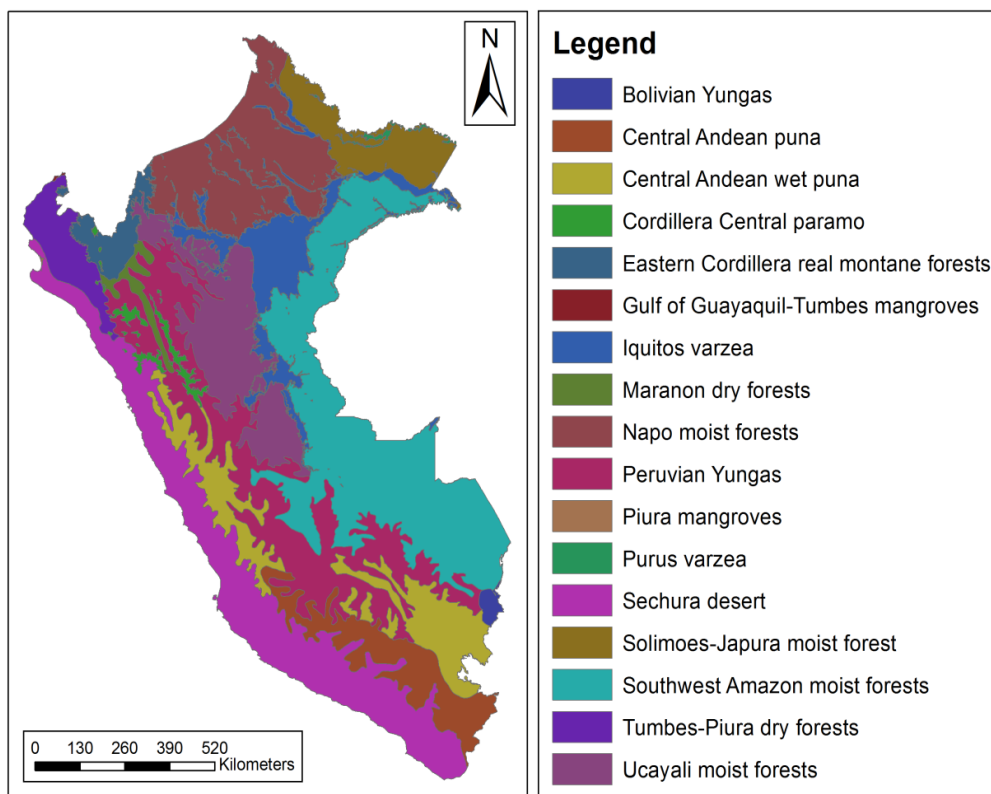


**Figure 21.** Carte mondiale des 25 « hotspots » de biodiversité (Myers et al. 2000).

### 3.1.1.2 Ecosystèmes et conservation de la nature

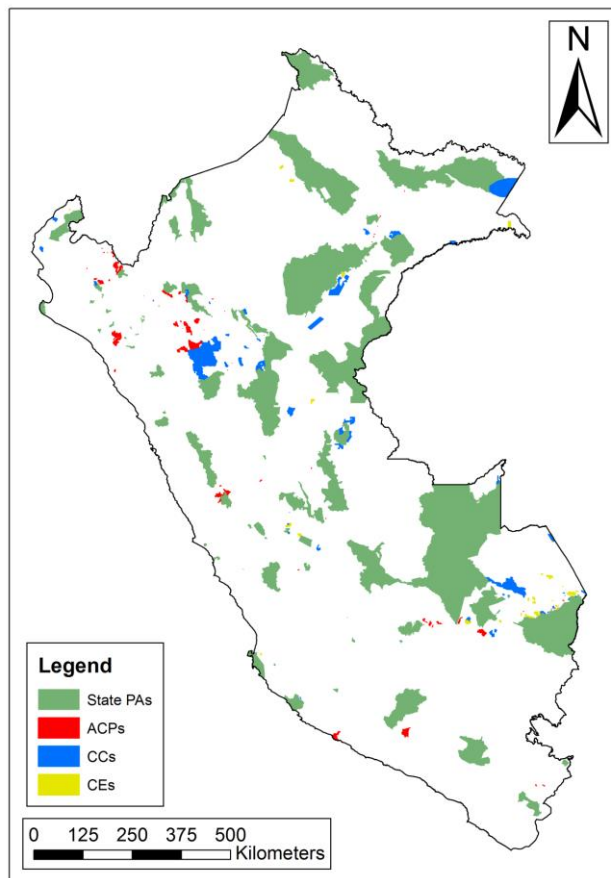
Le Pérou est donc l'un des pays au monde les plus riches en biodiversité – en termes d'espèces de plantes, d'amphibiens, d'oiseaux et de mammifères (Pacheco et al. 2009 ; Schulenberg et al. 2010). Cette richesse est due à la grande diversité des écosystèmes : on compte 19 écorégions différentes (Olson and Dinerstein 1998, Fig. 22). La forêt amazonienne et les forêts de montagne sont les zones qui abritent le plus d'espèces de vertébrés (Pacheco et al. 2009). La région qui nous intéresse particulièrement dans ce travail de doctorat, est celles des Yungas, qui se situe sur le flanc est de la Cordillère des Andes, entre 800 et 3800 m d'altitude. On y trouve, entre 2000 et 3400 m d'altitude, les forêts de montagnes, l'habitat du singe laineux à queue jaune, espèce étudiée dans le cadre de mon doctorat (Reynel et al. 2013).





**Figure 22.** Les principales écorégions du Pérou (Shanee et al. 2017, basé sur Olson and Dinerstein 1998).

Le Pérou réglemente deux types d'aires protégées : gouvernementales et non-gouvernementales (Fig. 23). Les aires protégées gouvernementales sont divisées entre celles gérées par l'état (les parcs nationaux) et celles gérées par la région (les aires régionales de conservation) (Shanee et al. 2014; Shanee et al. 2017). Les aires protégées non-gouvernementales sont créées et gérées par des acteurs locaux. Elles comprennent les aires privées de conservation quand l'initiative concerne un propriétaire terrien, et les concessions forestières quand l'initiative concerne des particuliers n'ayant pas de titres de propriété et des ONGs. Les concessions forestières se distinguent entre les concessions de conservation et les concessions d'écotourisme (Shanee et al. 2014; Shanee et al. 2017). Ces initiatives sont en augmentation (SERNANP 2020). Le premier parc national, le *Parque Nacional de Cutervo*, a été créé en 1961 ; alors que les premières aires protégées non-gouvernementales ont été approuvées en 2001 (SERNANP 2020 ; Shanee et al. 2017).

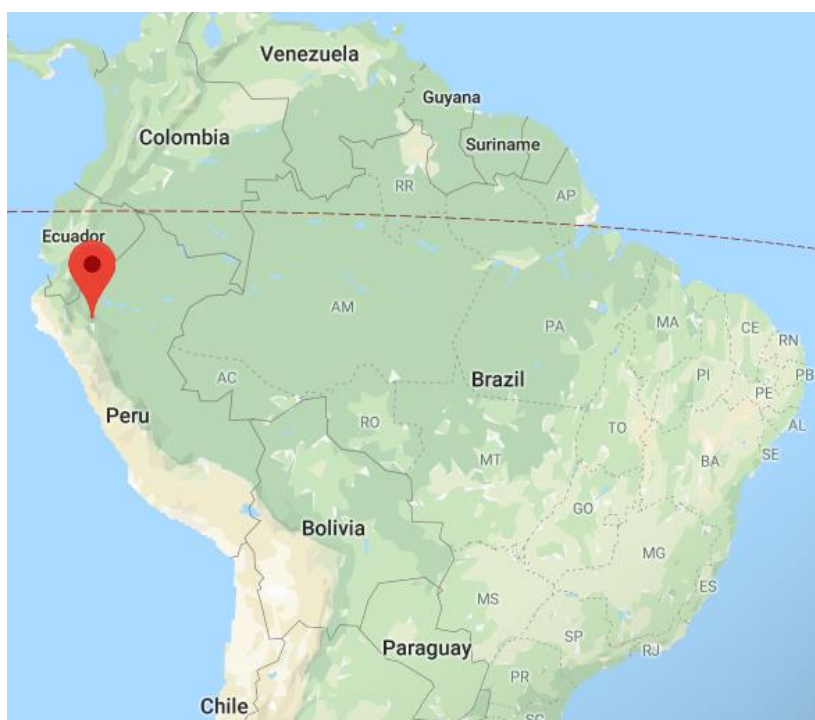


**Figure 23.** Distribution des aires protégées du Pérou, avec en vert les aires protégées gouvernementales, en rouge les aires privées de conservation, en bleu les concessions pour la conservation et en jaune les concessions pour l'éco-tourisme (Shanee et al. 2017).

### 3.1.2 La Esperanza

Les missions de terrain de ce doctorat se sont déroulées à l'ONG Neotropical Primate Conservation, basée au village de La Esperanza (Fig. 24, 25), dans la *Comunidad Campesina de Yambrasbamba*, province de Bongará, département d'Amazonas, nord du Pérou. Cette région est localisée sur les pentes orientales des Andes tropicales. Le site d'étude (S 5°39'11, W 77°54'55) se trouve à trois heures de marche du village de La Esperanza. Il couvre une superficie d'environ 700 hectares et possède un rang altitudinal entre 1800 et 2400 mètres. Les recherches sur ce site ont débuté en 2007 (Shanee and Shanee 2009). Il n'est pas considéré comme une aire protégée pour la conservation de la nature mais constitue néanmoins un corridor naturel entre cinq aires protégées : *Zona Reservada Rio Nieva*, *Santuario Nacional Cordillera Colan*, *Bosque de Proteccion Alto Mayo*, *Area de Conservacion Privada Abra Patricia-Alta Nieva* et *Area de Conservacion Privada Pampa del Burro* (Fig. 26) (Shanee and Shanee 2015).

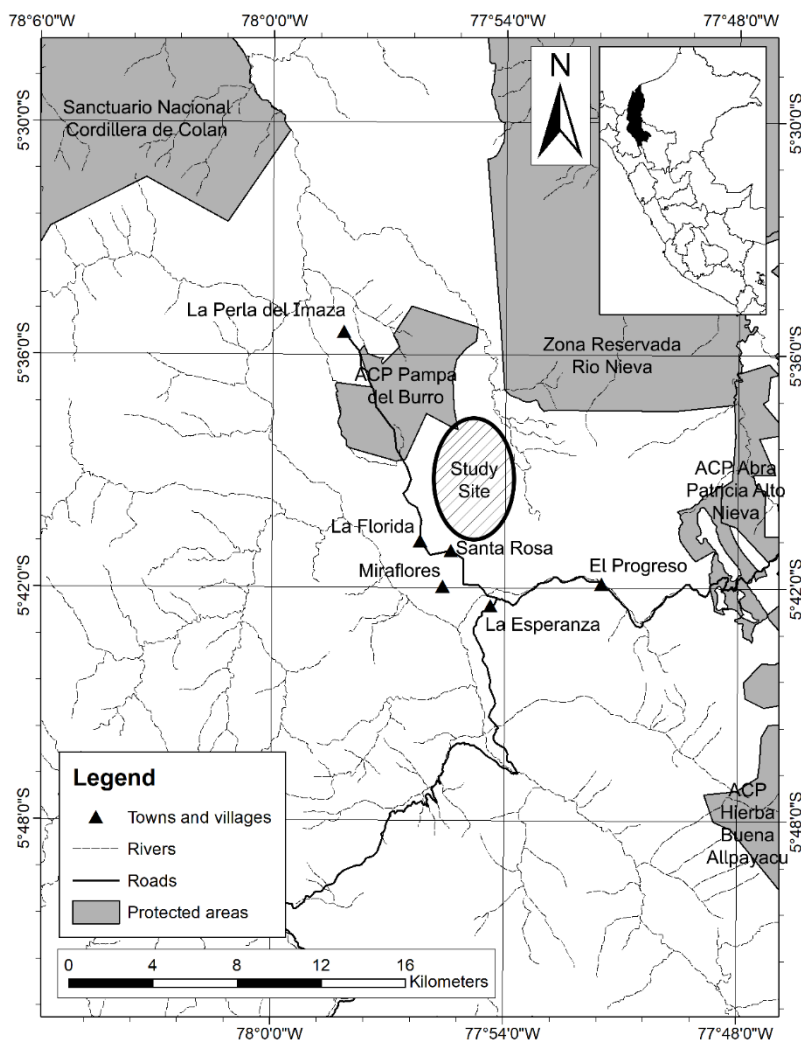




**Figure 24.** Localisation du village de La Esperanza, Pérou, avec l'Equateur (Latitude 0) en ligne pointillée rouge. (Source : Google Map).



**Figure 25.** Vue sur le village de La Esperanza.



**Figure 26.** Localisation du site d'étude, entouré d'aires protégées et des principaux villages.

### 3.1.2.1 Ecosystème et climat

Dans la région d'étude, le climat est marqué par deux saisons : une saison des pluies de novembre à avril et une saison plus sèche, de mai à octobre. Il peut pleuvoir aussi pendant la saison sèche et la pluviosité annuelle moyenne est de 1700 mm. La température est assez stable pendant l'année, environ 14°C ( $\pm 5.7$ ) et l'atmosphère reste très humide (entre 70 et 99%). Toute l'année, le soleil se lève à environ 6h30 et se couche à environ 18h30 (Shanee 2014; Shanee and Shanee 2011a, 2011b).

### 3.1.2.2 Habitat et topographie

Au site d'étude, l'habitat est composé d'une mosaïque de forêts secondaires et primaires, fragmentée par des parcelles agricoles et des prairies appartenant à la communauté. La canopée y atteint une hauteur moyenne de 20-30 m avec des arbres émergeant jusqu'à 35 m, *Ficus spp.* étant le genre

végétal dominant (Shanee 2014). Les épiphytes sont très présentes, dont les orchidées et les broméliacées (Reynel et al. 2013).

### 3.1.2.3 Faune

Ce site est aussi l'habitat de nombreuses espèces animales (Fig. 27, 28). On y trouve l'oiseau emblématique du Pérou, le coq-de-roche péruvien (*Rupicola peruvianus*), des oiseaux de proie tels que l'aigle ; de nombreux colibris, des toucans, des oiseaux nocturnes dont la rare chevêchette nimbée (*Xenoglaux loweryi*), petite chouette endémique de la zone. On y trouve également de grands mammifères tels que l'ours à lunettes andin (*Tremarctos ornatus*), l'unique représentant des Ursidae en Amérique du Sud, le coati (*Nasua nasua*), des félins tels que les pumas (*Felix concolor*), ocelots (*Leopardus pardalis*) et margays ou chat-tigres (*Leopardus wiedii*) (Shanee and Shanee 2018). Bien que ces félins représentent des prédateurs pour le singe laineux à queue jaune, comme les rapaces qui menacent particulièrement la survie des plus jeunes, la plus grande pression de prédation provient de l'homme et des chiens domestiques. D'autres espèces de primates partagent cet habitat : l'endémique singe nocturne andin (*Aotus myconax*), des capucins (*Sapajus* spp.) et des singes araignées (*Ateles chamek*). Les Andes tropicales péruviennes comptent trois espèces endémiques de primates : le singe laineux à queue jaune classé en danger critique d'extinction (CR) ; le singe nocturne andin en danger d'extinction (EN) et le titi du fleuve Mayo (CR) (*Callicebus oenanthe*). Ce dernier se retrouve plus au nord, dans les forêts tropicales de basses altitudes.



**Figure 27.** Photos de a) *Rupicola peruvianus*, b) *Xenoglaux loweryi*, c) *Tremarctos ornatus* et d) *Leopardus wiedii*.



**Figure 28.** Photos de a) *Aotus myconax* et b) *Callicebus oenanthe*.

#### 3.1.2.4 Communauté locale

La communauté locale de *Yambrasbamba*, incluant la population du village de La Esperanza, participe aux projets mis en place par NPC et bénéficie directement des activités du centre de recherche. Certains habitants sont impliqués en tant que guides dans le travail de terrain en forêt et un roulement est assuré afin d'équilibrer les prestations. Il s'agit en général d'agriculteurs/éleveurs qui possèdent des pâtures aux alentours du site d'étude, qui s'orientent très bien dans la forêt et qui connaissent la faune et la flore. Les mules utilisées dans le transport des vivres sont louées aux familles. Les vivres proviennent des différentes petites échoppes de La Esperanza. NPC organise régulièrement des ateliers ludiques pour les enfants dans les écoles environnantes, autour du singe laineux à queue jaune, de son habitat, de l'importance de conserver les forêts. Des après-midis jeux ou cinéma autour du thème de la nature sont organisés au centre les dimanches. Des présentations sont aussi données aux adultes, sur les enjeux de la protection des habitats. Des projets d'écotourisme ont vu le jour. Des réunions sont planifiées pour permettre des échanges entre NPC et la population locale afin de maintenir l'entente. Cette dynamique est cruciale pour intégrer les habitants au projet.

### 3.2 Le groupe d'étude

Le groupe de singes laineux à queue jaune étudié est habitué à la présence de chercheurs. D'autres groupes non habitués habitent la zone mais sont rarement rencontrés. A La Esperanza, on retrouve environ 1.28 groupes/km<sup>2</sup> (Shanee and Shanee 2015). Aucune confrontation entre groupes n'a été observée lors de la durée de cette étude. Le groupe d'étude possède un domaine vital d'environ 121 ha (pour 15 individus) qui peut varier selon la saison (il est plus grand en saison sèche) et le nombre d'individus (Shanee 2014a). Les individus y utilisent les hautes strates arborées pour toutes leurs activités quotidiennes. Ils ont tendance à préférer la plus haute strate pour se nourrir et se reposer, et la strate moyenne pour se déplacer dans la canopée (Shanee 2014).



L'indentification individuelle systématique des singes est impossible, que ce soit par observation directe ou sur les vidéos des caméras traps, à cause de la végétation dense, de la topographie du terrain et des conditions climatiques. Depuis le début du suivi du groupe, en 2007, on utilise les classes d'âge et de sexe pour caractériser chaque individu. Pendant cette étude, la composition et la taille du groupe ont évolué. En 2016, il comptait 24 individus : 4 mâles adultes, 8 femelles adultes, 3 femelles adultes portant un petit dépendant, 4 femelles juvéniles et 2 mâles juvéniles. Fin 2017, il comptait 26 individus, avec 4 femelles adultes portant un bébé dépendant. Les individus n'étant pas reconnaissables, nous utilisons les classes d'âge et de sexe pour les catégoriser (Tableau 5).

**Tableau 5.** Les différentes classes d'âge et de sexe des individus et leur définition (Shanee and Shanee 2011a).

Classes d'âge et de sexe	Définition
Mâle adulte (AM)	Individu de grande taille avec la touffe scrotale jaune entièrement développée
Femelle adulte (AF)	Individu de grande taille avec une petite touffe génitale jaune et un clitoris proéminent
Femelle adulte avec enfant (AFI)	Individu de grande taille avec une petite touffe génitale jaune et un clitoris proéminent et portant un enfant dépendant
Mâle juvénile (JM)	Individu de taille moyenne avec une touffe scrotale sous-développée
Femelle juvénile (JF)	Individu de taille moyenne avec touffe génitale et clitoris sous-développés
Juvénile de sexe indéterminé (JX)	Individu de taille moyenne dont le sexe ne peut être déterminé
Petit (I)	Individu de petite taille et dépendant de sa mère dont le sexe ne peut être déterminé

### 3.3 Méthodologies générales

#### 3.3.1 Calendrier et organisation générale des missions de terrain

J'ai mené quatre missions de terrain entre 2016 et 2018, couvrant 18 mois de collecte de données : de février à août 2016, de novembre 2016 à avril 2017, de juillet à novembre 2017 et de mai à août 2018 (Tableau 6). La première mission de terrain a débuté en janvier 2016 par une phase pilote qui a permis de tester les méthodes. J'ai adapté aux objectifs de recherche le protocole de suivi comportemental établi par Sam Shanee, directeur du centre de recherche, afin d'intégrer mes données à l'étude à long terme de ce groupe de singes. La même méthodologie générale a été appliquée lors de chaque mission afin de pouvoir comparer les données sur la période totale de l'étude et entre les saisons : le suivi comportemental du groupe de singes et l'utilisation des caméras traps. Entre juillet et octobre 2017 (mission 3), à cause d'une blessure aux genoux liée à la topographie du terrain, j'ai sollicité l'aide d'une étudiante en biologie, Marcela del Viento Santoscoy. Elle a suivi une période d'entraînement encadrée par un guide local et a ensuite participé au travail de terrain. En 2018, la mission 4 s'est avérée incertaine suite à une mésentente entre NPC et la communauté locale. Je l'ai organisée en dernière minute dès

l'accord du directeur du centre. Sur place, en mai et juin 2018, Oriana Bhasin (ULB) a participé au travail de terrain en tant que volontaire.

Les sols consommés par les singes et les sols contrôles ont été échantillonnés à trois reprises (2016, 2017, 2018). Les analyses de leur composition chimique ont été effectuées au laboratoire des sols de l'*Universidad Nacional Agraria La Molina*.

Deux sessions d'échantillonnage de matériel végétal ont été menées (2017-2018) avec la collaboration du botaniste Robin Fernandez Hilario de l'*Herbarium* de l'*Universidad Nacional Agraria La Molina* à Lima.

**Tableau 6.** Calendrier des missions de terrain pendant la thèse. Avec, en hachuré, la période de tests de deux caméras traps (sites 3 et 4). En jaune, la saison sèche et en bleu, la saison des pluies.

		Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept	Oct.	Nov.	Déc
2016	Phase pilote												
	Caméras traps												
	Suivi comportemental												
	Analyses sols												
2017	Caméras traps												
	Suivi comportemental												
	Analyses sols												
	Botanique												
2018	Caméras traps												
	Suivi comportemental												
	Analyses sols												
	Botanique												

Entre le 15 juillet 2016 et mon retour sur le terrain le 1<sup>er</sup> novembre 2016, les caméras ont chacune fonctionné jusqu'à épuisement des batteries.

Le travail de terrain s'est déroulé une semaine sur deux, du lundi au samedi – soit 12 jours par mois – en équipe composée d'un chercheur et d'un guide local. Nous avons suivi les singes tous les jours sauf le samedi – soit 10 jours par mois ; sauf en juillet 2016 où nous avons terminé la mission le 15 du mois, assurant une seule semaine de suivi comportemental. J'ai vérifié le fonctionnement des caméras traps et échantillonné les sols en dehors du suivi comportemental (lorsque le groupe est au repos le soir ou lors du chemin d'aller ou de retour au village). En forêt, le refuge se trouve à 3 h de marche du village de La Esperanza (Fig. 29b, c). Une mule transportait les vivres et le matériel nécessaires (Fig. 29a). Sur place, en contrebas, une rivière nous fournissait en eau. Nous ne disposions pas d'électricité. Une journée débutait en général vers 4h30 avec la préparation du feu et des repas du matin et du midi. Nous retrouvions ensuite le groupe de singes où nous l'avions laissé la veille. Il est crucial de savoir où dort le groupe afin de pouvoir le retrouver le lendemain matin. Nous adaptions notre horaire au temps nécessaire pour rejoindre les singes – en générale 1 h - 1 h 30 (entre 30 min et 2 h). La journée se terminait une fois de retour au refuge, vers 19 h. Nous suivions le groupe de singes entre 6h du matin et



18h, c'est-à-dire à partir du moment où le groupe débute ses activités journalières jusqu'au moment où il se repose dans des arbres d'ortoirs pour passer la nuit. Ces deux moments de la journée correspondent plus ou moins au lever et au coucher du soleil.



**Figure 29.** a) La mule transportant les vivres, b) Le refuge, c) L'habitat montagneux.

### 3.3.2 Données météorologiques et données de géo-référenciation

Une station météorologique portable (La Crosse Technology WS1600) a enregistré les données de température ( $^{\circ}\text{C}$ ), de pression (hPa), d'humidité (%) et de pluviométrie (mm) pendant les journées de terrain. Les données s'enregistraient toutes les 3 h (un extrait des données est repris en annexe 7). La géo-référenciation des points suivants est réalisée à l'aide d'un GPS Garmin 62s (erreur  $\leq 10$  m) : les transects utilisés en forêt (repères d'orientation, points pris tous les 100 m), le refuge, le village, les arbres d'alimentation des singes, les sites de géophagie, les points de début et de fin du suivi comportemental, les routes journalières des singes (points relevés toutes les 20 minutes pendant le suivi).

### 3.3.3 Observations comportementales directes et indirectes

J'ai collecté les données comportementales selon la méthode du *focal animal follow* (Altmann 1974) (observations directes), et grâce à des caméras traps localisées aux sites de géophagie (observations indirectes). Au total, 113 événements de géophagie ont été observés : 46 par observation directe et 67 par caméra trap. Pendant toute la durée de cette étude, j'ai effectué 13006 scans, soit 1084 heures de suivi comportemental. Sur les 46 observations directes de géophagie, 11 ont eu lieu au moment d'un scan. La géophagie représentait ainsi 0.09% des données comportementales relevées. Les caméras traps ont fonctionné pendant un nombre total de 2282 jours, soit 27384 heures (en prenant en compte 1 jour = 12 heures d'activités des singes). Les 67 événements que les caméras ont enregistrés ont comptabilisé 1010 secondes de géophagie (= 16,8 minutes), soit 0.001% du temps de fonctionnement des appareils.

Chaque matin, on a sélectionné un individu focal pour le suivre toute la journée – en changeant la classe d'âge et de sexe de l'individu focal pour assurer un échantillonnage non biaisé. Les différentes données que l'on relève toutes les 5 et 20 min sont reprises dans le Tableau 7. Cette prise de données se base sur l'éthogramme utilisé par le centre de recherche, comprenant une modification concernant la géophagie. La géophagie est considérée comme une sous-catégorie de l'activité d'alimentation (Tableau 8). Il est arrivé que le groupe soit momentanément impossible à suivre au cours d'une journée, à cause de contraintes météorologiques et/ou topographiques.

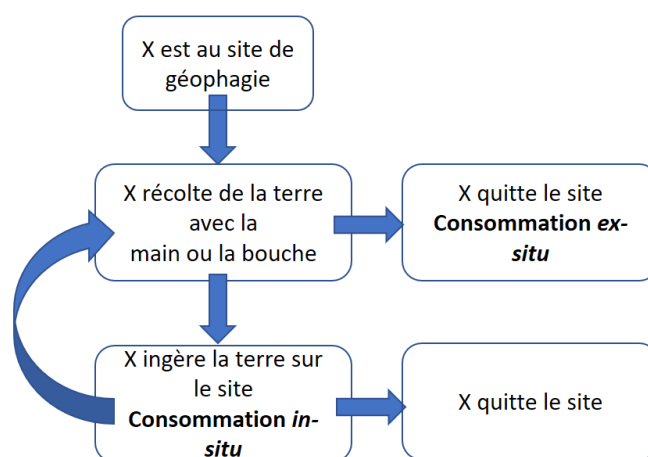
**Tableau 7.** Données prises lors du suivi de l'individu focal, toutes les 5 min et toutes les 20 min, avec AFI : adult female with infant.

Individu Focal (=F)	Données prises chaque 5 min	Méthodes
	Activité et sous-catégorie <ul style="list-style-type: none"> <li>• Si F=AFI, position du petit sur la mère ou activité et sous-catégorie du petit si pas de contact avec sa mère</li> <li>• Si alimentation sur le même arbre à <math>T_0</math> et <math>T_{+1}</math> → marquage : arbre d'alimentation</li> </ul>	Ethogramme (Tableau 8)  Coordonnées GPS – Garmin 62 S Code (e.g., A1508) – papier résistant et clous ; nom commun ; DBH (cm) Hauteur (m) – estimation à l'œil nu
	Strate arborée utilisée	Estimation à l'œil nu : 0 m (au sol) ; $1 \leq 5$ m ; $6 \leq 10$ m ; $11 \leq 15$ m ; $16 \leq 20$ m ; $21 \leq 25$ m ; $26 \leq 30$ m ; $> 30$ m
	Distance (m) entre le focal et les autres individus visibles <ul style="list-style-type: none"> <li>• Si F=AFI, distance entre la mère et son petit</li> </ul>	Estimation à l'œil nu : Entre 1 m et 20 m
Individu Focal (=F)	Données prises chaque 20 min, + à $T_0$ et $T_{final}$	Méthodes
	Coordonnées GPS de la position	GPS Garmin 62S (erreur $\leq 10$ m)

**Tableau 8.** Définition des activités reprises dans l'éthogramme et de leurs sous-catégories.

Les activités et leurs sous-catégories	Définition
<b>Déplacement</b>	Se déplacer d'un point à un autre
Mouvement de déplacement	Se déplacer d'un arbre à un autre
Mouvement stationnaire	Se déplacer à l'intérieur d'un même arbre
<b>Repos</b>	Etre inactif
Repos vigilant	Assis sur une branche et supervisant les alentours
Repos passif	Couché les yeux ouverts
Repos endormi	Couché les yeux fermés
Repos observateur	Assis sur une branche observant le chercheur
<b>S'alimenter</b>	Manipuler, transformer et consommer une ressource alimentaire – préciser l'item : fruits, lobes et pétioles de feuilles, fleurs, bois morts, bambous, serpent, insectes, miel
Géophagie	Etre au sol sur un site de géophagie, de prendre de la terre, de l'ingérer <i>in-situ</i> ou pas
<b>Fourrager</b>	Rechercher de la nourriture pour la consommer: préciser si dans des mousses, des bromélias et autres épiphytes ou dans des troncs morts
<b>Comportements affiliatifs</b>	Comportements positifs renforçant les liens entre deux ou plusieurs individus impliquant le focal
Jeu	Etre activement engagé dans un comportement social répétitif de poursuite et de touché en émettant des vocalisations
Embrassade	Etre en contact avec un autre individu et l'entourer de ses bras
Repos en contact	Etre au repos en contact avec un ou plusieurs autres individus
Allaitement	Femelle adulte assise avec une mamelle dans la bouche de son petit
<b>Comportements agonistes</b>	Comportements de confrontation entre deux ou plusieurs individus impliquant le focal (e.g., agression, fuite)
<b>Comportements sexuels</b>	Adultes engagés dans la copulation ou autres comportements associés
<b>Autre catégorie</b>	
Vocalisations	Emettre des sons de la bouche
Jeu solitaire	Juvéniles jouant avec leur propre queue
Marquage du territoire	Mâle adulte frottant sa poitrine ou ses parties génitales contre un tronc d'arbre
Déféquer	
Uriner	

Le déroulement général de la géophagie du singe laineux à queue jaune est présenté dans la figure 30. Une fois au site, l'individu récolte toujours de la terre. Soit il la consomme au site, *in situ*, soit il l'emporte. Les observations directes ont permis de confirmer la consommation *ex situ* de la terre emportée, sur une branche haute. Les différents termes liés à la géophagie sont repris dans le Tableau 9. Les événements de géophagie issus de l'observation directe sont relevés quel que soit l'individu concerné (X), focal ou non, et quel que soit le moment (*ad libitum*). Il est donc possible que le suivi du focal s'interrompe afin de détailler les observations directes de géophagie. Le tableau 10 reprend les différentes données prises lors d'un événement de géophagie et pendant les instants le précédent (e.g., signes de vigilance éventuels avant de descendre au site) et le suivant (e.g., consommation *ex situ* si l'individu avait emporté de la terre avant de quitter le site).



**Figure 30.** Les différentes options d'action de l'individu (X) une fois sur le site de géophagie.

**Tableau 9.** Définition des termes utilisés pour caractériser la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*.

Termes liés à la géophagie	Définitions
Un événement de géophagie	Un individu à un site de géophagie collectant de la terre, avec consommation <i>in situ</i> ou non
Une collecte de terre	Un individu au site de géophagie prenant de la terre avec la main ou la bouche
Un temps de consommation (« <i>bout</i> »)	Un individu mangeant de la terre : durée de consommation de la poignée de terre
Un signe de vigilance	Un individu immobile, à l'exception de sa tête, examinant les environs avant de descendre au sol et/ou pendant l'événement de géophagie

**Tableau 10.** Les données relevées lors d'une observation directe de géophagie, quel que soit l'individu concerné.

Un événement de géophagie – Données prises :
Heure de début et heure de fin – durée de l'événement (s)
Identité du site ou coordonnées GPS
Classe d'âge/sexes de l'individu
Ordre de succession des individus au site
Interactions éventuelles entre individus
Signe de vigilance avant de descendre au sol et/ou <i>in situ</i>
Main ou bouche utilisée pour collecter la terre
Latéralité manuelle au site
Nombre de <i>bouts</i> de consommation
Durée de consommation de la terre (s) <i>in situ</i> et éventuellement <i>ex situ</i>
L'individu emporte de la terre avant de quitter le site de géophagie, ou non
Chemin emprunté pour accéder au site et pour le quitter

Des caméras traps se déclenchant *via* le mouvement et la chaleur fonctionnaient 24h/24 aux sites de géophagie (Bushnell Aggressor Low-Glow 14MP Trophy Cam HD et Bushnell 8MP Trophy Cam HD). J'ai fixé une seule caméra trap par site de géophagie, à un tronc d'arbre, à une branche basse ou à une liane. Une fois par mois, je changeais les piles des caméras ainsi que les cartes mémoires SD (8 ou 16 GB) et repositionnais convenablement les appareils. Au centre, je transférais les vidéos sur l'ordinateur afin de les trier : celles sans aucun animal, celles avec un animal et celles avec un singe laineux à queue jaune. De ces dernières, j'ai relevé les mêmes données que lors d'une observation directe, excepté les comportements hors du champ de la caméra, avant et après l'événement (i.e., les signes de vigilance avant de descendre au sol et la consommation de terre *ex-situ*) (Tableau 10). Les autres animaux aperçus sur les vidéos sont abordés dans la discussion générale de la thèse (chapitre 7).

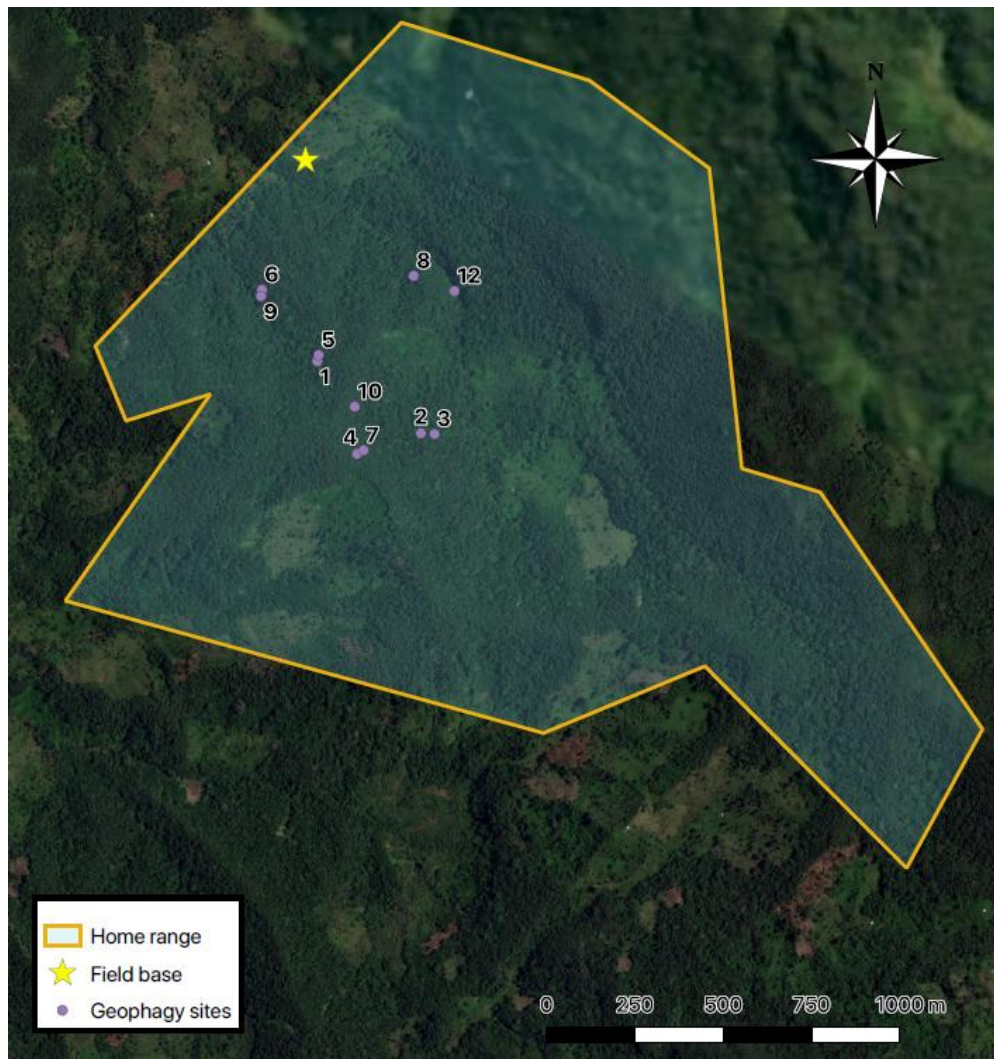
### 3.3.4 Fonctionnement des caméras traps et caractérisation des sites de géophagie

Au total, 17 sites de géophagie ont été recensés (Tableau 11). La carte ci-dessous reprend les principaux sites utilisés (Fig. 31). Certains sites où a été relevée une observation directe de géophagie n'ont pas été surveillés par une caméra trap, la priorité étant mise sur les sites surveillés depuis plus longtemps. En 2016, je disposais de 4 caméras traps et à partir de 2017, de 7 caméras. Le type d'observation relevée par site (directe ou indirecte) est présentée ci-dessous (Tableau 11). En février 2016, l'étude a débuté avec l'installation d'une caméra trap aux sites de géophagie 1 et 4 (Tableaux 11 et 12). Ces sites ont été découverts avant le début de ma thèse, en mai 2015, suite aux deux premières observations de géophagie (Sam Shanee com pers). Ensuite, en avril 2016, nous avons découvert les sites 2 et 3 grâce aux observations directes pendant le suivi comportemental. Ces quatre sites ont été surveillé par caméras traps durant toute l'étude (2016-2018).

**Tableau 11.** Nomenclature des sites de géophagie et nombre d'événements de géophagie par site selon le type d'observation (CT : par caméra trap ; OD : par observation directe). Cases en gris foncé : sites inconnus pendant l'année indiquée. Cases en gris clair : sites non surveillés par caméra trap et sans observation directe.

Sites	2016	2017	2018	Total
	CT / OD	CT / OD	CT / OD	
1	4 / 0	1 / 0	1 / 0	6
2	0 / 1	0 / 0	0 / 0	1
3	28 / 1	10 / 0	X / 0	39
4	5 / 0	0 / 0	5 / 0	10
5	0 / 2	0 / 1	5 / 0	8
6 (16)	0 / 1			1
7 (16)	0 / 1			1
8 (16)	0 / 1			1
9 (17)		0 / 1		1
6 (18)			8 / 2	10
7 (18)			0 / 6	6
8 (18)			0 / 6	6
9 (18)			0 / 4	4
10			0 / 10	10
11			0 / 1	1
12			0 / 6	6
13			0 / 2	2
Total	44	13	56	113











**Figure 31** Carte des principaux sites de géophagie recensés entre 2016 et 2018 au site d'étude de La Esperanza, au sein du domaine vital maximal du groupe de singes – les parties déboisées (en vert clair) ne sont pas accessibles aux individus. Les sites 6, 7, 8, 9, 11 et 12 sont les sites découverts en 2018.

Entre les deux premières missions (c'est-à-dire entre le 15 juillet et le 1<sup>er</sup> novembre 2016), les caméras traps sont restées opérationnelles aux sites de géophagie – elles ont fonctionné jusqu'à épuisement des batteries. Au site 1, la caméra était encore active à mon retour ; au site 3, elle l'a été jusqu'au 13 septembre 2016 ; aux sites 2 et 4 elles se sont arrêtées le 30 juillet 2016 (Tableau 12). Ces journées supplémentaires ont été comptabilisées dans le nombre total de jours de fonctionnement des caméras traps (lesquelles n'ont enregistré aucun événement de géophagie pendant ce temps entre les deux premières missions) (Tableau 12). En février et mars 2017, les caméras traps étaient opérationnelles sur les sites, bien que le suivi comportemental n'ait pas été effectué. En avril 2017, toutes les caméras ont été enlevées afin d'être nettoyées, séchées, et leur état de fonctionnement vérifié. Dans le doute, deux d'entre elles (3 et 4) ont été remplacées à leur site pour une phase de test, en mai et

juin 2017, ce qui a permis de confirmer leur bon fonctionnement. J'ai réinstallé les appareils à leur site pour la mission 3 et, à son terme, je les ai de nouveau enlevées jusqu'à la dernière mission. Aucun problème de stockage ou de batterie n'a été rencontré. Toutefois, en 2018, la caméra du site 3 a complètement cessé de fonctionner. La programmation des caméras traps est précisée dans le tableau 13.

**Tableau 12** Dates et nombre de jours de fonctionnement des caméras traps par site et par année.

Sites de géophagie	2016				2017				2018		Total	
												
	Dates	N jours	Dates	N jours	Dates	N jours	Dates	N jours	Dates	N jours		
1	01/02-30/04; 01/11-31/12	151	01/05-31/10	184	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108	/	1/05-31/07	92	625
2	15-30/04; 01/11-31/12	76	01/05-30/07	91	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	92	457
3	15-30/04; 01/11-31/12	76	01/05-13/09	136	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	0*	410
4	01/02-30/04; 01/11-31/12	151	01/05-30/07	91	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	92	532
5	/	/	/	/	/	/	/	/		1/05-31/07	92	92
6										1/05-31/07	92	92
7										18/05-31/07	74	74
<b>Total</b>		454		502		360		432		534	<b>2282</b>	

\*Perte totale de la caméra.

**Tableau 13** Programmation et dysfonctionnements éventuels des caméras traps (2016-2018), les durées sont exprimées en secondes.

Sites	1	2	3	4	5	6 (18)	7 (18)
Durée vidéo	60 s	60 s	60 s et 15 s entre le 16 et le 26 octobre 2017 (mission 2)	45 s et 60 s entre en 2018 (mission 3)	60 s	60 s	60 s
Intervalle entre vidéos	1 s	1 s	1 s	1 s	1 s	1 s	1 s
Dysfonctionnement	Non	Non	Oui en 2018 : perte totale – pas de données pour la mission 3	Non	Non	Non	Non

Les sites de géophagie sont de petites cavités, entre les racines d'arbres, situées sur de fortes pentes formées par des glissements de terrain localisés. La terre y est à nu, meuble, rouge et presque dépourvue de débris organiques. Au contraire, le sol forestier proche est brun foncé à noir, compact et riche en matières organiques. Différentes mesures et estimations ont été relevées afin de caractériser quantitativement et qualitativement les sites de géophagie (Tableau 14). Les distances ont été mesurées à l'aide d'un mètre ruban. L'arbre utilisé pour accéder au site, et celui surplombant le site ont été échantillonnés et identifiés.

**Tableau 14.** Données relevées pour caractériser les sites de géophagie.

Données prises	Définitions
Largeur du site (cm)	Longueur de l'axe longitudinal de la cavité
Hauteur de site (cm)	Longueur de l'axe transversal de la cavité
Profondeur du site (cm)	Distance entre la moitié de la largeur et le fond de la cavité
Surface d'ouverture de la cavité (cm <sup>2</sup> )	Largeur x hauteur
Catégorie de forme du site	1 : Carrée 2 : 2X plus large que haut 3 : 3X plus large que haut 4 : deux tiers plus large que haut
Distance (cm) d'accès	Distance entre le point d'accès au sol (base de l'arbre) et le site
Degré de densité de la végétation directe	1 : végétation ouverte – n'offre pas une position cachée au singe 2 : végétation ouverte mais les racines épaisses et nombreuses cachent le singe une fois au site de géophagie 3 : la végétation est dense et les racines cachent le singe
Arbre d'accès	Arbre utilisé par les singes pour accéder au site
Arbre surplombant le site	Arbre sous lequel se trouve le site de géophagie, ses racines entourant le site.

### 3.3.5 Analyses de la composition des sols

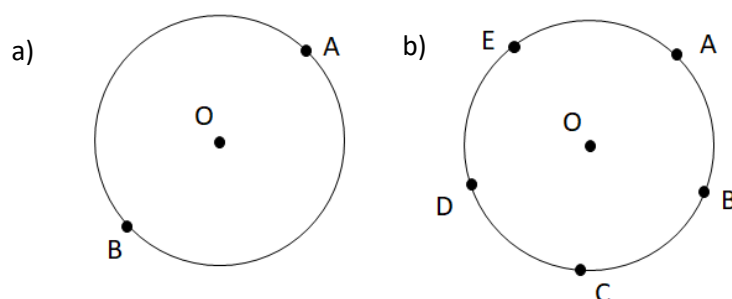
#### 3.3.5.1 L'échantillonnage des sols

L'observation de la géophagie a permis de déterminer l'endroit précis où tous les individus consomment de la terre sur chaque site (i.e., point « A ») et de sélectionner les sols contrôles. Nous avons élaboré un design d'échantillonnage prenant en compte un important critère pour des primates arboricoles : l'accessibilité à la ressource (Fig. 26). En descendant au sol *via* l'arbre d'accès, l'individu se trouve au point « O ». La distance entre « O » et « A » définit le rayon du cercle d'échantillonnage du sol. Le même effort est alors nécessaire pour atteindre « A » (sol consommé) et n'importe quel autre point du cercle (sol forestier). D'un site de géophagie à l'autre, le rayon variait entre 108 et 282 cm (en moyenne  $174 \pm 62$  cm).

Un échantillonnage des sols a été réalisé à chaque site où la géophagie a été observée pour la période donnée de l'échantillonnage : aux sites n°1, 2, 3 et 4 en 2016 ; au site n°1 en 2017 ; et aux sites n°1, 4, 5, 6, 7 et 8 en 2018. Les sites 9, 10, 11 et 12 n'ont pas été échantillonnés car la géophagie s'y est

déroulée lors d'une seule journée. Les sites revisités sur plusieurs journées ont été privilégiés. En 2016, un échantillon de terre consommée « A » et un seul échantillon de terre non consommée à l'opposé de « A » (i.e., point « B », Fig. 32a) ont été collectés. En 2017 et en 2018, un échantillon de terre consommée « A » et quatre échantillons de terre non consommée ont été collectés aux points « B », « C », « D » et « E ». Les cinq points sont équidistants sur le cercle d'échantillonnage (Fig. 32b). La procédure a été modifiée afin d'augmenter le nombre d'échantillons pour avoir un jeu de données plus grand à analyser. Je n'ai pas pris plus d'échantillons de terre consommée car les sites de géophagie étaient très petits. Au total, 43 échantillons de terre ont été analysés (8 en 2016, 5 en 2017 et 30 en 2018).

La terre a été collectée à l'aide de gants, de façon superficielle sur une petite surface et conservée dans des sacs Ziploc hermétiques et dans l'obscurité. Le sol forestier a été échantillonné après avoir enlevé les feuilles mortes et autres débris organiques. Chaque échantillon, d'environ 500 g de terre (masse minimale requise par le laboratoire), était étiqueté (date, heure, site, endroit précis). Les échantillons étaient apportés au laboratoire des sols de l'*Universidad Nacional Agraria La Molina*, à Lima, dans les 4 jours suivant la collecte. Les analyses de texture et de composition chimique y ont été menées.



**Figure 32.** a) Design d'échantillonnage en 2016, et b) en 2017 et 2018. Avec O : le point d'accès au sol (un arbre), A : le sol consommé ; B, C, D et E : points d'échantillonnage du sol forestier. A, B, C, D et E sont des points équidistants sur le cercle.

### 3.3.5.2 Les analyses de sols

Au laboratoire, les analyses sont conduites suivant les méthodes de Chapman, Pratt et Contin (1973). La terre des échantillons est d'abord séchée à l'air ambiant. Chaque échantillon passe ensuite à travers un tamis de 2 mm afin d'éliminer les débris de feuilles et autres éléments organiques. Au début de chaque session d'analyses, des répliques d'un échantillon sont effectués selon le protocole de calibrage des machines. Le tableau 15 reprend les méthodes utilisées pour chaque paramètre analysé.

**Tableau 15** : Analyses réalisées et méthodes suivies.

Paramètre mesuré	Unité	Méthode
Texture (sable, limon, argile)	%	Hydromètre (classification selon le système du Département de l'agriculture des Etats-Unis)
pH		Potentiomètre
Matière organique	%	Méthode de Walkley et Black
Phosphore	ppm	Méthode d'Olsen (extraction avec NaHCO <sub>3</sub> =0.5M, pH 8.5)
Potassium	ppm	Extraction avec de l'acétate d'ammonium (pH=7)
Ions solubles (Ca <sup>2+</sup> , Mg <sup>2+</sup> , K <sup>+</sup> , Na <sup>+</sup> )	meq/100g	Photométrie de flamme et absorption atomique
Fer, cuivre, zinc et manganèse	ppm	Extraction avec la solution d'Hunter (contenant de l'acide éthylène diamine tétra-acétique (EDTA) et du carbonate de sodium), suivie d'une spectrophotométrie d'absorption atomique
Bore	ppm	Extraction à l'eau et quantification à la curcumine

### 3.3.6 Etude botanique

Au total, j'ai recensé 225 arbres d'alimentation différents (arbres impliqués dans au moins 2 scans consécutifs d'alimentation). La session de 2017 visait à identifier les arbres d'alimentation composant 80% du régime alimentaire des singes sur la période de 2016 et 2017, soit 100 arbres. La session de 2018 visait à collecter les arbres d'alimentation composant 80% du régime alimentaire des singes pendant les trois mois de la mission de 2018 soit 29 arbres. Sur ces 129 arbres, 6 faisaient partie des arbres les plus consommés sur toute la durée de l'étude. De ces 123 arbres différents, on en a échantillonné et identifié 50.

Le suivi comportemental ne permettant pas de collecter en même temps du matériel végétal, nous a effectué l'échantillonnage de matériel végétal à d'autres périodes, en deux sessions (novembre 2017 et juillet 2018). On retrouvait les arbres ciblés à l'aide d'un GPS. On a photographié et échantillonné le matériel végétal disponible : rameaux avec feuilles, bourgeons, fleurs, fruits, latex (Fig. 33a). Puis, on les disposait dans du papier journal avant de les mettre sous presse (Fig. 33b). Une tige télescopique permettait d'atteindre les 20 mètres de hauteur. Au refuge, les échantillons étaient compactés en paquets fermés par du ruban adhésif (Fig. 33c), lesquels étaient rassemblés dans des sacs noirs hermétiques en plastique, et imbibés d'alcool. Ces sacs noirs étaient à leur tour fermés, et transportés dans les 4 jours à l'*Herbarium* de Lima afin d'être identifiés. En juillet 2018, nous avons aussi échantillonné, à huit sites de géophagie, l'arbre que les singes utilisaient pour accéder au sol, et l'arbre sous lequel était situé le site.





**Figure 33.** Les différentes étapes de la collecte de matériel végétal : a) photographie de l'échantillon, ici un rameau ; b) mise sous presse de l'échantillon ; c) mise en paquet à l'aide de papier journal des échantillons lorsque leur nombre devient trop conséquent dans la presse, au cours de la journée.

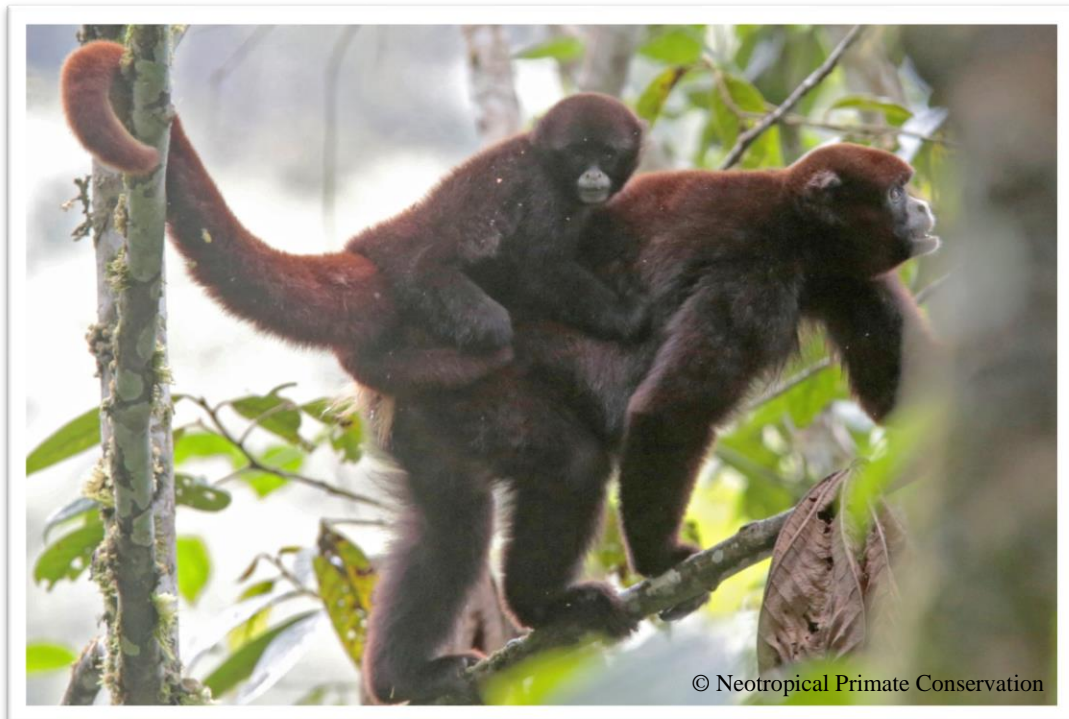
### 3.3.7 Analyses statistiques

Pour analyser les données de ce travail, des tests non-paramétriques ont été réalisés dans R (R Core Team 2016). Le niveau de significativité a été fixé à  $\leq 0.05$ .

Les événements de géophagie sont considérés comme étant des événements indépendants. En général, sur une même journée, des classes d'individus différentes consommaient de la terre. Quand, sur la même journée, on comptabilisait des événements d'individus de la même classe, l'observation précise, directement ou pendant le visionnage des vidéos, a rendu possible une reconnaissance et distinction des individus. Des tests Chi carrés ont été utilisés pour les comparaisons du nombre d'événements entre saisons, entre classes, et pour déterminer les préférences mains/bouche pour collecter de la terre. On a réalisé des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon pour comparer les durées passées aux sites entre adultes et juvéniles, mâles et femelles. Dans l'étude des sols, des tests de Kruskal-Wallis ont été effectués pour comparer la composition de la terre consommée et de la terre contrôle. Pour l'étude du budget d'activités des singes, on a utilisé des tests Chi carrés, après avoir enlevé les scans « hors de vue » (notés lorsque l'animal focal était momentanément perdu, à cause de sa position, de la densité de la végétation ou de la distance entre nous).

## 4 Les modalités comportementales liée à la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*

---



Dans ce chapitre, la géophagie chez le singe laineux à queue jaune est décrite pour la première fois. Elle se déroule en de rares et brefs événements, principalement pendant la saison sèche. Ce chapitre vise également à contextualiser la géophagie dans l'écologie du primate arboricole. On analyse les stratégies employées par les individus pour gérer les risques liés à la terrestrialité qu'implique la géophagie. Par exemple, les individus démontrent une vigilance accrue sur le site de géophagie et consomment souvent de la terre *ex situ*, sur une haute branche. Nos résultats soulignent l'importance de détailler les comportements liés à la géophagie, peu décrits dans la littérature.

Nous présentons aussi nos observations de la géophagie chez les mères et leur petit, suggérant des phases différentes d'apprentissage de ce comportement, et montrant le rôle crucial des femelles dans la transmission de la géophagie, notamment *via* le transfert de terre.

Hormis la géophagie, le suivi comportemental a permis d'observer d'autres comportements rares. Ainsi, nous décrivons pour la première fois une rencontre entre un sous-groupe de *Lagothrix flavicauda* et *Nasua Nasua* (le coati), ainsi que la consommation de Colubridae par *L. flavicauda*. Ces observations font l'objet de deux *short articles* présentés dans les annexes 2 et 3 de cette thèse.

Ce chapitre correspond à :

- **Un article accepté dans l'*International Journal of Primatology***

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Meunier, H. & Vercauteren, M. Geophagy in Wild Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Lagothrix flavicauda*) Is Brief and Rare.

- **Un article en révision dans l'*American Journal of Primatology***

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Vercauteren, M., & Meunier, H. Observations of geophagy in infant yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*): Clues of social learning through mother-infant food sharing

En **annexes** de cette thèse se trouvent les **deux short articles publiés dans *Neotropical Primates*** :

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Meunier, H., & Vercauteren, M. (2018). Aggressive encounter between *Lagothrix flavicauda* and *Nasua nasua* at El Toro, Amazonas, Peru. *Neotropical Primates*, 24(2), 85-86.

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Meunier, H., & Vercauteren, M. (2018). Observation of snake (Colubridae) predation by yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at El Toro study site, Peru. *Neotropical Primates*, 24(2), 79-82.

#### **4.1 Geophagy in Wild Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Lagothrix flavicauda*) Is Brief and Rare.**

**Authors :**

\*Vinciane Fack<sup>1,2,3</sup>, Sam Shanee<sup>2,4</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>1</sup>, Hélène Meunier<sup>3,5</sup>, Martine Vercauteren<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium

<sup>2</sup> Asociacion Neotropical Primate Conservation Peru, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Peru

<sup>3</sup> Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France

<sup>4</sup> Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom.

<sup>5</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France

**\*Corresponding author:**

Vinciane Fack : vinciane.fack@gmail.com, 0032479686625

#### 4.1.1 Abstract

Many primates intentionally consume earth. This geophagy has probable health benefits, such as mineral supplementation or gastrointestinal tract protection, and is likely to be an important behavior for a species' ecology, health, diet, and conservation. We investigated geophagy in the Critically Endangered yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*). We collected observational data and camera trap records over 2 years at La Esperanza study site, northern Peru. Geophagy was rare, with 67 events recorded during the study. All age/sex classes engaged in geophagy, but adult males spent significantly less time consuming earth *in situ* than adult females did. Geophagy occurred predominantly during the dry season and was a solitary behavior. The forest floor is presumably a high-risk environment for these predominantly arboreal primates and our study animals employed various strategies to minimize predation risk. These included using a single route to access and leave geophagy sites, displaying increased vigilance behaviors before and during geophagy events, and minimizing the time spent on the forest floor (mean:  $15 \pm \text{SD } 9$  seconds). They also maximized the benefits of being on the forest floor by removing earth to consume *ex situ*. These findings provide the first steps in the systemic approach required to understand the role geophagy plays in our study species, whose almost exclusive arboreality, coupled with the increased predation risk associated with terrestriality, suggests that geophagy confers an important benefit.

#### **Key words**

Platyrrhini; Atelidae; Camera trap; Earth consumption; La Esperanza; Peru

### 4.1.2 Introduction

Geophagy is the deliberate ingestion of earth-like materials such as soil, ant or termite mounds, nests (ovenbirds), chalk, and clay (Pebsworth et al. 2019). It has been observed throughout the animal kingdom, in various species of birds and mammals including human and non-human primates (Ayotte et al. 2006; Brightsmith and Muñoz-Najar 2004; Klaus et al. 1998; Krishnamani and Mahaney 2000; Matsubayashi et al. 2007; Young et al. 2011). Its occurrence in such a wide variety of species suggests that it confers an ecological advantage on individuals (Abrahams and Parsons 1996; Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019).

In non-human primates, geophagy has been described for both strepsirrhines and haplorrhines (Blake et al. 2010; Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019). The number of reports of geophagy among primates has increased substantially during the last decade (Adams et al. 2017; Blake et al. 2010, 2011; De Souza et al. 2002; Dib et al. 2001; Dudley et al. 2012; Ferrari et al. 2008; Link, De Luna, et al. 2011; Link, Galvis, et al. 2011; Pebsworth et al. 2019). The latest review counts 287 publications, highlighting geophagy in 136 of the 496 non-human primate species (Pebsworth et al. 2019). Of these, most describe geophagy sites and earth consumption qualitatively. Frequencies are provided in only 6% of publications, age/sex classes dependent frequency of geophagy in 5% and daily and seasonal patterns of geophagy and the duration of events in only 3% (Pebsworth et al. 2019).

Members of all platyrrhine families other than the Aotidae have been observed engaging in geophagy, but most published observations are for the Atelidae. Geophagy is more common at Amazonian sites, where frugivory is predominant (Ferrari et al. 2008). For highly arboreal atelid primates, the forest floor presents increased predation risk from wild felids and snakes, as well as humans and domesticated predators (Campbell et al. 2005; Di Fiore 2002; Heymann and Hartmann 1991; Link, Galvis, et al. 2011). Primates that engage in geophagy employ strategies to minimize this risk, such as increased vigilance while on the forest floor and prior to descending to the ground, forming larger subgroups at geophagy sites, and/or selecting geophagy sites that offer decreased risk (Link et al. 2011). If geophagy increases predation pressure, then the associated risks must be counterbalanced by the potential benefits to individual fitness.

*Lagothrix flavicauda*, one of the largest and rarest neotropical primates, is endemic to the cloud forests of northern and central Peru (Aquino et al. 2016; McHugh et al. 2019; Shanee and Shanee 2011a). These primates are arboreal and have a primarily frugivorous diet (Shanee 2014a; Shanee and Shanee 2011a, 2011b). A study of *L. flavicauda* at our field site showed that fruit made up 46% of the diet, followed by leaves (23%), insects (19%), moss (7%), buds (3%) and flowers (2%) (Shanee 2014a). Leaf consumption increased from 20% in the wet season to 36% in the dry season (Shanee 2014a). We first observed geophagy during behavioral follows of habituated *L. flavicauda* at La Esperanza, in 2014, as



part of long-term research on their behavioral ecology and conservation (Shanee 2014a, 2011; Shanee et al. 2007; Shanee and Shanee 2011b, 2015).

Here, we examine how *Lagothrix flavicauda* individuals manage the trade-offs between risks and benefits related to geophagy. If the monkeys perceive the ground as risky, we predicted that they would increase their vigilance behavior and minimize time spent on the ground, only staying long enough to retrieve and consume soil. To test this, we examined individuals' behavior at the geophagy site and, when possible, prior to their descent to the forest floor. We also analyzed the access and departure routes used at each site, signs of vigilance, intragroup associations, soil retrieval, event duration, differences in geophagy between age/sex classes, spatial and temporal patterns, and frequencies, providing data that are rarely given in the primate geophagy literature.

### 4.1.3 Methods

#### 4.1.3.1 Study site

We collected data at La Esperanza research station (S 5°39'11.60", W 77°54'55.79") in Amazonas department, northern Peru. The site is located on the eastern slopes of the Andes at altitudes between 1800 and 2400 m. Humidity is high year-round (70-99%) with a mean monthly temperature of ~14 °C (Shanee 2014a) and an annual rainfall of ~1,700 mm (Shanee and Shanee 2011a). The sun rises at approximately 06:30 h and sets at approximately 18:30 h. The wet season lasts from November to April with a drier season from May to October, although it can rain at any time of the year (Shanee and Shanee 2011b). The terrain is steep, with high ridges and deep valleys. The habitat is dominated by *Ficus* spp. trees (Shanee 2014a). Canopy height is ~15-25 m with occasional emergent trees up to 35 m (Shanee and Shanee 2011a, 2011b). The field site encompasses ~700 ha of disturbed montane cloud forest, bounded to the east, west and south by pastures and agricultural lands with intermittent remnant forest fragments. To the north, lower elevation forests are continuous to the Rio Marañón, ~100 km (Shanee 2014a; Shanee and Shanee 2011b).

#### 4.1.3.2 Study group

We collected data on one habituated group of *Lagothrix flavicauda*, studied continuously since 2007 (Shanee 2014a; Shanee and Shanee 2015; Shanee et al. 2007). *Lagothrix flavicauda* are diurnal and highly arboreal, live in multi-male multi-female groups and show few social interactions (Shanee 2014b). The mean home range size for this species has been estimated at 147 ha (Shanee 2014a). As animals were not individually recognizable, we classified animals as one of 5 age/sex categories: adult male, adult female, adult female with an infant, juvenile male, juvenile female. The group consisted of 24 individuals: 4 adult males, 8 adult females, 3 adult females with infants, 4 juvenile females and 2 juvenile males. Adult males are larger than females and have a long yellow scrotal tuft (up to 15 cm)

(Mittermeier et al. 1977). Adult females have a prominent clitoris and a smaller genital tuft. Juveniles are smaller than adults and move independently. Infants are carried by the mother. Juveniles and infants do not have yellow fur on their tails (DeLuycker 2007).

#### 4.1.3.3 Data collection

We employed the recommendations for standardizing research on geophagy put forward by Pebsworth et al. (2019) as much as possible. We made field observations in teams of one researcher and one local field assistant. Surveys lasted 12.5 months, spread over three periods: February - July 2016, November 2016 - January 2017, July - October 2017. We conducted behavioral follows for 10 days each month, divided between 5-day field trips carried out every other week, except in July 2016 when we conducted only one field trip. We surveyed four geophagy sites using camera traps throughout the survey period and during two additional months: February and March 2017. We carried out maintenance on all camera traps once a month (changing batteries and/or SD memory cards and adjusting camera position) on the last day of field work, to not interrupt focal follows. Data were available for all months of the year, over two years, allowing us to obtain temporal patterns of geophagy. We used a portable weather station (La Crosse Technology WS1600) at the edge of the forest to collect meteorological data (temperature, humidity, rainfall). We collected rainfall data just outside the forest edge to avoid interference from overhanging trees.

#### 4.1.3.4 Geophagy sites and earth consumption

We inventoried nine geophagy sites during the study period, two of which we knew from previous observations. All sites were located on the forest floor, always on steep slopes formed by landslips. Sites were small cavities between tree roots, where the earth was uncovered and soft, of a reddish color, and almost devoid of leaf litter or other organic material (Fig. 34). Earth at these sites was visibly different to soils in the immediate vicinity, which were compact, black and rich in organic matter.



**Figure 34.** A juvenile female *Lagothrix flavicauda* eating earth at geophagy site 3, La Esperanza, Peru – picture from a camera trap video recorded on the 12<sup>th</sup> May 2016 at 07:46 h.

#### 4.1.3.5 Behavioral data

We collected behavioral data through direct observations during focal animal follows, and from camera trap footage from previously identified, and potential, geophagy sites. We defined a geophagy event as one individual descending to a geophagy site and retrieving earth. When two or more individuals practiced geophagy at the site simultaneously, we counted each event separately. We defined earth retrieval as a single instance of removal of earth using either the hand or the mouth, and a consumption bout as a single instance of biting, masticating and ingesting by one individual eating earth *in situ*. We defined vigilance as a stationary posture, motionless except for scanning movements with the head, prior to descending to the forest floor or during a geophagy event.

For focal follows, we selected a focal animal each morning, changing the age/sex category each day to ensure even sampling between categories. We started data collection when we located the group and finished when the focal animal began resting for the night, when we were unable to continue follows because of topographical and/or meteorological constraints, or when we lost the group (Shanee and Shanee 2011b). We recorded the focal animal activity at 5 minute intervals, and estimated its height above the ground. We divided activities into travelling, resting, feeding, foraging, social, and other activities. We grouped height above ground into seven categories: 1-5; 6-10; 11-15; 16-20; 21-25; 26-30 and > 30 m. We considered geophagy as a subcategory of feeding (e.g., earth, leaf, fruit, petiole, flower consumption) and recorded it whenever we observed it, regardless of whether or not the focal animal was involved.

We used digital camera traps (Bushnell Aggressor Low-Glow 14MP Trophy Cam HD and Bushnell 8MP Trophy Cam HD) triggered by infrared motion and heat sensors to record diurnal and nocturnal

geophagy events. At the start of the study, we placed camera traps at two previously identified geophagy sites. During field work, we placed an additional two camera traps at two newly identified sites (Table 16). We identified these sites either through direct observations of geophagy. We did not survey some geophagy sites in this manner due to the limited number of camera traps available. We gave priority to uninterrupted monitoring of previously identified sites.

We attached camera traps to tree trunks or low branches and synchronized them by date and time. When triggered, cameras recorded for either 60 (sites 1 and 2) or 45 seconds (site 4). The camera at site 3 recorded 60 second videos, except between the 10<sup>th</sup> of July 2017 and the 16<sup>th</sup> of October 2017, when it malfunctioned, and only recorded 15 second videos (Table 16). We set 1 second intervals between videos. Thus, cameras always recorded complete geophagy events, as one event could be recorded on consecutive videos. Camera traps were active continuously and we encountered no storage capacity problems. While testing the cameras, we recorded 10 geophagy events outside the study periods, in May and June 2017. We included these events only in age/sex class analyses. Moreover, the camera trap at site 1 was active continuously between the first two study periods and the camera trap at site 3 was active until the 13<sup>th</sup> September 2016 (Table 16) – without geophagy records.

We collected data from geophagy events, recorded by camera traps or direct observation, including: date, time, location of the site, age/sex class of the individual(s), event duration, earth consumption duration, number of consumption bouts, hand or mouth used to retrieve earth, laterality, age/sex class of any conspecific present, how the animals accessed and left the site, and any *in situ* vigilance behavior. In a small number of video events, we could not identify the sex of an adult because of its position, so we added a sixth age/sex class for camera trap surveys: adult of indeterminate sex. Direct observations allowed us to record vigilance behaviors before descending to the forest floor and behavior immediately after leaving the site. We recorded all temporal measures in seconds.

#### 4.1.3.6 Statistical analysis

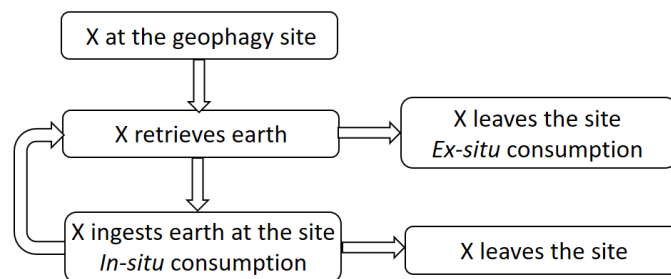
We used non-parametric tests for analyses and conducted all analyses in R (R Core Team 2016). We set the significance level to  $\leq 0.05$ . In most cases, individuals from the same age/sex classes did not perform geophagy on the same day, maintaining independence of events. When more than one individual of the same age/sex class did perform geophagy on the same day, direct observations and analysis of video footage allowed individual recognition. We used Chi-square tests for independence to compare hand or mouth preferences for retrieving earth, and Kruskal-Wallis and Wilcoxon tests to compare the time spent at geophagy sites between adults and juveniles, and between males and females.

#### 4.1.4 Results

*Lagothrix flavicauda* individuals almost never used the lower arboreal stratum (1-5 m: 1.2% of observations), preferring heights at 6-10 m (38.4%) and 11-15 m (44.4%). In 878 hours and 20 minutes over the 12.5 months of focal animal follows (i.e., 10, 540 data points), we directly observed nine geophagy events, totaling 176 seconds. Of these nine events, five occurred during behavioral scans, meaning that 0.047% of behaviors records were geophagy. During the 15 months of camera trap surveys, we recorded geophagy on 25 (1.4%) of 1,748 camera trap days (24 hours). Camera traps recorded 39 videos of 48 geophagy events, totaling 780 seconds (0.001%) of the total 20,976 hours of daytime camera surveys (only taking into account the ~12 h period that *L. flavicauda* is active) (Table 16). The 10 events recorded outside the study period (two in May 2017 and eight in June 2017) totaled an additional 120 seconds.

##### 4.1.4.1 Geophagy sites and earth consumption

Apart from two play bouts involving juveniles, animals only descended to the forest floor during geophagy events. Once at a geophagy site, the individual retrieved earth and consumed it either *in situ* or *ex situ* (Fig. 35). During the study period, monkeys did not evenly visit the sites we surveyed (Table 1). We found significant differences in the number of times sites 1, 3 and 4 were visited (Chi-square test:  $\chi^2 = 46.3$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Site 3, a hidden cavity with a smaller opening than geophagy sites 1 and 4 (Fig. 1), was used most, although we monitored it less than sites 1 and 4 (410 camera days at site 3; 533 at site 1; and 440 at site 4).



**Figure 35:** Flow chart of the possibilities available to an individual at a geophagy site, at La Esperanza, Peru.

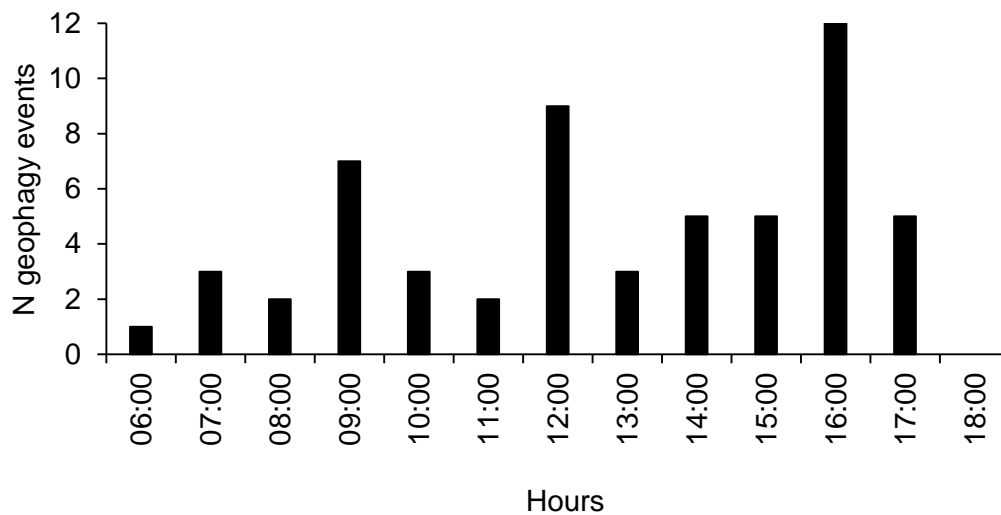
1 **Table 16.** Chronology of observations of *Lagothrix flavicauda* geophagy at La Esperanza, Peru. \* The camera trap at geophagy site 1 functioned continuously between the two  
 2 first study periods, i.e., in August, September and October 2016 – without geophagy records. \*\* The camera trap at geophagy site 3 functioned after the end of the first study  
 3 period, until 13 September – without geophagy records.

Site	Direct observations			Camera traps									Total time per site (s)
	Date	N events	Total time at site (s)	N survey periods	Video duration (s)	Start date	End date	Camera trap days (24 h)	Visit days	% days visited	N events	Total time at site (s)	
1	2015 – S. Shanee pers com			2	60	01-02-16	31-03-17*	425	3	0.71	5	107	<b>107</b>
					60	10-07-17	26-10-17	108	0	0	0	0	
2	26-04-16	1	21	3	60	15-04-16	30-07-16	106	0	0	0	0	<b>21</b>
					60	01-11-16	31-03-17	151	0	0	0	0	
					60	10-07-17	26-10-17	108	0	0	0	0	
3	13-04-16	1	20	4	60	15-04-16	13-09-16**	151	16	10.6	28	390	<b>629</b>
					60	01-11-16	31-03-17	151	0	0	0	0	
					15	10-07-17	16-10-17	98	3	3.06	8	145	
					60	16-10-17	26-10-17	10	1	10	2	74	
4	2015 – S. Shanee pers com			3	45	01-02-16	30-07-16	181	2	1.1	5	64	<b>64</b>
					45	01-11-16	31-03-17	151	0	0	0	0	
					45	10-07-17	26-10-17	108	0	0	0	0	
5	21-06-16	2	38	/	/	/	/	/	/	/	/	/	<b>79</b>
	20-09-17	1	41										
6	09-06-16	1	16	/	/	/	/	/	/	/	/	/	<b>16</b>
7	28-06-16	1	13	/	/	/	/	/	/	/	/	/	<b>13</b>
8	09-06-16	1	12	/	/	/	/	/	/	/	/	/	<b>12</b>
9	11-07-17	1	15	/	/	/	/	/	/	/	/	/	<b>15</b>
<b>Total</b>		<b>9</b>	<b>176</b>					<b>1748</b>	<b>25</b>	<b>1.43</b>	<b>48</b>	<b>780</b>	<b>956</b>

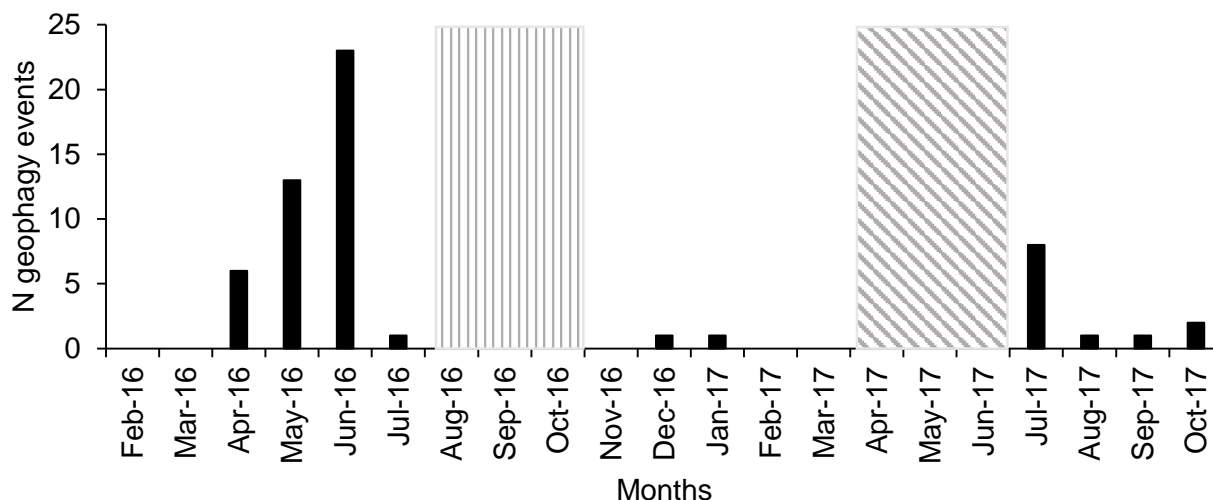


#### 4.1.4.2 Duration and temporal patterns of geophagy

The mean duration of the *in situ* behavior at geophagy sites recorded by camera traps and through direct observation, was brief:  $14.8 \pm \text{SD } 9.1$  s (range: 2-45 s). We observed geophagy only during the daytime, between 06:56 h and 17:20 h, with a higher frequency of events at 09:00-10:00 h (N=7), 12:00-13:00 h (N=9) and 16:00-17:00 h (N=12) (Fig. 36). We observed only two geophagy events between November and March (one in December 2016 and one in January 2017) and none during either February or March (wet season) of either survey year (Fig. 37). We did not observe geophagy when it rained and geophagy was significantly more common during the dry season than in the wet season, with camera traps recording 42 events during the dry season and only six in the wet season (Chi-square test:  $\chi^2 = 27$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). We did not include data from camera trap videos recorded outside the study period in these analyses (N=10).



**Figure 36.** Daily distribution of geophagy by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, based on direct observation (N=9) and camera traps (N=48), 2016-2017.



**Figure 37.** Monthly distribution of geophagy events for *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, based on direct observation (N=9) and camera traps (N=48), 2016-2017. Vertical hatching represents months with two cameras functioning between the first two study periods, but without geophagy events recorded (a camera functioned continuously at geophagy site 1 and until 13 September at geophagy site 3). Diagonal hatching represents months without camera trapping but with a camera testing period (May and June 2017) during which 10 geophagy events were recorded.

#### 4.1.4.3 Behavior before and during geophagy

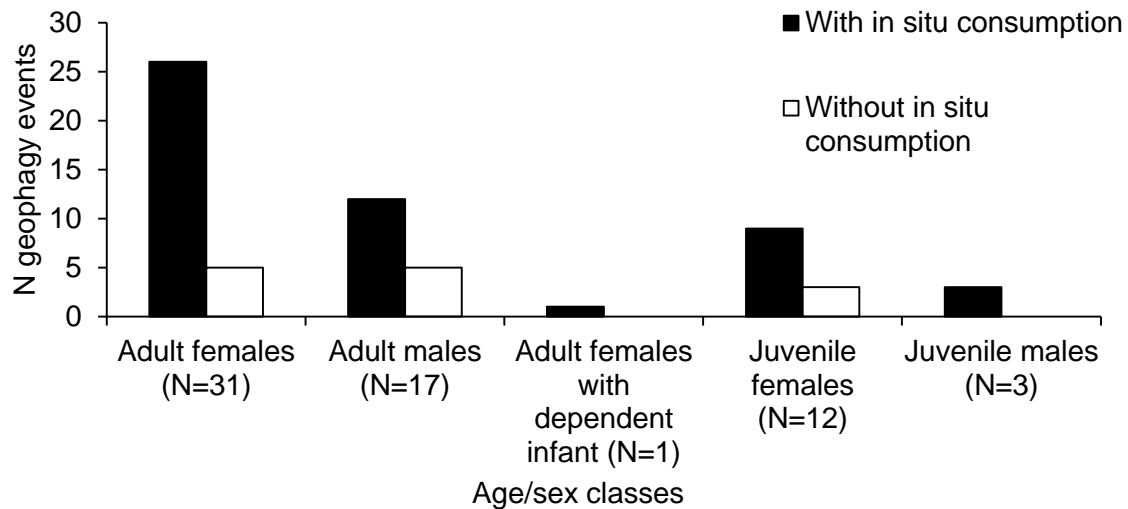
We considered all 67 geophagy events for behavioral analyses. Geophagy was a predominantly solitary behavior, and 59 events involved only one animal. We observed pairs engaged in geophagy on four occasions, always involving a juvenile animal, and at the smallest site. We noted physical contact when the two individuals involved in the pair were both juveniles (N = 2), consuming earth side by side, and again when one juvenile tried to touch the other at the site, in a similar fashion to when initiating play behavior. Additionally, on four occasions, we observed one individual immediately following another to a geophagy site, and once three individuals visited the site successively, with only one animal at a time at the site. In one case, when a juvenile at the site became aware of an adult male's presence (i.e., who was walking on a branch at 2 m from the geophagy site), the juvenile immediately left the site. We did not observe other interactions, and never saw agonistic interactions between individuals at the geophagy site.

Individuals accessed the ground using tree trunks. We could distinguish both the access and departure routes from the forest floor in 28 cases. In 22 of these cases (79%), individuals returned to the canopy along the same route used to access the site. Individuals showed vigilance behavior before descending to the forest floor in all our direct observations (N=9). Additionally, we observed vigilance behavior on the forest floor in 30% of camera trap events.

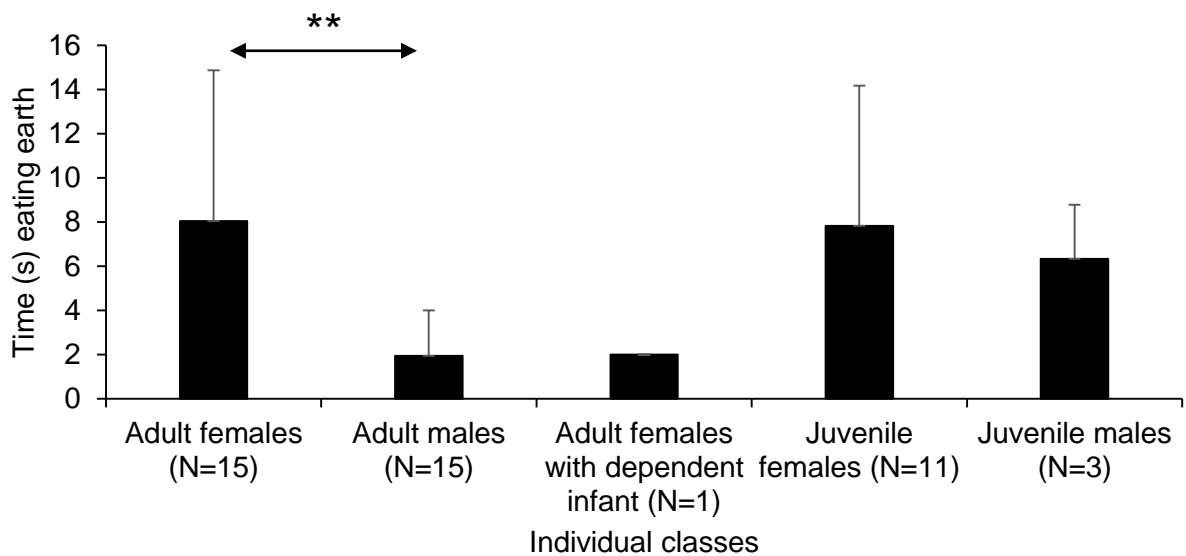
Individuals consumed earth *in situ* (i.e., at the geophagy site) in 78% of events, and also removed earth from the site before leaving in 64% of these events. When individuals descended to the geophagy site without consuming earth *in situ* (22% of events), they always removed earth from the site. When we could observe *ex situ* earth consumption, individuals always consumed it in a nearby tree (N=3). The duration of a geophagy event was significantly shorter when individuals left without consuming earth *in situ* (N=15,  $17.2 \pm \text{SD } 9.4$  s, range: 2-45 s) than when we observed *in situ* consumption (N=52,  $8.1 \pm \text{SD } 6.0$  s, range: 2-31 s; Wilcoxon signed-ranks test:  $Z = 11.69$ ,  $P < 0.001$ ).

#### 4.1.4.4 Age/sex differences

In the following analyses we included data from camera trap videos recorded outside the main study periods, and excluded three records (5%) involving adults of indeterminate sex. All age/sex classes practiced geophagy, and the number of geophagy events did not differ between the sexes (Chi-square test:  $\chi^2 = 0.15$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.713$ ) or between adults and juveniles ( $\chi^2 = 0.96$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.337$ ) (Fig. 38). While males and females did not differ significantly in the time they spent at the site per event (males:  $14.2 \pm \text{SD } 6.7$  s, females:  $15.3 \pm \text{SD } 9.98$  s; Wilcoxon signed-ranks test:  $Z = 465$ ,  $P = 0.728$ ), males spent significantly less time consuming earth *in situ* than females (males:  $2.7 \pm \text{SD } 2.4$  s, females  $7.8 \pm \text{SD } 6.6$  s;  $Z = 496$ ,  $P = 0.021$ ), this was also true when we only considered adults ( $Z = 315$ ,  $P = 0.006$ ) (Fig. 39). Adults and juveniles did not differ significantly in the amount of time spent at a site per event (adults:  $14.1 \pm \text{SD } 7.8$  s, juveniles:  $17.4 \pm \text{SD } 12.0$  s;  $Z = 348$ ,  $P = 0.765$ ) or consuming earth *in situ* (adults:  $5.8 \pm \text{SD } 5.4$  s, juveniles:  $7.5 \pm \text{SD } 5.6$  s;  $Z = 248$ ,  $P = 0.274$ ). Males and females did not differ significantly in the number of bouts per event (Wilcoxon test:  $W = 72$ ,  $P = 0.071$ ). The most common way to consume earth *in situ* was in a single bout, although we observed females consuming earth in two, three, five and six bouts. Juvenile males consumed earth in only one or two bouts, and adult males only ever in one bout.



**Figure 38.** Number of geophagy events by age/sex class in *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2017, showing events with *in situ* consumption of earth (whether *ex situ* consumption occurred or not) and without *in situ* consumption of earth.

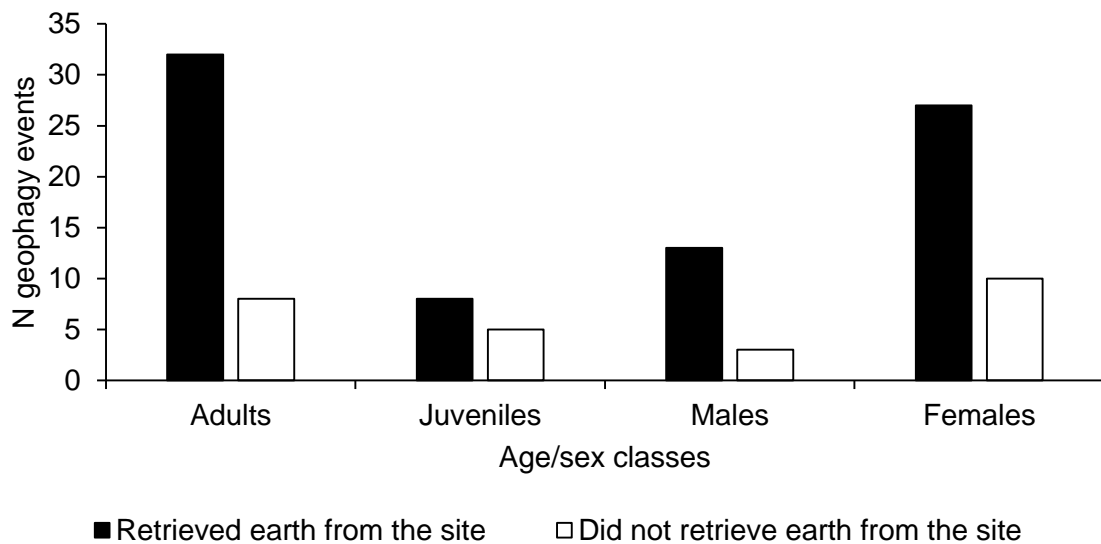


**Figure 39.** Mean ( $\pm$ SD) time spent consuming earth by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2017. \*\*  $P < 0.01$ , based on a Wilcoxon signed-ranks test.

The mode of earth retrieval was age-dependent. Juveniles predominantly used their mouth ( $N = 15$ ; 58%), whilst adults predominantly used their hands ( $N = 54$ ; 89%) (Chi-square test:  $\chi^2 = 18.18$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). We observed individuals manipulating earth before consumption in 16 events (24%); 13 (81%) involving adults and 3 (19%) involving juveniles. In all but one case, individuals did these two consecutive actions with the same hand. The exception was when a juvenile used its right hand to manipulate the earth and then used its mouth to retrieve it. Similarly, individuals predominantly used the same hand for consecutive earth retrievals: adult and juvenile males did so in 100% of events, adult

females in 77% and juvenile females in 78% of events. When using hands, there was no significant difference in the hand used (right = 52%, left = 48%,  $\chi^2 = 0.06$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.831$ ).

Adults left the geophagy site with soil in their hand or mouth more often than they left without carrying soil with them (Fig 7, Chi-square test:  $\chi^2 = 14.4$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ), whereas this was not the case for juveniles ( $\chi^2 = 0.7$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.463$ ). Both males and females retrieved earth before leaving a site more often than they did not (males:  $\chi^2 = 6.25$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.05$ ; females:  $\chi^2 = 7.8$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 40). The removal of earth before leaving the site did not affect the amount of time spent at a geophagy site (Wilcoxon test: Adult:  $Z = 130$ ,  $P = 0.821$ ). Individuals spent  $13.8 \pm SD 9.1$  s at a site when taking earth to consume *ex situ*, and  $16.3 \pm SD 10.4$  s when leaving without taking earth.



**Figure 40.** *Lagothrix flavicauda* geophagy events with or without retrieving earth prior to leaving a geophagy site, at La Esperanza, Peru, 2016-2017.

Vigilance behaviors were unevenly distributed between age/sex classes. Juvenile males were vigilant in all geophagy events ( $N=3$ ); adult females during 14 of 31 events (45%); juvenile females during 4 of 12 events (33%); adult males during 5 of 17 events (29%) and adult females with infants did not show any vigilance ( $N=1$ ). These differences were not significant (excluding adult females with infants, adults vs. juveniles  $\chi^2 = 0.12$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.767$ , females vs. males:  $\chi^2 = 0.02$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.937$ ).

### 4.1.5 Discussion

Our results show that geophagy in *Lagothrix flavicauda* is a rare, but seemingly important, behavior. Our study animals risked descending to the forest floor, almost exclusively for geophagy, spending the vast majority of their time more than 5 m above the ground. Predators of this species found at the study site include pumas (*Felis concolor*), ocelots (*Leopardus pardalis*) and margays (*Leopardus wiedii*) (Shanee and Shanee 2018), but by far the greatest potential predatory pressure at the site comes from humans and domestic dogs. Additionally, the forest floor is a resource-poor stratum for primates in neotropical forests (Di Fiore 2002). This may help explain the low incidence of terrestriality we observed in *L. flavicauda*, as in the majority of neotropical primates (Campbell et al. 2005; Di Fiore 2002). Geophagy appears to be important enough that all age/sex classes risk descending to the ground, suggesting that this behavior is crucial to their fitness. The obvious vigilance, and removal of earth for *ex situ* consumption, reduces risk and increases benefits of exposure to the risks of terrestriality for geophagy.

Geophagy was not observed in *Lagothrix flavicauda* for the first eight years of studies at La Esperanza (S. Shanee pers obs.), probably due to a combination of the rarity of the behavior, the difficult field conditions and the perceived risk involved in individuals that are not fully habituated to researcher presence, as observed in studies of the titi monkeys where study duration (as a proxy measure of habituation) was positively correlated with observations of terrestrial activity (Souza-Alves et al. 2019). It is also difficult to observe such a brief behavior, especially if the focal animal is not involved. Camera traps provide an excellent tool for the study of such elusive behaviors, and geophagy was one of the first applications of this technology (Pebsworth et al. 2012; Pebsworth and LaFleur 2014). The use of camera traps should be considered as a preferred method to study geophagy if sites are revisited by monkeys, as it can record continuous, detailed behavioral data, at many sites simultaneously, with comparatively little effort.

We observed geophagy throughout the day, except after 18:00 h. We recorded more events during the 9:00-10:00, 12:00-13:00 and 16:00-17:00 hour slots. Very few studies have documented daily patterns of geophagy in primates (Pebsworth et al 2019). The reason for temporal differences in geophagy expression is unknown, but some hypotheses have been formulated linking these patterns to predator avoidance, movement of the animals, and/or feeding behavior (Blake et al 2010).

In primate geophagy, the most commonly consumed earth types come from the forest floor and terrestrial or arboreal termitaries (Pebsworth et al. 2019). *Lagothrix flavicauda* consumed earth defined as “base of uprooted trees or under bole of a tree” (Pebsworth et al. 2019, p. 180), a fairly uncommon source for geophagy, representing only 8% of non-human primate geophagy records. It seems that they specifically selected geophagy sites based on some visible characteristics (slope, landslip, soil color,



fallen tree, lianas). Moreover, our study animals preferred certain sites, possibly due to safer access and lower predation risk. Easier access, and the availability of ‘escape’ routes may also play a role in site selection. For instance, *Alouatta seniculus* and *Ateles belzebuth* select geophagy sites according to predation risk in the area (Izawa 1993; Link, Galvis, et al. 2011). Preferred sites may also be richer in clay or other minerals lacking in the animal’s diets. Alternatively, preferred sites may have a ‘better’ location in relation to group travel routes, and the presence of other food resources in the vicinity. However, this seems less likely in the case of site 3, the most preferred site, as there were several other geophagy sites in the immediate vicinity that the monkeys visited much less frequently.

In the case of *Lagothrix flavicauda*, geophagy was a predominantly solitary behavior, unlike in other Atelines – such as *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*, *Ateles hybridus*, *Ateles belzebuth*, *Alouatta seniculus* and *Alouatta belzebul* (De Souza et al. 2002; Dib et al. 2001; Link, De Luna, et al. 2011; Link, Galvis, et al. 2011) where geophagy is practiced in a group. The solitary nature of geophagy in *L. flavicauda* may reflect their overall lower level of sociality, or it could simply be due to the small size of the geophagy sites, limiting access to one individual at a time. The surface areas of two of four sites used by *A. belzebuth* and *A. seniculus* in Colombia were 200 and 400 m<sup>2</sup> (Link, Galvis, et al. 2011), allowing many more individuals to perform geophagy simultaneously.

Geophagy in *Lagothrix flavicauda* was seasonal, almost exclusively observed during the dry season. This suggests that it may not be to treat potential parasitic infections, which are generally more common in the wet season (Huffman et al. 1997). Only three publications have shown increased geophagy during the wet season, when toxin consumption may be lower but potential parasitic infection higher (Dib et al. 2001; Hsu et al. 2001; Setz et al. 1999) and geophagy may act as an antidiarrheal (Knezevich 1998). Eight studies reported increased geophagy during the dry season (Pebsworth et al. 2019). Of these, five were conducted on neotropical primates (Blake et al. 2010; De Souza et al. 2002; Heymann and Hartmann 1991; Müller et al. 1997; Veiga and Ferrari 2007). Together, these findings support the hypothesis that geophagy acts as a form of self-medication against endoparasites (Knezevich 1998). However, seasonality of geophagy may also support the supplementation hypothesis, where earth consumed provides micronutrients absent in usual dietary components, and the protection hypothesis, where earth helps adsorb secondary compounds produced by ingested plants and regulate digestion and gut pH (Eudey 1978; Hladik 1977; Mahaney et al. 1995), if the diet also changes with season.

Individuals from all age/sex classes performed geophagy a similar number of times, although they rarely engaged in this behavior together, suggesting that all animals derived some benefit from geophagy. However, age/sex classes did differ in the amount of time spent eating earth *in situ* and in the number of bouts per event, with adult males spending much less time eating and fewer bouts. This could be related to adult males’ role in group defense, that could not be assured while on the forest floor. As

we did not recognize males individually, oversampling of the alpha male, who may play an important role in group defense (Snyder-Mackler et al. 2012), may have skewed our results.

We observed interesting differences in the mode in which animals retrieved earth. Adults used their hands, whilst younger animals mainly retrieved earth directly with their mouths. The earth at the geophagy sites was very soft, suggesting that this is not because juveniles are too weak to retrieve heavily compacted soil. Adults also removed earth to consume *ex situ* more often than juveniles did. If geophagy is a learned behavior we would expect younger animals to use different, simpler, techniques than older group members, whose technique would improve with experience. Juveniles may also be more naïve than adults about the risks linked to terrestriality. Using the mouth to retrieve earth reduces vigilance at the moment of the retrieval. Conversely, adults could monitor the surroundings whilst retrieving earth with their hands. Juveniles, were also less likely to retrieve earth prior to leaving geophagy sites, thus reducing the benefits of visiting the site. Interestingly, we never observed young animals practicing geophagy together with adult males.

Adults showed no difference in hand use when retrieving earth, although we could not examine individual hand use preference. Individuals generally used the same hand for successive actions. This may be due to individual preference, or to postural constraints related to the size and shape of the sites, with individuals using one hand for support and the other for soil retrieval (Macneilage et al. 1987). For instance, chimpanzee posture while ant-fishing influenced manual laterality (Marchant and McGrew 2007). Nevertheless, retrieving earth might not be a complex enough task to highlight manual laterality in our group. No particular ability or precision is needed to reach food items, which represents a low-level task that cannot reveal hand preference in non-human primates, unlike high level tasks requiring, for instance, precise spatial positioning (Fagot and Vauclair 1991).

Despite growing interest in geophagy in nonhuman primates, very few studies have provided detailed descriptions of geophagy-linked behaviors (Pebsworth et al. 2019). We have taken the first steps in the systemic approach required to build our understanding of the role geophagy plays in non-human primate ecology. For example, we need to examine the relationship between the chemical composition of consumed earth and dietary items and the temporal pattern of geophagy. It is still unclear why *Lagothrix flavicauda* practices geophagy, but their almost exclusive arboreality, coupled with the increased predation risk associated with terrestriality, suggests that geophagy confers an important benefit.

### **Ethical Note**

We used noninvasive, observational, methods in this study, no animals were handled. The research adhered to the legal requirements of Peru. We conducted data collection under permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS.

### **Data Availability**

We will provide behavioral data sets upon reasonable request to the corresponding author.

### **Disclosure of potential conflict of interests**

Funding: This study was funded by the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS), the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature, and Neotropical Primate Conservation. All work was conducted under the Peruvian permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

### **Acknowledgments**

We wish to thank Noga Shaneé, Nestor Allgas and Neotropical Primate Conservation for supporting this study and helping us with research design, as well as local research assistants. We thank the local research assistants and our student assistant Marcela Del Viento Santoscoy. We are also very grateful to Joanna Setchell and two anonymous reviewers for useful comments that helped greatly improve the manuscript.

### **References**

- Abrahams, P. W., & Parsons, J. A. (1996). Geophagy in the Tropics: A Literature Review. *The Geographical Journal*, 162(1), 63. doi:10.2307/3060216
- Adams, D. B., Rehg, J. A., & Watsa, M. (2017). Observations of termitarium geophagy by Rylands' bald-faced saki monkeys (*Pithecia rylandsi*) in Madre de Dios, Peru. *Primates*, 58(3), 449–459. doi:10.1007/s10329-017-0609-8
- Aquino, R., García, G., & Charpentier, E. (2016). Distribution and Current Status of the Peruvian Yellow-tailed Woolly Monkey (*Lagothrix flavicauda*) in Montane Forests of the Region Huanuco, Peru. *Primate Conservation*, 30, 31–37.
- Ayotte, J. B., Parker, K. L., Arocena, J. M., & Gillingham, M. P. (2006). Chemical Composition of Lick Soils: Functions of Soil Ingestion By Four Ungulate Species. *Journal of Mammalogy*, 87(5), 878–888. doi:10.1644/06-MAMM-A-055R1.1
- Blake, J. G., Guerra, J., Mosquera, D., Torres, R., Loïselle, B. A., & Romo, D. (2010). Use of mineral licks by white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) and red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Eastern Ecuador. *International Journal of Primatology*, 31(3), 471–483. doi:10.1007/s10764-010-9407-5
- Blake, J. G., Mosquera, D., Guerra, J., Loïselle, B. A., Romo, D., & Swing, K. (2011). Mineral licks as diversity hotspots in lowland forest of eastern Ecuador. *Diversity*, 3(2), 217–234. doi:10.3390/d3020217
- Brightsmith, D. J., & Muñoz-Najar, R. A. (2004). Avian Geophagy and Soil Characteristics in Southeastern Peru. *Tropical Biology*, 36(4), 534–543.
- Campbell, C. J., Aureli, F., Chapman, C. A., Ramos-Fernandez, G., Matthews, K., Russo, S. E., et al. (2005).

- Terrestrial behaviour of *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1055–1067.  
doi:10.1007/s10764-005-6457-1
- De Souza, L. L., Ferrari, S. F., Da Costa, M. L., & Kern, D. C. (2002). Geophagy as a correlate of folivory in red-handed howler monkeys (*Alouatta belzebul*) from eastern Brazilian Amazonia. *Journal of chemical ecology*, 28(8), 1613–21. doi:10.1023/a:1019928529879
- DeLuycker, A. M. (2007). Notes on the Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*) and Its Status in the Protected Forest of Alto Mayo, Northern Peru. *Primate Conservation*, 22(1), 41–47.  
doi:10.1896/052.022.0102
- Di Fiore, A. (2002). Predator sensitive foraging in ateline primates. *Eat or Be Eaten*.
- Dib, L. R. T., Oliva, A. S., & Strier, K. B. (2001). Geophagy in Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*): First Reports. *Revista de Etologia*, 3(1), 67–73.
- Dudley, R., Kaspari, M., & Yanoviak, S. P. (2012). Lust for salt in the Western Amazon. *Biotropica*, 44(1), 6–9.  
doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00818.x
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109(1), 76–89. doi:10.1037/0033-2909.109.1.76
- Ferrari, S. F., Veiga, L. M., & Urbani, B. (2008). Geophagy in New World monkeys (Platyrrhini): Ecological and geographic patterns. *Folia Primatologica*, 79(5), 402–415. doi:10.1159/000141901
- Heymann, E. W., & Hartmann, G. (1991). Geophagy in moustached tamarins, *Saguinus mystax* (platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *Primates*, 32(4), 533–537.  
doi:10.1007/BF02381945
- Hladik, C. M. (1977). Chimpanzees of Gabon and Chimpanzees of Gombe: some Comparative Data on the Diet. In *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkey and Apes*.  
doi:10.1016/b978-0-12-176850-8.50021-4
- Hsu, M. J., Agoramoorthy, G., & Lin, J. F. (2001). Geophagy amongst Formosan macaques at Mount Longevity, Taiwan. *Folia Primatologica*. doi:10.1159/000052751
- Huffman, M. A., Gotoh, S., Turner, L. A., Hamai, M., & Yoshida, K. (1997). Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains Tanzania. *Primates*, 38(2), 111–125. doi:10.1007/BF02382002
- Izawa, K. (1993). Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *International Journal of Primatology*, 14(2), 229–242.  
doi:10.1007/BF02192633
- Klaus, G., Klaus-hugi, C., & Schmid, B. (1998). Geophagy by Large Mammals at Natural Licks in the Rain Forest of the Dzanga National Park, Central African Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6), 829–839.
- Knezevich, M. (1998). Geophagy as a therapeutic mediator of endoparasitism in a free-ranging group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 44(1), 71–82. doi:10.1002/(SICI)1098-2345(1998)44:1<71::AID-AJP6>3.0.CO;2-U
- Krishnamani, R., & Mahaney, W. C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal behaviour*, 59(5), 899–915. doi:10.1006/anbe.1999.1376
- Link, A., De Luna, A. G., Arango, R., & Diaz, M. C. (2011). Geophagy in brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a lowland tropical rainforest in Colombia. *Folia Primatologica*, 82(1), 25–32.  
doi:10.1159/000326056
- Link, A., Galvis, N., Fleming, E., & Di Fiore, A. (2011). Patterns of mineral lick visitation by spider monkeys and howler monkeys in Amazonia: Are licks perceived as risky areas? *American Journal of Primatology*, 73(4), 386–396. doi:10.1002/ajp.20910
- Macneilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G., & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10(2), 247–263. doi:10.1017/S0140525X00047695
- Mahaney, W. C., Aufreiter, S., & Hancock, R. G. V. (1995). Mountain gorilla geophagy: A possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary changes. *International Journal of Primatology*, 16(3), 475–488. doi:10.1007/BF02735798
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (2007). Ant fishing by wild chimpanzees is not lateralised. *Primates*, 48(1), 22–26. doi:10.1007/s10329-006-0020-3
- Matsubayashi, H., Lagan, P., Majalap, N., Tangah, J., Sukor, J. R. A., & Kitayama, K. (2007). Importance of natural licks for the mammals in Bornean inland tropical rain forests. *Ecological Research*, 22(5), 742–

748. doi:10.1007/s11284-006-0313-4
- Mittermeier, R. A., de Macedo Ruiz, H., & Luscombe, A. (1975). A Woolly Monkey Rediscovered in Peru. *Oryx*, 13(1), 41–46. doi:DOI: 10.1017/S0030605300012990
- Müller, K.-H., Ahl, C., & Hartmann, G. (1997). Geophagy in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*) in Brazil. *Primates*, 38(1), 69–77. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02385923>
- Pebsworth, P. A., Bardi, M., & Huffman, M. A. (2012). Geophagy in chacma baboons: Patterns of soil consumption by age class, sex, and reproductive state. *American Journal of Primatology*, 74(1), 48–57. doi:10.1002/ajp.21008
- Pebsworth, P. A., Huffman, M. A., Lambert, J. E., & Young, S. L. (2019). Geophagy among nonhuman primates: A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(June 2018), 164–194. doi:10.1002/ajpa.23724
- Pebsworth, P. A., & LaFleur, M. (2014). Advancing Primate Research and Conservation Through the Use of Camera Traps: Introduction to the Special Issue. *International Journal of Primatology*, 35(5), 825–840. doi:10.1007/s10764-014-9802-4
- Setz, E. Z. F., Enzweiler, J., Solferini, V. N., Amêndola, M. P., & Berton, R. S. (1999). Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *Journal of Zoology*, 247(1), 91–103. doi:10.1017/S0952836999001090
- Shanee, S. (2011). Distribution Survey and Threat Assessment of the Yellow-tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*; Humboldt 1812), Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(3), 691–707. doi:10.1007/s10764-011-9495-x
- Shanee, S. (2014a). Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In *The Woolly Monkey* (pp. 167-185). Springer, New York, NY. doi:10.1007/978-1-4939-0697-0
- Shanee, S. (2014b). Yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) proximal spacing and forest strata use in La Esperanza, Peru. *Primates*, 55(4), 515–523. doi:10.1007/s10329-014-0430-6
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011a). Population Density Estimates of the Critically Endangered Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(4), 878–888. doi:10.1007/s10764-011-9507-x
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011b). Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contributions to Zoology*, 80(4), 269–277.
- Shanee, S., & Shanee, N. (2015). Measuring success in a community conservation project: Local population increase in a critically endangered primate, the yellow-tailed woolly monkey (*lagothrix flavicauda*) at la esperanza, Northeastern Peru. *Tropical Conservation Science*, 8(1), 169–186. doi:10.1177/194008291500800114
- Shanee, S., & Shanee, N. (2018). Zoology and Ecology Diversity of large mammals in the Marañón-Huallaga landscape, Peru: with notes on rare species Diversity of large mammals in the Marañón-Huallaga landscape, Peru: with notes on rare species. *Zoology and Ecology*, 28(4), 313-328. doi:10.1080/21658005.2018.1516277
- Shanee, S., Shanee, N., & Maldonado, A. M. (2007). Distribution and Conservation Status of the Yellow-Tailed Woolly Monkey Amazonas and San Martín , Peru, 14(December).
- Snyder-Mackler, N., Alberts, S. C., & Bergman, T. J. (2012). Concessions of an alpha male? Cooperative defence and shared reproduction in multi-male primate groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1743), 3788–3795. doi:10.1098/rspb.2012.0842
- Souza-Alves, J. P., Mourthe, I., Hilário, R. R., Bicca-Marques, J. C., Rehg, J., Gestich, C. C., et al. (2019). Terrestrial Behavior in Titi Monkeys (*Callicebus*, *Cheracebus*, and *Plecturocebus*): Potential Correlates, Patterns, and Differences between Genera. *International Journal of Primatology*, 40(4–5), 553–572. doi:10.1007/s10764-019-00105-x
- Veiga, L. M., & Ferrari, S. F. (2007). Geophagy at Termitaria by Bearded Sakis (*Chiropotes satanas*) in Southeastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 69, 816–820. doi:10.1002/ajp
- Young, S. L., Sherman, P. W., & Pelto, G. H. (2011). Why On Earth?: Evaluating Hypotheses About The Physiological Functions Of Human Geophagy. *The Quarterly Review of Biology*, 86(2), 97–120.

## 4.2 Observations of geophagy in infant yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*): Clues of social learning through mother-infant food sharing

### Authors:

\*Vinciane Fack<sup>1,2,3</sup>, Oriana Bhasin<sup>1</sup>, Sam Shanee<sup>2,4</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>1</sup>, Martine Vercauteren<sup>1</sup>, Hélène Meunier<sup>3,5</sup>

<sup>1</sup> Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium

<sup>2</sup> Asociacion Neotropical Primate Conservation Perú, Moyobamba, San Martin, Peru

<sup>3</sup> Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France

<sup>4</sup> Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom

<sup>5</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France

### \*Corresponding author

Vinciane Fack: vinciane.fack@gmail.com ; 0032479686625



#### 4.2.1 Abstract

Young non-human primates have to develop foraging skills to feed independently. They can learn from other group members where to find food and how to process it. In general, primates become familiar with an item by observing older group members interacting with it, and, by extension, consume novel items when older individuals are seen consuming them. Infants can also directly acquire food harvested by their mother or another group member, reducing foraging cost and learning about dietary strategies. Most of the studies on the influence of social learning on foraging and feeding behavior considered nutritionally valuable food items. In this study, we considered geophagy, the voluntary consumption of earth – a presumably non-nutritional item – and its practice by infant yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*). We recently studied geophagy in this highly arboreal primate species endemic to Peru. It is a rare behavior among daily activities, performed at particular geophagy sites located on the forest floor. In this study, we investigated how geophagy emerges in the repertoire of an individual's activities. Geophagy requires specific knowledge and skills. Monkeys have to know that soil is edible, where to find edible earth, when to consume it, how to acquire it and how to maintain safety. We observed geophagy behavior in a wild group of yellow-tailed woolly monkeys, at La Esperanza study site, with a focus on mother-infant pairs. We used focal follows and camera traps located at geophagy sites. Infant *L. flavicauda* showed varying degrees of participation in geophagy: non-participative with possible observation, passive reception of earth from the mother, begging for earth, and direct consumption of earth at a geophagy site, either side by side with the mother, or alone. Our observations may demonstrate stages in a social learning process for geophagy in this species, contributing to our understanding of geophagy as a learned behavior.

#### **Key words**

Soil consumption, Social learning, La Esperanza, Diet, Behavior

### 4.2.2 Introduction

Young animals, including non-human primates, have to develop foraging skills to feed independently. They must know where to find food and how to process it as well as to avoid toxic items (Galef and Giraldeau, 2000). Primates live in social groups and can acquire information from other members. Generally, non-human primates become familiar with an item by observing older group members interacting with it, and, by extension, consume novel items when older individuals are seen consuming them (Rapaport & Brown, 2008; Visalberghi & Fragaszy, 1995). Learning from other, or social learning, imply either imitation, co-feeding, enhancement, teaching (Rapaport & Brown). For example, a study on vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops*) showed that infants who were naïve about some food items, followed their mothers' preferences (Van De Waal, Borgeaud, & Whiten, 2013). Chimpanzee infants have also been seen to observe and imitate their mothers when faced with novel food items (Ueno & Matsuzawa, 2005). In many primate species, infants co-feed with adults, as for example, *Alouatta palliata* (Whitehead 1986), *Cebus capucinus* (O'Malley & Fedigan, 2005), *Leontopithecus rosalia* (Rapaport, 2006), *Macaca fuscata* (Ueno, 2005), *Gorilla beringei* (Nowell & Fletcher, 2006), *Pan troglodytes* (Ueno & Matsuzawa, 2005), *Pongo pygmaeus* (Jaeggi et al., 2008).

Furthermore, infants may acquire food harvested by another individual. In that way, they reduce foraging costs and learn about feeding strategies (Rapaport & Brown, 2008). Food transfer generally occurs from a mother to her infant and can range from tolerate theft to active giving (Feistner & McGrew, 1989; Rapaport, 1999). Two hypotheses lead to explain the food transfer to infants. The nutritional hypothesis argues that it provides nutrients necessary for growth and the informational hypothesis argues that it provides informations about dietary choices and item-processing skills (Jaeggi et al., 2008). Among food transfer mechanisms, food sharing refers to the voluntary transfer of food from a possessor being in physical contact with the resource to a receiver (Feistner & McGrew, 1989; Jaeggi et al., 2010). Food sharing is less common among primates and it has been mainly studied in callitrichids and chimpanzees. In these primates, food sharing is mostly initiated by the infant (Jaeggi et al., 2008; Rapaport and Brown, 2008). It has not been observed in Old World monkeys. In cercopithecines, food transfer remains restricted to the mother's tolerance regarding infant scrounging (Brown et al., 2004; Feistner & McGrew, 1989; Rapaport & Brown, 2008).

These previous studies on the influence of social learning on foraging and feeding behavior considered nutritionally valuable food items (e.g, fruits, leaves, insects), whereas we consider a presumably non-nutritional item (i.e., earth), but which seemingly enhances an individual's fitness (Huffman, 1997). Geophagy is the voluntary ingestion of earth and might serves selfmedicative purposes. Earth is considered as an *unusual bioactive food (UBF)* meaning a rarely consumed resource containing bioactive properties (Masi et al., 2012). Geophagy behavior is rare among daily activities of yellow-tailed woolly monkeys (Fack et al., 2020). These highly arboreal primates descend to the forest

floor almost only to consume earth at specific geophagy sites, located on steep slopes (Fack et al., 2020). We observed that they develop behavioral strategies to minimize the increased predation risk linked to terrestriality, as performing geophagy in very brief events, increasing vigilance, leaving the site with earth to consume it on a branch (Fack et al., in press). We also highlighted interesting differences between adult and juvenile individuals in their geophagy practice leading to the hypothesis of practice improvement through experience (Fack et al., in press). Indeed, geophagy requires specific knowledge and aptitudes. First of all, monkeys have to know that earth is edible. Then they have to know where to find edible earth, when to consume it, how to acquire it, that terrestriality is risky for survival and how to maintain safety.

In this study, we investigated how geophagy emerges in the repertoire of an individual's activities. We observed geophagy behavior in yellow-tailed woolly monkeys, with a focus on mother-infant pairs. As it is a rarely performed behavior, and that earth is not easily accessible neither evenly distributed through the home range, we hypothesize that geophagy is a learned behavior at an early life stage and predict that mother and infant synchronized their earth consumption.

### 4.2.3 Methods

#### 4.2.3.1 Study site and group

The study site is located in Amazonas department in northern Peru, on the eastern slopes of the Andes, near the village of La Esperanza (S 5°39'11.60", W 77°54'55.79"). The area consists of heavily impacted montane cloud forest, and is interspersed by pastures. The area is characterized by steep slopes and lies at elevations between 1,800 and 2,400 m. The dry season lasts from May to October and the wet season from November to April (Shanee, 2014; Shanee & Shanee, 2011b, 2011a). At the start of the study period, the focal group was composed of 26 individuals: four adult males, eight adult females, four adult females with dependent infants, four juvenile females and two juvenile males. In 2018 the group had increased with two births, leaving five adult females with dependent infants. We classed juveniles as individuals approximately half the size of adults and infants as smaller than juveniles. Juveniles are independent while infants are carried by the presumed mother (on either the ventral or dorsal side) or freely locomoting, but in close association with the mother (DeLuycker, 2007).

#### 4.2.3.2 Survey design

This work formed part of a larger study on geophagy in *Lagothrix flavicauda*. We collected behavioral data using focal animal follows (Altmann, 1974), and camera traps placed at geophagy sites. We collected data during four study periods spread over two years: February – July 2016; November 2016 – January 2017; July – October 2017; May – August 2018. In addition to these periods, camera

traps were also operational between February and March 2017. The distribution of our survey periods meant that we did not collect data during the 2018 wet season.

We carried out field surveys for five days, two times each month. Follows started at 06:00 am and lasted until 06:00 pm, and were conducted by one researcher and one trained local guide. Each morning, we selected a focal animal to follow for the day, recording their behavior every five minutes. Focal animals were selected to ensure even sampling between age/sex classes. We recorded geophagy whenever it was observed, whether or not the focal animal was involved. Data collection finished when the focal animal began resting for the night or when topographical or meteorological factors prevented us from continuing (Shanee & Shanee, 2011a). We placed digital camera traps (Bushnell Aggressor Low-Glow 14MP Trophy Cam HD and Bushnell 8MP Trophy Cam HD) at four geophagy sites in 2016 and 2017 (sites 1 - 4); and at seven geophagy sites in 2018 (sites 1 - 7). We recorded each geophagy site location with a Garmin 62s GPS (error  $\leq 10$  m) (Fig.1). At the beginning of each field period, we placed one camera trap at each site, synchronizing time and date.

We defined separate geophagy events as an individual retrieving earth from a geophagy site, whether soil was consumed *in situ* or *ex situ* in nearby trees. We defined retrieval as an individual taking earth either with the hands or directly with the mouth at a geophagy site, and vigilance as an individual motionless, except for scanning movements with its head, examining the surroundings, either prior to descending to the forest floor or during a geophagy event. Data collected on geophagy events (from camera traps and direct observation) included: date, time, site id, age/sex class of the individual(s) involved, event duration, retrieval method, and any signs of vigilance.

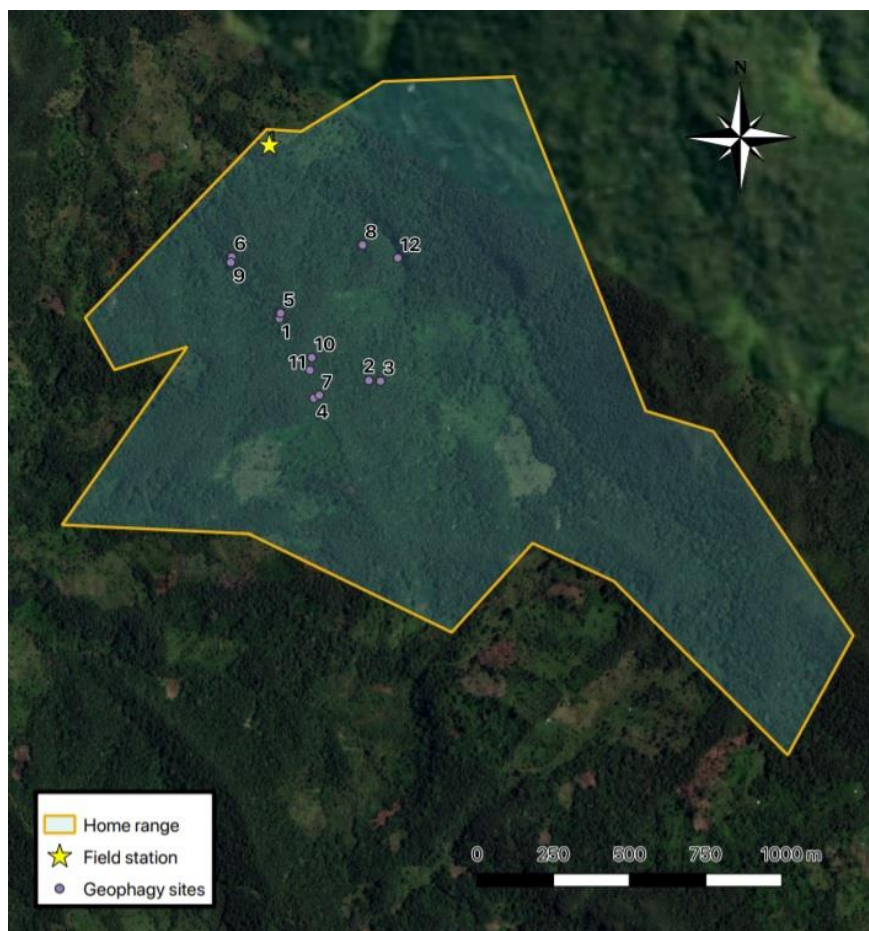
#### 4.2.4 Results

In total, we completed 1,084 hours of focal follows (13,007 data points) and 2,282 effective camera trap days. We observed 46 geophagy events directly, and 67 through camera trap recordings. We recorded ten additional geophagy events by camera traps outside of the study periods, during equipment testing between May and June 2017. In 2018, the camera trap at the geophagy site 3, surveyed since 2016, malfunctioned and was not replaced. During the 2016 and 2017 study periods, camera traps recorded significantly more geophagy events during the dry season ( $N = 42$ ) than during the wet season ( $N = 6$ ) (Chi-square test:  $\chi^2 = 27$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ).

Infants rarely engaged in geophagy. Of the 113 geophagy events recorded during the study, only 13 involved infant animals, all of these occurred during the 2018 dry season (six in May, four in June and three in July). One geophagy event involving an infant occurred outside the main study periods, in May 2017. As the camera trap malfunctioned during this period, we do not know the exact date and time

of this event. Not including this last event, all occurrences of infant geophagy took place between 10:50 am and 1:50 pm.

Events recorded through direct observations occurred at sites 6, 7, 8, 9, 10 and 12, and with camera traps at sites 4, 5 and 6. Camera traps were only placed at sites 6 and 7 after we directly observed this behavior at these sites. Camera traps at sites 1, 2, 3 and 7 did not record any events involving infant *L. flavicauda* (Fig. 41). The only one observation we recorded at site 11 involved an adult male. The following are descriptions of each geophagy event involving an infant, classified according to the level of the infant animals' involvement.



**Figure 41.** Map (QGIS 3.2.3) showing the maximum home range of the group during the study (272.7 ha), and the location of the field station and geophagy sites.

Type I: Non-participative involvement with possible observation

In May 2017, the camera trap at the site 4 recorded an adult female carrying a dependent infant on her belly. The adult retrieved earth with her right hand and passing this to her mouth to ingest, this was

repeated twice. She left the site immediately after, with earth in her mouth and in her right hand. The infant remained inactive during the event and did not consume earth. The event lasted 12 seconds.

On 14<sup>th</sup> May 2018, at 11:40 am, the camera trap at site 6 recorded an adult female carrying a dependent infant on her back. The adult retrieved earth with her right hand, put it in her mouth and started to ingest it. A second retrieval was made in the same way, then a third, with the animal leaving the site with earth in her right hand. The infant remained inactive during the event and did not consume earth. The event lasted 13 seconds (Supporting Information 1).

On 18<sup>th</sup> May 2018, at 1:25 pm, an adult female and infant were observed sitting on a branch, at approximately three meters above the ground, at site 7. The adult female was returning from the site, to the infant's location, with earth in her mouth, but did not share earth with her infant. This observation lasted 12 seconds, we did not observe the female retrieving soil. This infant was involved in two subsequent observations immediately following this, involving begging earth to another adult individual and then descending alone to the geophagy site and eating earth by himself (Type III and Type IV).

On 25<sup>th</sup> July 2018, between 12:12 and 12:13 am, we directly observed three adult females, all with dependent infants on their backs, succeeding each other at geophagy site 10. We could not see clearly how many times they retrieved earth, or with which hand, but they all left the site with earth in one hand. These events lasted 15, 15 and 13 seconds respectively. The infants stayed inactive on their mother's backs. Similarly, on the 27<sup>th</sup> July 2018, at 1:03 pm, we directly observed an adult female with dependent infant at site 12. The event lasted 14 s but we could not see clearly the behaviors involved. We did not observe sharing of earth *ex situ* with an infant in any of these cases.

#### Type II: Passive reception of earth from the mother

On 1<sup>st</sup> May 2018, at 1:50 pm, we directly observed an adult female leaving geophagy site 6. She was consuming earth and had more in her hand. An accompanying infant was sitting alone on the same branch, at approximately four meters above the forest floor. While consuming earth she previously retrieved at the site, she offered the infant some earth she had in her hand, extending her arm towards her infant, looking fixedly at him, but without opening her hand (which contained a large piece of earth). The infant extended his arm to take the earth, then put it in his mouth and ingested it. They then moved to the canopy, the infant on the female's back. The total observation lasted 15 seconds.

#### Type III: Active participation, without soil consumption

On 18<sup>th</sup> May 2018, at 1:26 pm, an adult male, at approximately five meters above the ground, spent several seconds monitoring the surroundings before descending to the forest floor, first stopping at



approximately one meter from the ground, then returning to his higher perch to scan the area again, and finally descending to site 7. The same infant mentioned in Type I, above, was also seen observing this activity. The male retrieved earth and immediately left the site. The infant joined the male, who had returned to his original position, and was now consuming the retrieved earth. Once at the adults' side, the infant held his hand to the male's mouth. The male turned away from the infant and continued to eat the earth. The entire observation lasted 30 seconds.

Type IV: Active participation, with soil consumption

On 4<sup>th</sup> May 2018, at 12:03 pm, the camera trap at site 6 filmed an adult female side by side with her infant. The adult female retrieved earth with her right hand and then moved back, opening access for the infant. The adult female monitored the forest floor and canopy while consuming the soil. She then gently moved the infant so as to retrieve more earth, and then moved to sit on a vine at approximately forty centimeters above the site (head out of view) while the infant retrieved earth, with its mouth, from the site. The infant then reached the mother and climbed on her back, and they left together. This observation lasted 24 seconds (Supporting Information 2).

On 18<sup>th</sup> May 2018, at 1:27 pm, immediately after the Type III observation reported above (where an infant begged an adult male for earth at site 7), the same infant descended alone to the site. The infant spent 30 seconds monitoring the surroundings prior to reaching the site, as had the adult male immediately preceding this. In total, the infant spent 40 seconds at the site, retrieved earth with its mouth and returned to its previous perch, at approximately five meters above the ground, and continued to chew and ingest the earth.

On 13<sup>th</sup> June 2018, at 11:26 am, we directly observed an adult female and an infant eating earth side by side, at site 9. The adult female was gently holding the infant's tail in her left hand while retrieving earth with her right. From our position, we could not see if the adult female was showing any vigilance signs. After 25 seconds at the geophagy site, the female softly pulled the infant's tail and left the site once it had climbed on her back.

On 21<sup>st</sup> June 2018, at 10:50 am, the camera trap at site 5 recorded an adult female and infant approaching the site. Once they arrived, the infant left the mother's back to position himself on her left. Both animals retrieved and consumed earth. While chewing earth, the mother was vigilant, monitoring the forest floor and canopy. During this time the adult was hanging by the tail from a branch. Just before leaving the site, the female pulled the infant's tail to place it on her back. This event lasted 36 seconds (Supporting Information 3).

On 28<sup>th</sup> June 2018, at 11:22 am, at site 8, we directly observed an adult female and infant eating earth side by side. From our position, we were not able to observe the event in detail, but, at the end of

the event, the female pulled the infant's tail to place it on her back and they left the geophagy site. This event lasted 27 s.

#### 4.2.5 Discussion

This study presents the first detailed observations of geophagy in infant *Lagothrix flavicauda* and suggests that geophagy is a learned behavior, mainly from the mother. Geophagy in non-human primate infants is not well documented at all, with some studies excluding infant behaviors from analyses, even when infant animals were observed engaging in geophagy (e.g., Pebsworth, Bardi, & Huffman, 2012; Wakibara et al., 2001). In some studies geophagy was not observed in infants: for instance, Bearded sakis (*Chiropotes satanas*) and Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) (Li et al., 2014; Veiga & Ferrari, 2007). Whereas in others, geophagy in infants was reported, but generally without any accompanying behavioral data. Infant bald-faced sakis (*Pithecia rylandsi*), hybrid and rhesus macaques (*Macaca mulatta*), eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*), and red colobus monkeys (*Procolobus kirkii*) have all been observed consuming different types of soil (Adams, Rehg, & Watsa, 2017; Bolton, Campbell, & Burton, 1998; Knezevich, 1998; Struhsaker, Cooney, & Siex, 1997; Tweheyo et al., 2006). Published observations suggest that infants were imitating their mothers, and that, more generally, geophagy may be learned very early in life (Adams et al., 2017; Bolton et al., 1998; Knezevich, 1998; Struhsaker et al., 1997; Tweheyo et al., 2006).

During our study, geophagy events involving infant *Lagothrix flavicauda* only occurred during the dry season, not surprisingly as this seasonal pattern was the same for adult animals (Fack et al., in press). What was more surprising was that geophagy events involving infants almost solely occurred in 2018. This may be due to demographic changes in the group composition, as we counted more adult females with dependent infants in this year.

Infant *Lagothrix flavicauda* showed varying degrees of participation in geophagy, which may demonstrate stages of a social learning process for geophagy in this species. In our observations, infants were either passive when their mother practiced geophagy, or actively involved in geophagy. Comparisons with other studies are difficult as behavioral data of geophagy in infant primates are, to the best of our knowledge, only available from two previous studies (Struhsaker et al., 1997; Tweheyo et al., 2006).

The infants we observed involved in Type I observations appeared younger (smaller body size, more dependent) than those involved in other Types of geophagy events we observed. These observations may represent the first approach to geophagy for the infant, with the possibility to observe both geophagy site and his mother's practice. Although highly speculative given the paucity of the data, it could be that Type I events represent the first step in the learning process. Interestingly, one event

involved an adult female leaving her infant on a branch and descending alone to the geophagy site, as in the Type II event, but without any earth transfer. The limited range of the camera traps did not allow us to see what happened once the animals were out of sight, but in the five events we were able to observe directly, earth sharing between the mother and infant did not occur *ex situ* either. The singular event might instead involve an almost weaned infant (or the oldest infant recorded), as it is part of a longer observation during which the infant showed different behaviors demonstrating an increasing participation in geophagy. Otherwise, we did not observe infants collecting pieces of earth dropped by another individual, as observed in red colobus infants with charcoal (Struhsaker et al., 1997).

Conversely, in the Type II event, the accompanying adult left her infant perched, while descending to retrieve earth from the geophagy site, presumably as it was older and less dependent. Once back with her infant, she consumed, and spontaneously shared the soil with him, without infant begging behavior (i.e., sign of transfer initiation like extending arm in the mother's direction). In neotropical primates, food sharing is practiced by the mother or another adult individual to an infant (Rapaport, 1999). For instance, infants were observed receiving food from their mother or other group members in wild spider monkeys (*Ateles geoggyi*), titi monkeys (*Callicebus spp.*), owl monkeys (*Aotus spp.*) and capuchins (*Cebus spp.*) (Brown, Almond, & Bergen, 2004). Among apes, food sharing with infants also occurs but is mainly practiced by the mother, as with chimpanzees (McGrew, 1975; Rapaport & Brown, 2008). And, mostly, the infant initiates food sharing instead of the mother, as in wild chimpanzee and orangutan (Jaeggi, Van Noordwijk, & Van Schaik, 2008; Ueno & Matsuzawa, 2004).

We suggest that food sharing by the mother might be explained by the informational hypothesis rather than the nutritional one, earth being a non-nutritional item. Food sharing represents a successful mechanism that catalyzes learning of adult dietary strategies and of the skills needed to process items (Jaeggi et al., 2008; Ueno & Matsuzawa, 2004). Some investigations have found that adults shared food more frequently when it was scarce or difficult to retrieve (Price & Feistner, 1993; Starin, 1978). Earth may be considered a rare and high-risk resource, requiring specific abilities such as terrestriality, manual dexterity, and increased vigilance. Therefore, this passive consumption of soil by infants may represent a further stage in the learning process. However, the only earth sharing we observed may be performed as a medication care of the mother to her infant.

Terrestrial geophagy presents increased predation risks to arboreal primates (Link, Galvis, Fleming, & Di Fiore, 2011). Several feline predators are present at the study site (Shanee & Shanee, 2018), but the presence of humans and domestic dogs pose by far the greatest risk. Our Type II observations provide clues to the cost-benefit trade off in geophagy, with adult animals no longer carrying their infants, but leaving them perched above the ground while descending to retrieve soil. In one case where the adult descended alone, leaving the infant perched, the infant actively observed the

adult's behavior, then, after its solicitation for earth was rejected, retrieved earth by himself. This suggests that sharing of earth might be an intermediary step in the acquisition of geophagy behaviors in this species. Tweheyo et al. (2006) report that an eastern chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) female left her infant perched while descending to retrieve earth from an arboreal termite in a lower stratum. When the adult returned, the infant pointed its hand in the direction of his mother's mouth until she gave him a piece of earth, which he took and ingested (Tweheyo et al., 2006), this is similar to what we observed in the infant's unsuccessful attempt to coax earth from the accompanying male. In both cases, safety from predators may have been the reason the infant was left.

We only observed soil being shared once and by the accompanying adult female. The only begging behavior we observed was when the infant pointed his hand in the direction of an adult male, which refused the request. However, this was an active tentative of practicing geophagy. Similarly, in Type IV events, infants actively participating in geophagy; it would represent the final stages of the learning process.

To our knowledge, this is the first detailed published observation of infant non-human primate soil consumption that distinguishes the degree of involvement of infants in this behavior and as such, contributes to our understanding of geophagy as a socially learned behavior. Although many more observations of these behaviors are needed, our observations provide some clues as to how geophagy may be learned in *Lagothrix flavicauda*. To better understand this rare behavior, observations from a much wider range of situations, infants, and adult/infant pairings are needed. We also recommend that primate behavioral studies, particularly involving rare behaviors, should consider infant participation to better interpret underlying mechanisms/modalities, and roots, of specialized activities, such as geophagy.

### **Declarations**

**Funding:** This study was funded by the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS), the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature, and Neotropical Primate Conservation. All work was conducted under the Peruvian permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS.

**Conflict of Interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

**Availability of data and material:** The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request. Supporting information (Supp\_Info\_1, 2 and 3) are available online.

### Acknowledgement

We wish to thank Noga Shanee, Nestor Allgas and Asociacion Neotropical Primate Conservation Perú for supporting this study and for helping us with research design, and also the local field assistants without whom this study would not have been possible.

### References

- Adams, D. B., Rehg, J. A., & Watsa, M. (2017). Observations of termitarium geophagy by Rylands' bald-faced saki monkeys (*Pithecia rylandsi*) in Madre de Dios, Peru. *Primates*, 58(3), 449–459. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0609-8>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior : Sampling. *Behaviour*, 49(3), 227–267. <https://doi.org/10.1080/14794802.2011.585831>
- Bolton, K. A., Campbell, V. M., & Burton, F. D. (1998). Chemical analysis of soils of Kowloon (Hong Kong) eaten by hybrid macaques. *Journal of Chemical Ecology*, 24(2), 195–205. <https://doi.org/10.1023/A:1022521306597>
- Brown, G. R., Almond, R. E. A., & Bergen, Y. van. (2004). Begging, Stealing, and Offering: Food Transfer in Nonhuman Primates. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 265–295. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(04\)34007-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(04)34007-6)
- DeLuycker, A. M. (2007). Notes on the Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*) and Its Status in the Protected Forest of Alto Mayo, Northern Peru. *Primate Conservation*, 22(1), 41–47. <https://doi.org/10.1896/052.022.0102>
- Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Vercauteren, M., & Meunier, H. (2020). Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: site characterization and soil composition. *Primates*, 1-12.
- Feistner, A. T. C., & McGrew, W. C. (1989). Food-sharing in primates: a critical review. *In Perspectives In*.
- Galef Jr, B. G., & Giraldeau, L. A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour*, 61(1), 3-15.
- Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), 171–200. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-8644\(1997\)25+<171::aid-ajpa7>3.3.co;2-k](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-8644(1997)25+<171::aid-ajpa7>3.3.co;2-k)
- Jaeggi, A. V., Dunkel, L. P., van Noordwijk, M. A., Wich, S. A., Sura, A. A. L., & van Schaik, C. P. (2010). Social learning of diet and foraging skills by wild immature Bornean orangutans: Implications for culture. *American Journal of Primatology*, 72(1), 62–71. <https://doi.org/10.1002/ajp.20752>
- Jaeggi, A. V., Van Noordwijk, M. A., & Van Schaik, C. P. (2008). Begging for information: Mother-offspring food sharing among wild bornean orangutans. *American Journal of Primatology*, 70(6), 533–541. <https://doi.org/10.1002/ajp.20525>
- Knezevich, M. (1998). Geophagy as a therapeutic mediator of endoparasitism in a free-ranging group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 44(1), 71–82. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)44:1<71::AID-AJP6>3.0.CO;2-U](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)44:1<71::AID-AJP6>3.0.CO;2-U)
- Krishnamani, R., & Mahaney, W. C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal Behaviour*, 59(5), 899–915. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1376>
- Li, D., Ren, B., Hu, J., Zhang, Q., Y, Y., Grueter, C. C., ... Li, M. (2014). Geophagy of Yunnan snub-nosed monkeys (*rhinopithecus bieti*) at Xiangguqing in the Baimaxueshan nature reserve, China. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2), 293–299.
- Link, A., Galvis, N., Fleming, E., & Di Fiore, A. (2011). Patterns of mineral lick visitation by spider monkeys and howler monkeys in Amazonia: Are licks perceived as risky areas? *American Journal of Primatology*, 73(4), 386–396. <https://doi.org/10.1002/ajp.20910>
- McGrew, W. C. (1975). Patterns of plant food sharing by wild chimpanzees. *Contemporary Biology*, (January 1975), 304–309.
- Pebsworth, P. A., Bardi, M., & Huffman, M. A. (2012). Geophagy in chacma baboons: Patterns of soil

- consumption by age class, sex, and reproductive state. *American Journal of Primatology*, 74(1), 48–57.  
<https://doi.org/10.1002/ajp.21008>
- Pebsworth, P. A., Huffman, M. A., Lambert, J. E., & Young, S. L. (2019). Geophagy among nonhuman primates: A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(June 2018), 164–194. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23724>
- Price, E. C., & Feistner, A. T. C. (1993). Food sharing in lion tamarins: Tests of three hypotheses. *American Journal of Primatology*, 31(3), 211–221. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350310306>
- Rapaport, L. G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae*, *Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis. *Ethology*, 105(7), 619–636. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.1999.00449.x>
- Rapaport, L. G., & Brown, G. R. (2008). Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: Learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology*, 17(4), 189–201.  
<https://doi.org/10.1002/evan.20180>
- Shanee, S. (2014). Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In *The Woolly Monkey (Pp. 167-185)*. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0697-0>
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011a). Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contributions to Zoology*, 80(4), 269–277.
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011b). Population Density Estimates of the Critically Endangered Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(4), 878–888. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9507-x>
- Shanee, S., & Shanee, N. (2018). Diversity of large mammals in the Marañón-Huallaga landscape, Peru: with notes on rare species. *Zoology and Ecology*, 00(00), 1–16.  
<https://doi.org/10.1080/21658005.2018.1516277>
- Starin, E. D. (1978). Food transfer by wild titi monkeys (*Callicebus torquatus torquatus*). *Folia Primatologica*.  
<https://doi.org/10.1159/000155860>
- Struhsaker, T. T., Cooney, D. O., & Siex, K. S. (1997). Charcoal consumption by Zanzibar red colobus monkeys: Its function and its ecological and demographic consequences. *International Journal of Primatology*, 18(1), 61–72. <https://doi.org/10.1023/A:1026341207045>
- Tweheyo, M., Reynolds, V., Huffman, M. A., Pebsworth, P., Goto, S., Mahaney, W. C., ... Hancock, R. G. V. (2006). Geophagy in Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Primates of Western Uganda*, 135–152. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-33505-6\\_8](https://doi.org/10.1007/978-0-387-33505-6_8)
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45(4), 231–239. <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0085-9>
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2005). Response to novel food in infant chimpanzees: Do infants refer to mothers before ingesting food on their own? *Behavioural Processes*, 68(1), 85–90.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.09.002>
- Van De Waal, E., Borgeaud, C., & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, 340(6131), 483–485. <https://doi.org/10.1126/science.1232769>
- Veiga, L. M., & Ferrari, S. F. (2007). Geophagy at Termitaria by Bearded Sakis (*Chiropotes satanas*) in Southeastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 69, 816–820.  
<https://doi.org/10.1002/ajp>
- Visalberghi, E., & Frigaszy, D. (1995). The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: The role of social context. *Animal Behaviour*, 49(4), 1089–1095. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0137>
- Wakibara, J. V., Huffman, M. a., Wink, M., Reich, S., Aufreiter, S., Hancock, R. G. V., ... Russel, S. (2001). Wakibara\_2001\_The Adaptive Significance of Geophagy.pdf. *International Journal of P*, 22(3), 495–520.
- Young, S. L., Sherman, P. W., & Pelto, G. H. (2011). Why On Earth?: Evaluating Hypotheses About The Physiological Functions Of Human Geophagy. *The Quarterly Review of Biology*, 86(2), 97–120.

#### Supporting information captions



**Supp\_Info\_1** A Type I geophagy event by *Lagothrix flavicauda* at the geophagy site n°6, on 14<sup>th</sup> May 2018, 11:40 am, at La Esperanza, Peru: An adult female carrying her infant, retrieving and ingesting earth. The infant remained passive in her back.

**Supp\_Info\_2** A Type IV geophagy event by *Lagothrix flavicauda* at the geophagy site n°6, on 4<sup>th</sup> May 2018, 12:03 am, at La Esperanza, Peru: An adult female and her infant retrieving and ingesting earth side by side.

**Supp\_Info\_3** A Type IV geophagy event by *Lagothrix flavicauda* at the geophagy site n°5, on 21<sup>th</sup> June 2018, 10:50 am, at La Esperanza, Peru: An adult female and her infant retrieving and ingesting earth side by side.

## 5 Sites et terres de géophagie : Sélection par *Lagothrix flavicauda*

---



Après m'être intéressée aux modalités comportementales de la géophagie, je me suis concentrée, dans le chapitre suivant, sur les facteurs susceptibles d'influencer la sélection des sites et de la terre de géophagie. Pour ce faire, chaque site de géophagie a été caractérisé : dimensions et forme de la cavité, densité de la végétation environnante, identification de l'arbre surplombant le site et de l'arbre d'accès vers le sol et distance à parcourir jusqu'au site. Aux sites, la terre consommée et, à proximité, la terre du sol forestier (terre contrôle) ont été échantillonnées puis analysées au laboratoire des sols de l'*Universidad Nacional Agraria La Molina*, à Lima. La terre ingérée est plus riche en argile que la terre contrôle, et plus pauvre en micronutriments (calcium, magnésium, potassium, etc.). D'une part, les résultats de ce chapitre ne semblent pas soutenir l'hypothèse de supplémentation pour expliquer la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*. D'autre part, ils mettent en évidence le rôle des paramètres « architecturaux » dans le processus de sélection des sites.

Ce chapitre correspond à :

- **Un article publié dans le journal *Primates* :**

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Vercauteren, M., & Meunier, H. (2020). Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: site characterization and soil composition. *Primates*, 1-12.

## **5.1 Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: site characterization and soil composition**

### **Authors :**

\*Vinciane Fack<sup>1,2,3</sup>, Sam Shanee<sup>2,4</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>1</sup>, Martine Vercauteren<sup>1</sup>, Hélène Meunier<sup>3,5</sup>

<sup>1</sup> Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium

<sup>2</sup> Asociacion Neotropical Primate Conservation Peru, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Peru

<sup>3</sup> Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France

<sup>4</sup> Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom.

<sup>5</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France

### **\*Corresponding author**

Vinciane Fack: vinciane.fack@gmail.com ; 0032479686625

### 5.1.1 Abstract

Geophagy is the intentional consumption of soil and has been observed in various animal taxa including human and non-human primates. Among the numerous adaptive hypotheses proposed to explain this behavior, two of them stand out: soil either protects the gastrointestinal tract from secondary plant compounds, parasites and pathogens, and/or supplements micronutrients in the diet. Few studies have characterized the physical and chemical characteristics of soils consumed by non-human primates. Here, we describe the composition of soils consumed by yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) in comparison with soils taken from surrounding areas. We also studied the physical aspects of geophagy sites in terms of accessibility, dimensions and vegetation density. This study took place at the La Esperanza field site, in northern Peru, between 2016 and 2018. We conducted focal follows, placed camera traps at geophagy sites, and sampled soils. In total, we recorded 77 geophagy events. Our results highlight some aspects of soil and site selection in these arboreal primates, who face an increased predation risk when descending to the ground. Animals preferred smaller sites with denser surrounding vegetation. Composition of consumed soils was similar between geophagy sites. Soils were poor in micronutrients, but contained around 20% clay. High clay content, coupled with the fact that geophagy was performed significantly more in the dry season, when leaf consumption is highest, lends support to geophagy as a mechanism for protection of the gastro-intestinal tract in *Lagothrix flavicauda*.

#### **Key words**

Platyrrhini, Atelidae ; Soil consumption ; Camera trap ; Micronutrient analyses ; Clay

### 5.1.2 Introduction

Geophagy is the intentional ingestion of soil and soil like materials (Ferrari et al. 2008; Hladik and Gueguen 1974; Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019; Ta et al. 2018), with soil being a non-nutritional item that may enhance an individual's fitness (Huffman 1997; Krishnamani and Mahaney 2000). Many vertebrate species have been observed eating soil, such as birds, bats, ungulates, and human and non-human primates (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019; Young et al. 2011). The occurrence of geophagy in a large variety of animal taxa highlights its long evolutionary history and its widely hypothesized selective benefits (Abrahams and Parsons 1996; Aufreiter et al. 1997; de Benedictis 1973; Klein et al. 2008; Young et al. 2011).

Humans have a long history of geophagy and it is still practiced in many traditional societies (Aufreiter et al. 1997; de Benedictis 1973; Klein et al. 2008; Young et al. 2011). Geophagy is practiced in human societies for medicinal purposes, as a famine resource, a condiment, during pregnancy, and in religious rituals (Abrahams and Parsons 1996; Hunter and De Keine 1984; Young et al. 2011). In non-human primates, geophagy has been described in 136 of the 497 recognized species, including 39 of 76 genera, in 287 publications (Pebsworth et al. 2019). The two major adaptive hypotheses used to explain geophagy in non-human primates suggest that soil consumption may supplement micronutrients that cannot easily be found from other dietary items and/or may protect the gastrointestinal tract from secondary plant compounds (Pebsworth et al. 2019), parasites (Knezevich 1998), and other pathogens (Ketch et al. 2001). Various researchers have concluded that multiple nonexclusive functions may explain geophagy, depending on diet, age, sex, reproductive state, ecological conditions and species involved (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2012, 2019).

Geophagy represents a serious research interest due to its evolutionary relevance for herbivorous and omnivorous taxa (Krishnamani and Mahaney 2000; Wakibara et al. 2001). Of the 136 primate species known to practice geophagy, ~ 40% are folivores, ~ 34% frugivores and ~ 11% omnivores (Pebsworth et al. 2019). For non-human primates, an herbivorous diet could be facilitated by geophagy, with soils adsorbing secondary plant compounds. The study of geophagy may give some insights into the evolution of human diets and medicine (Johns 1986). Furthermore, understanding the improvements in fitness that geophagy may confer can also help captive welfare and conservation plans for species threatened by habitat loss or disturbance (Pebsworth et al. 2019).

Non-human primates have been observed consuming earth from the mounds of certain termite and ant species, forest floors, the bases of uprooted trees and under tree boles, licks, bird nests, and eroded slopes (Pebsworth et al. 2019). Seventy percent of studies of primate geophagy described the soil types consumed as forest floor (39%) and termite mounds or arboreal termitary (35%). The forest floor category included the floor itself, bases of uprooted trees and under tree boles. Detailed descriptions of soil compositions are lacking in most studies. Physical, chemical and/or micronutrient



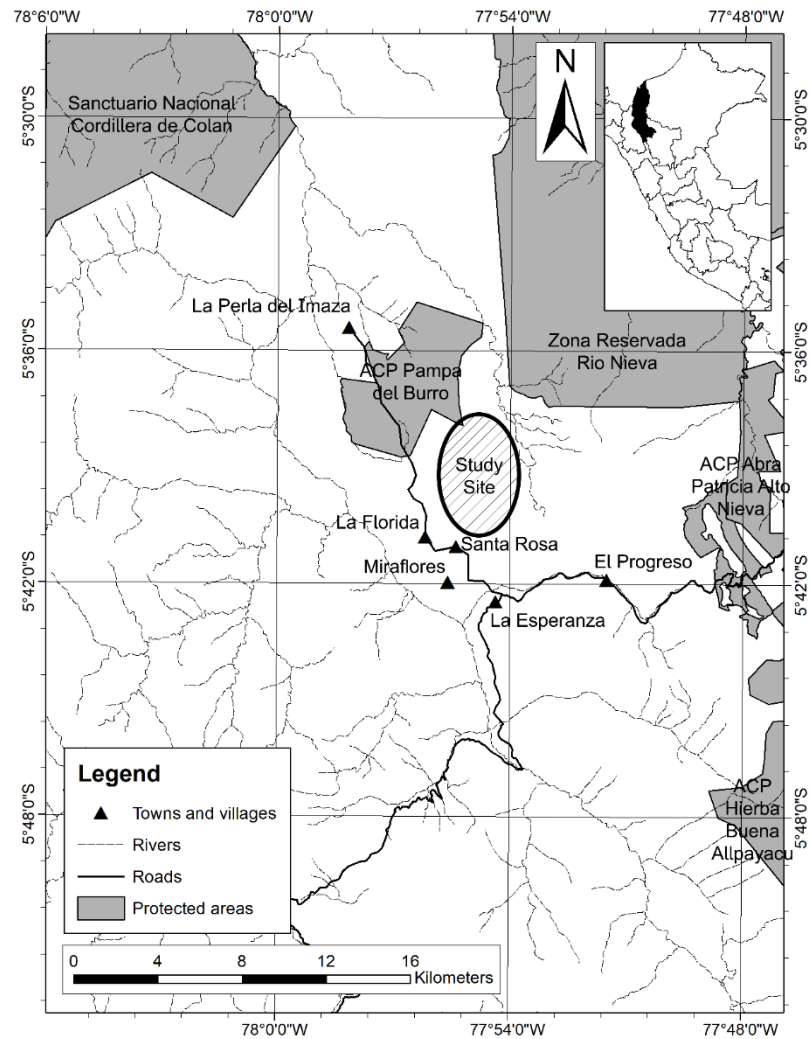
analyses of consumed soils are provided in only a quarter of previous publications, comparisons with control samples were presented in 19% of publications, and information about soil sample texture in just 7% (Pebsworth et al. 2019). Our understanding of geophagy depends on multidisciplinary studies, combining both field and laboratory work with comparable methods (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019).

Here we present the results of geophagy site characterization, and analyses of the composition of soils consumed by yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) and analyze soils from surrounding areas for comparison. This was done to highlight component(s) which may play key-roles in site and soil selection. *Lagothrix flavicauda* are predominantly frugivorous and have a gastrointestinal tract composed of a simple stomach and simple large intestine (Pebsworth et al. 2019), which makes digestion of cell walls and secondary plant compounds difficult (NRC, 2003). This species is also highly arboreal and descending to the ground greatly increases their predation risk. We propose two hypotheses, first, that vegetation would be denser around the preferred geophagy sites, as it would help to conceal individuals, and second, that if consumed soils had higher micronutrient content than those of non-consumed soils, it would suggest that geophagy provides dietary supplementation. However, if soils consumed were chemically similar or poorer in micronutrients, but physically different, then it would suggest that geophagy may serve to protect the gastrointestinal tract.

### 5.1.3 Methods

#### 5.1.3.1 Study site

The field site (S 5°39', W 77°54') is located in the *Comunidad Campesina de Yambrasbamba*, near the village of La Esperanza, on the eastern slopes of the Andes, in Amazonas Department, Peru (Fig 1). Habitat in the area is disturbed primary montane forest, dominated by *Ficus* spp., with an average tree height of ~15-25 m with some emergents of up to 35 m (Shanee and Shanee 2011a, 2011b). Forests in the area are interspersed with pastures. Elevations are between 1,800 and 2,400 meters a.s.l. The wet season lasts from November to April with a dry season between May and October (Shanee and Shanee 2011a). Mean annual temperature is around 14°C, mean annual rainfall is around 1,700 mm and humidity is high year round (70-99%).



**Figure 42.** Map of study site, including surrounding protected areas and villages

### 5.1.3.2 Study group

As animals were not individually recognized during this study, we categorized them by age/sex classes. The focal group consisted of 24 individuals: 4 adult males, 8 adult females, 3 adult females with infants, 4 juvenile females and 2 juvenile males. A previous study on the same focal group found that they spent approximately 30% of their time feeding, 26% resting, 29% travelling, 2% in social activities and 13% in other activities (Shanee and Shanee 2011a). Their diet was primarily frugivorous (46% of records), followed by leaves (23%), insects (19%), moss (7%), buds (3%) and flowers (2%) – with a significant increase in leaf consumption during the dry season (Shanee 2014).

### 5.1.3.3 Survey design

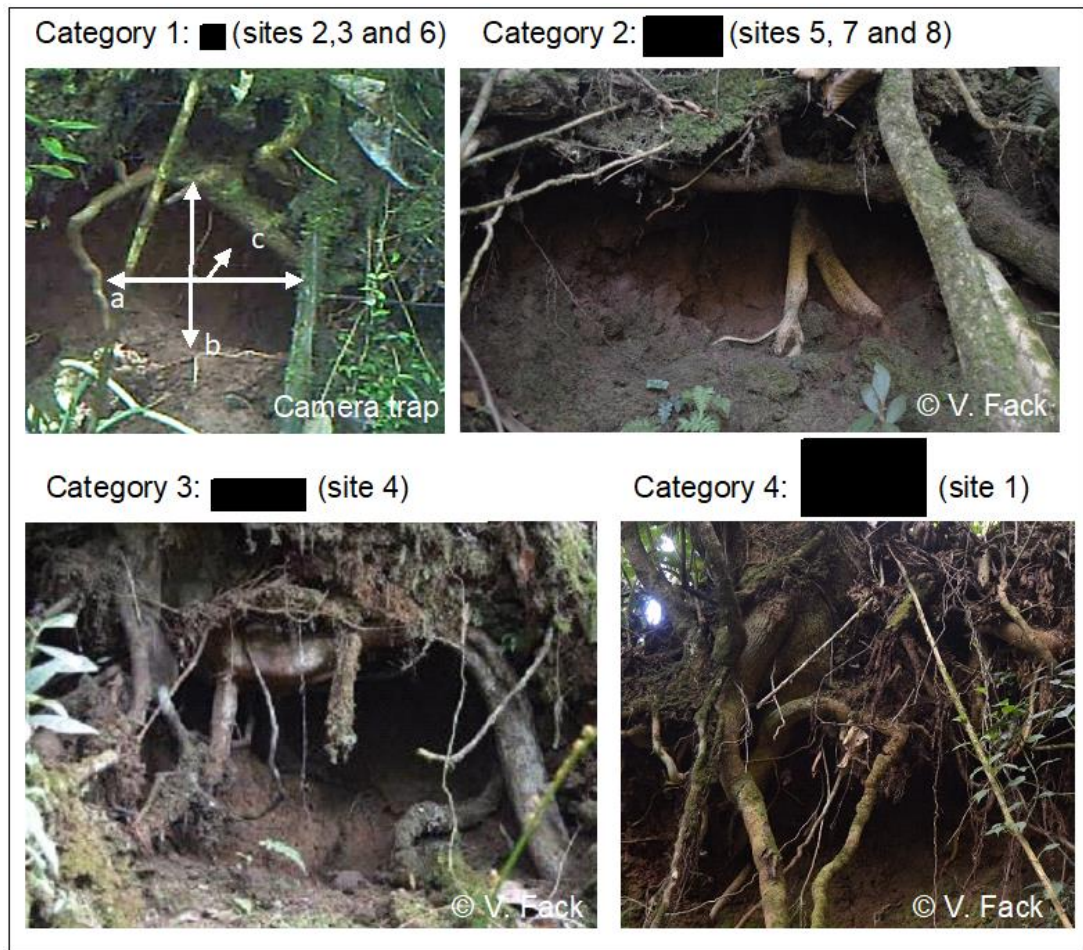
We collected soil samples during three periods over the two years of the study: in May 2016 (dry season), in January 2017 (wet season) and in July 2018 (dry season). Soil sampling was simultaneous with three periods of focal animal follows and geophagy site monitoring using camera traps: February - July 2016; November 2016 - March 2017 and May - July 2018.

We defined a single geophagy event as an individual retrieving soil at a geophagy site, multiple individuals at the same site/time were classed as separate events. We continuously (24 hours a day) monitored geophagy sites with digital camera traps triggered by infrared motion and heat sensors (Bushnell Aggressor Low-Glow 14MP Trophy Cam HD and Bushnell 8MP Trophy Cam HD). Camera traps were fixed to tree trunks facing geophagy sites, and synchronized by date and time. We set one second intervals between videos, thus, one event could continue across two videos. Seven geophagy sites were surveyed by camera traps: sites 1, 2, 3 and 4 during the three study periods; and sites 5, 6 and 7 from May 2018 until August 2018. New geophagy sites were identified through direct observation during focal animal follows. We did not monitor more sites as we only had access to seven camera traps, meaning we missed at least one additional site identified during focal follows.

### 5.1.3.4 Geophagy sites

We used a tape measure to determine the width, height and depth of each geophagy site. We considered the width as the greatest length of the horizontal axis of the cavity, the height as the greatest length of its vertical axis and the depth as the distance between the midpoint of the horizontal and vertical axes (Fig. 43). We defined the size of the opening of the cavity as the product of the width by the height. We measured the distance between the access point, i.e., a tree trunk (as its projection on the floor) and the point from which monkeys retrieved soil. We attributed a qualitative degree of vegetation cover to each site, based on vegetation in the direct vicinity of the site: 1) vegetation was open and did not offer a hidden position to the monkeys, 2) vegetation was open but roots around the site could hide the monkeys, 3) dense vegetation and hanging roots offered a hidden position.

Trees used for access and those under which the geophagy site was located were identified to species. Leaf, and when available, fruit and flower samples were placed in newspaper and pressed *in situ*. Once at the camp, samples were fixed with adhesive paper, placed in a plastic bag and soaked in 90% alcohol before sealing the bag. Plant samples were deposited, within a week, at the Herbarium of the *Universidad Nacional Agraria La Molina*, in Lima, for identification.



**Figure 43.** Examples of four categories defining the shape and surface of the opening at a geophagy site. With, schematic measurements of the width (a), height (b) and depth (c)

#### 5.1.3.5 Soil sample collection

Consumed soils (CS) were sampled from the cavity where monkeys retrieved soil. Soils from the forest floor (FF) were sampled from nearby locations, after removing the leaf litter. We collected soil from sites where we observed geophagy, either through direct observation or with camera traps (Table 1). We overlaid a sampling circle at each geophagy site, where: the center of the circle was the access point to the ground (O) and the radius was the distance between O and the location of soil retrieval (A). As monkeys only removed earth from a very small area, we collected only one CS sample at point A. In 2016, we collected only one FF sample, at the edge of the circle, at the opposite side to point A. In 2017 and 2018, we collected 4 FF samples (points B, C, D and E) from points equidistant along the circumference of the circle. The distance between points O and A was the same as the distance between O-B, O-C, O-D or O-E. Meaning that once a monkey was on the forest floor, the same effort was required to reach any of points A-E.

Soil samples were collected by hand from the surface soil layer, using latex gloves, which were changed for each sample location (Mahaney and Krishnamani 2003). We placed ~500 g (the minimum weight required by the laboratory) of soil in clean Ziploc bags. Bags were sealed, after expelling air, and tagged *in situ*. Once at camp, all samples were placed together in a larger bag, sealed and stored in a dark, dry and hermetic environment.

#### 5.1.3.6 Soil analyses

Soil samples were taken to the *Laboratorio de Analisis de Suelos, Plantas, Aguas y Fertilizantes*, of the *Universidad Nacional Agraria La Molina* in Lima, Peru, within four days of collection. Analyses were conducted following Chapman, Pratt and Contin (1973), with replicates of one sample run at the beginning of every analysis session for calibration.

All soil samples were dried at ambient temperature prior to analyses. Each sample was passed through a 2 mm sieve to remove leaf debris and macroscopic organic material. A hydrometer was used to determine soil texture (silt, sand and clay definitions followed the system of the US Department of Agriculture). Soil pH was determined using a potentiometer and electrical conductivity was measured for each sample. The Walkley and Black method was used to quantify the amount of organic material present in the samples (Walkley and Black 1934). Available phosphorus was quantified using the modified Olsen method – extraction with  $\text{NaHCO}_3=0.5\text{M}$ , pH 8.5. Available potassium was quantified using extraction with ammonium acetate (pH=7). Soluble ions (Ca, Mg, K, Na) were measured in soil samples through flame photometry and/or atomic absorption. The Fe, Cu, Zn and Mn available in soil samples were quantified using the extraction method with Hunter solution (containing ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA) and sodium carbonate) followed by atomic absorption spectrophotometry. Finally, the soluble boron content was determined through extraction with water and quantification with curcumin.

#### 5.1.3.7 Statistical analyses

We tested differences in the number of geophagy events between seasons using Chi-square tests. We used the Kruskal-Wallis rank sum tests to compare the properties of our samples of consumed soil. We used the Wilcoxon rank sum with continuity correction tests to analyze soil composition, comparing soils consumed in geophagy sites with soils from the forest floor for each element. All statistical analyses were made in R Studio 3.4 (version 2016, 1.1.383), with significance level set to  $\leq 0.05$ .

## 5.1.4 Results

### 5.1.4.1 Geophagy events

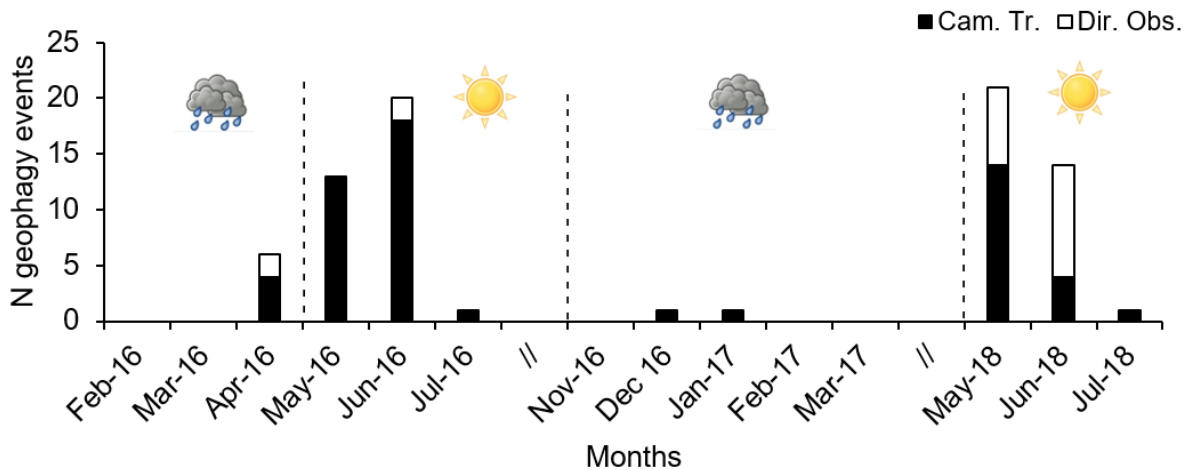
In total, we recorded 77 geophagy events, 20 through direct observation and 57 recorded by camera traps (Table 17). Geophagy events occurred unevenly between years. Animals selected specific sites for soil consumption and did not always visit a site when in its vicinity. Sites were accessed by descending tree trunks close to each site, usually arriving and returning by the same route. We observed animals consuming earth either *in situ* or *ex situ* in nearby trees. We never observed them dropping the earth they retrieved from a site. Geophagy was a predominantly solitary behavior.

No storage capacity or battery problems occurred during field work, except the camera trap at site 3 malfunctioned in 2018, meaning no data were recorded at this site for the last three months of the study period (Table 17). Camera traps recorded significantly more geophagy events during the dry season ( $N = 51$ ) than during the wet season ( $N = 6$ ) ( $\chi^2 = 35.5$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 44). Animals showed significant preference for some geophagy sites, considering only camera trap records, both in 2016 ( $\chi^2 = 52.2$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ ) and in 2018 ( $\chi^2 = 18.3$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.01$ ) (Table 17).

**Table 17** Number of geophagy events by site, year, season, and method, “CT”= by camera trap, “DO”= by direct observation, “NDA”= no data available (camera malfunction), “X”= unsurveyed site, “-”= no camera trap at the site.

N geophagy events CT/DO	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Site 6	Site 7	Site 8	Total
2016: wet season	1/0	0/1	4/1	0/0	X	X	X	X	7
2016: dry season	3/0	0/0	24/0	5/0	-/2	X	X	X	34
2017: wet season	1/0	0/0	0/0	0/0	X	X	X	X	1
2018: dry season	1/0	0/0	NDA	5/0	5/0	8/2	0/6	-/8	35





**Figure 44** Number of geophagy events recorded per month both through direct observation and camera traps









#### 5.1.4.2 Site characterization

Monkeys only consumed soil from small cavities (Fig. 45), located on steep slopes formed by landslips. At these sites, soil was bare, soft, of reddish color and almost devoid of organic matter (Fig. 46a). Surrounding soils were visibly different from consumed soils: compact, of brown to black color, with dense roots and copious dead leaves and other organic matter (Fig. 46b).

The size of sites and the size of the cavity opening, from which animals consumed soil, varied between sites, as did vegetation density in the surrounding area (Table 18). The radius of our sampling circles also varied (Table 18), with a mean radius of 174 cm ( $\pm 62$ ). Surface dimensions allowed us to classify geophagy sites in four approximate categories; square (category 1), width double the height (category 2), width triple the height (category 3), and width two-thirds the height (category 4) (Fig. 43). Preferred sites (site 3 in 2016 and site 6 in 2018) belonged to category 1 (Table 18). Geophagy site 3 was very small compared to *L. flavicauda* adult body size (Fig. 44a), but was used equally by adults and juveniles ( $\chi^2 = 1.6$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.2$ ).

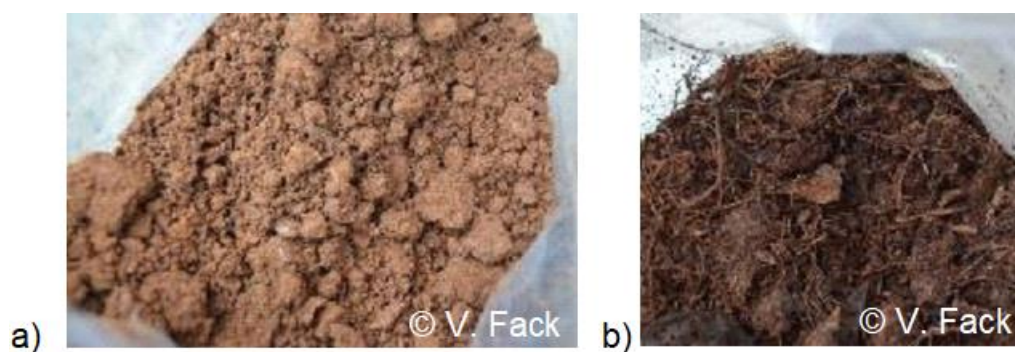
There was no correlation in geophagy site use with the distance between the site access point and cavity opening, for 2016 ( $r_s = 13.2$ ,  $p = 0.7$ ), or 2018 ( $r_s = 47.4$ ,  $p = 0.5$ ).

**Table 18** Dimensions and vegetation cover of geophagy sites, shape and surface of the opening to the cavity, and radius of the sampling circle.

Sites	1	2	3	4	5	6	7	8
Width (cm)	160	77	30	117	96	30	40	56
Height (cm)	100	86	28	40	50	28	23	33
Depth (cm)	50	33	32	38	40	31	27	15
Vegetation cover	2	1	3	2	3	3	1	2
Opening surface (m <sup>2</sup> )	1.6	0.66	0.08	0.47	0.48	0.08	0.09	0.18
Opening shape (to scale)								
Radius of the sampling circle (cm)	109	205	191	109	108	264	282	122



**Figure 45.** Geophagy site 3 at La Esperanza – a small cavity located between tree roots – with a) an adult female eating soil, and, b) a juvenile female eating soil at the same site



**Figure 46.** a) Consumed soil (red and poor in organic material) and b) soil sample from the forest floor (dark brown and rich in organic material). Photos taken at site 3, on the 27<sup>th</sup> July 2018, at La Esperanza, Peru

In two cases, the tree directly covering the geophagy site was used by the monkeys to access the cavity (sites 1 and 5) (Table 19). *Hedyosmum cuatrecazanum* Occhioni roots covered geophagy site 3 (Table 19).

**Table 19** Tree species used by monkeys for access and the tree species above each site. At sites 1 and 5, the access tree and the tree above the site were the same specimen.

Geophagy site	Access tree		Tree above the site	
	Family	Genus/Species	Family	Genus/Species
1	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i> Occhioni	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i> Occhioni
2	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i> Occhioni	Meliaceae	<i>Cedrela montana</i> Moritz ex Turcz.
3	Melastomataceae	<i>Graffenrieda</i> sp.	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i> Occhioni
4	Cunoniaceae	<i>Weinmannia piurensis</i> O.C. Schmidt	Annonaceae	<i>Guatteria punctata</i> (Aubl.) R.A. Howard
5	Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.
6	Asteraceae	<i>Pentacalia</i> sp.	Rubiaceae	<i>Palicourea</i> sp.
7	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum goudotianum</i> var. <i>goudotianum</i> Solms	Unidentifiable dead tree	
8	Salicaceae	<i>Neosprucea montana</i> Cuatrec.	Lauraceae	<i>Nectandra olida</i> Rohwer

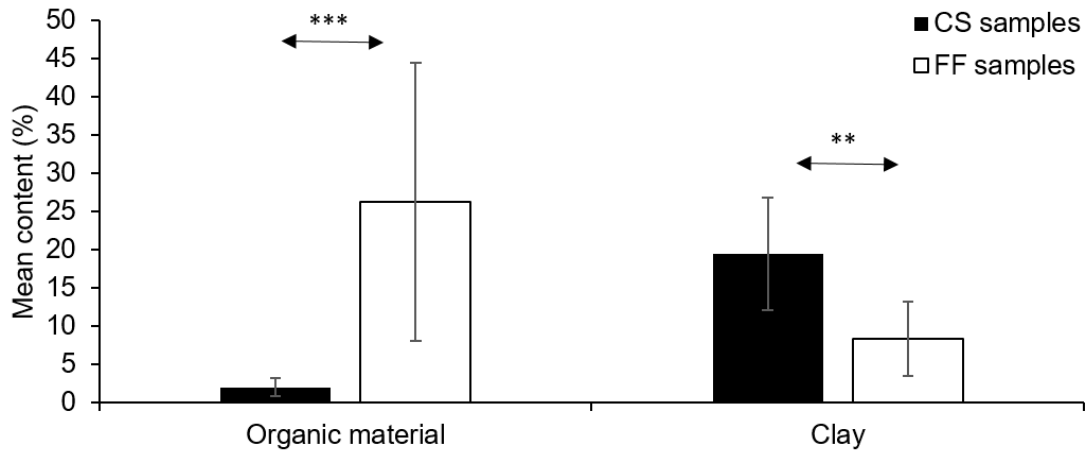
#### 5.1.4.3 Soil composition

Consumed soils from the different geophagy sites were similar. In both sample years (2016 and 2018), consumed soils were acidic and similar in terms of texture and micronutrient content (Table 20). The clay content of consumed soil samples varied from 5 to 32%. There were no significant differences in organic material, clay, silt and sand content (%) (Kruskal-Wallis test:  $\chi^2 = 0.4$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.9$ ) or in micronutrient content ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  and  $\text{Na}^+$ , in all years) ( $\chi^2 = 0.7$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.9$ ) between soils from sites 1, 2, 3 and 4 in 2016. In 2018, we compared the composition and particle size between all sites and found no significant difference in terms of texture ( $\chi^2 = 0.1$ ,  $df = 5$ ,  $p = 1$ ) or micronutrient content ( $\chi^2 = 1.7$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.9$ ). There was also no significant difference in the iron, boron, magnesium, copper and zinc content ( $\chi^2 = 1.3$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.9$ ). Similarly, pooling all 10 consumed soil samples (2016 and 2018), we did not find any significant differences in texture or micronutrient content ( $\chi^2 = 0.4$ ,  $df = 9$ ,  $p = 1$  and  $\chi^2 = 2.6$ ,  $df = 9$ ,  $p = 1$ ) respectively.

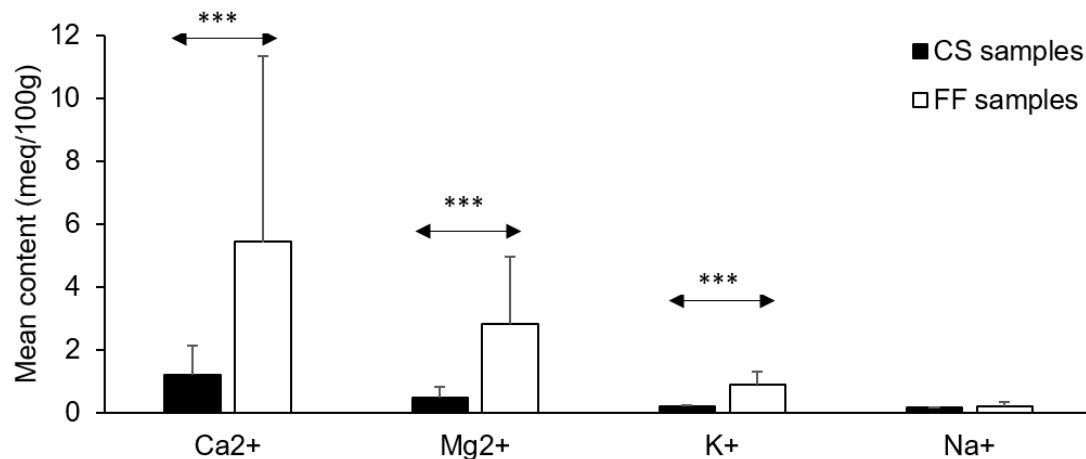
Consumed soil samples differed from forest floor soil samples in terms of texture and in some micronutrient content (Table 20). Consumed soils were slightly less acidic, but this was not significant (mean  $4.1 \pm 0.38$ ; Wilcoxon test:  $W = 246$ ,  $p = 0.053$ ). They also had a similar Na (mean:  $0.2 \pm 0.1$  meq/100g;  $W = 190$ ,  $p = 0.7$ ), Cu (mean  $5.2 \pm 1.2$  ppm;  $W = 3.63$ ,  $p = 0.057$ ), and Fe content (mean  $893.2 \pm 717.6$  ppm;  $W = 65$ ,  $p = 0.18$ ). Consumed soils were poorer in organic material than forest floor samples ( $W = 14$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 47), with significantly less Ca ( $W = 48$ ,  $p < 0.001$ ), Mg ( $W = 31$ ,  $p < 0.001$ ), K ( $W = 18.5$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 48), B ( $W = 4.2$ ,  $p < 0.05$ ), Mn ( $W = 11.1$ ,  $p < 0.001$ ), and Zn contents ( $W = 4.13$ ,  $p < 0.05$ ). Their electrical conductivity (EC) was significantly lower ( $W = 39$ ,  $p < 0.001$ ), as was cation-exchange capacity (CEC) ( $W = 22$ ,  $p < 0.001$ ). Consumed soils also contained significantly more clay ( $W = 229.5$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 47).

- 1 **Table 20** Physicochemical properties of soils consumed (CS; N=11) by *Lagothrix flavicauda* in 2016, 2017 and 2018 and means for soils from the forest floor (FF; N=32);  
 2 with “EC” for electrical conductivity, “CEC” for cation exchange capacity; significant differences between consumed soils and forest floor soils in bold; “NDA” = no data  
 3 available.

	pH	EC	Organic material	Clay	CEC	K	P	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Fe	B	Cu	Mn	Zn
Unit		mS/cm	%	%	meq/100g	Ppm	ppm	meq/100g	meq/100g	meq/100g	meq/100g	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm
Consumed soils																
2016																
Site 1	3.88	0.03	0.99	24.4	12	80.93	1.48	0.81	0.33	0.21	0.2	NDA	NDA	NDA	NDA	NDA
Site 2	4.6	0.03	1.72	29.64	16	46.13	1.39	0.55	0.7	0.13	0.22	NDA	NDA	NDA	NDA	NDA
Site 3	4.32	0.02	0.92	19.64	16	33.54	2.16	0.64	0.31	0.1	0.19	NDA	NDA	NDA	NDA	NDA
Site 4	3.95	0.04	2.3	20.7	8	86.65	5.04	0.54	0.2	0.22	0.17	NDA	NDA	NDA	NDA	NDA
2017																
Site 1	4.44	0.69	1.38	32	23.52	90	2.1	0.97	0.42	0.27	0.14	401.4	0.06	1.01	8.16	2.14
2018																
Site 1	4.08	0.05	1.16	17	20.16	0.9	108	0.64	0.33	0.28	0.15	313	0.03	4.1	10.1	5.4
Site 4	4.43	0.02	1.9	7	18.08	60	2.2	0.62	0.27	0.17	0.16	396	0.23	5.4	4.8	6.4
Site 5	4.21	0.03	2.11	17	16.48	84	1.8	0.92	0.27	0.23	0.17	283	0.18	5.4	12.8	9.9
Site 6	4.95	0.08	0.61	11	16	65	3.7	6.44	2.18	0.22	0.21	78	0.36	3.9	8.7	7.7
Site 7	3.91	0.04	8.2	5	28.8	71	3.4	0.55	0.3	0.18	0.16	1422	0.03	5.7	14.2	11.4
Site 8	4	0.04	1.06	31	16	105	1.3	0.68	0.25	0.25	0.15	135	0.31	3.6	5.1	6.4
Mean	4.25±0	<b>0.10±0</b>	<b>2.03±</b>	<b>19.49±</b>	<b>17.37±3.</b>	65.74±	12.05±1	<b>1.21±0</b>	<b>0.51±0</b>	<b>0.21±0</b>	0.17±0	432.63	<b>0.17±0</b>	4.16±1	<b>9.12±</b>	<b>7.05±</b>
CS ±	.27	<b>.11</b>	<b>1.18</b>	<b>7.35</b>	<b>83</b>	22.39	7.45	<b>.95</b>	<b>.34</b>	<b>.04</b>	.02	±282.68	<b>.11</b>	.15	<b>2.78</b>	<b>2.24</b>
Soils from the forest floor																
Mean	4.04	<b>0.23</b>	<b>26.35</b>	<b>8.05</b>	<b>44.26</b>	391.98	81.46	<b>5.44</b>	<b>2.84</b>	<b>0.9</b>	0.24	1008.31	<b>0.52</b>	5.44	<b>87.42</b>	<b>29.61</b>
FF ±	±0.39	<b>±0.08</b>	<b>±18.21</b>	<b>±5.02</b>	<b>±15.56</b>	±278.59	±96.81	<b>±5.93</b>	<b>±2.13</b>	<b>±0.43</b>	±0.14	±755.54	<b>±0.33</b>	±1.13	<b>±60.89</b>	<b>±22.71</b>



**Figure 47.** Organic material and clay content (%) in consumed soil samples (CS) and forest floor soil samples (FF), \*\* significant to  $p < 0.01$  and \*\*\* significant to  $p < 0.001$



**Figure 48.** Cations content (meq/100g) in consumed soil samples (CS) and forest floor soil samples (FF), \*\*\* significant to  $p < 0.001$

### 5.1.5 Discussion

This study provides the first structural description of geophagy sites and characterization of soils consumed by *Lagothrix flavicauda*. The *L. flavicauda* individuals in our study group were selective regarding which geophagy sites they used, choosing sites according to physical aspect and surrounding vegetation. Consumed soil came from the exposed subsurface layer, where landslips or tree falls had removed the overlying soil and organic matter. This exposure left the softer reddish soil of the under-layer easily accessible to animals. Individuals were never observed consuming soil from the upper surface layer, nor were they observed digging to access deeper soils. As a correlate of soil depth, organic material was more abundant in forest floor soil samples than in consumed soils. Ferrari et al (2008)



suggested that avoidance of consuming decaying organic matter could be associated with the presence of potentially harmful bacteria. In this way, our focal animals avoided potential health problems.

Even though the composition of consumed soils was similar between all sites, monkeys did not use sites evenly. As we were unable to identify a chemical or textural difference between soils at preferred and less visited sites, it is possible that other parameters play a key role in site/soil selection. For instance, it has been suggested that taste and texture may be important factors (Krishnamani and Mahaney 2000). We suggest that physical characteristics may also play a role in site selection, such as soil color and structural aspects of vegetation and site location. Our surveys focused on site selection during 2016 and 2018 as our focal group predominantly practiced geophagy during the dry season. As such, the lack of geophagy records at some sites in 2017 may have been due to surveying in the rainy season, as opposed to site specific physical or chemical properties.

Geophagy in highly arboreal primates, such as *Lagothrix flavicauda*, depends on accessibility to, and safety on, the forest floor. Descending to ground level exposes monkeys to increased predation risk (Janson 1998; Link et al. 2011). Previous studies have highlighted safety as a crucial parameter in terrestrial geophagy (Izawa 1993; Link et al. 2011; Pebsworth et al. 2012). Results of studies on *Ateles belzebuth* and *Alouatta seniculus* suggest that licks, sites where animals eat soil or drink water to supplement their diet (Blake et al. 2010), are seen as risky areas by these arboreal species (Janson 1998; Link et al. 2011). There is some evidence of large felids, known primate predators, hunting near geophagy sites (Ferrari 2009; Matsuda and Izawa 2008). Pumas (*Felis concolor*), ocelots (*Leopardus pardalis*) and margays (*Leopardus wiedii*) are present at the study site (Shanee and Shanee 2018). However, by far the greatest predatory pressure at the site comes from humans and domestic dogs. Primates often adopt anti-predatory strategies when descending to the forest floor. These strategies include site selection, inspection of surroundings prior to descending, or increasing sub-group size at the site (Izawa 1993; Link et al. 2011). Animals from our focal group almost never descended to the ground, except for geophagy. Once on the forest floor, the distance they had to cover to reach a geophagy site was short (average 174 cm) and animals usually accessed and left the site along the same route.

*Lagothrix flavicauda* clearly preferred the two smallest geophagy sites (3 and 6 in 2016 and 2018, respectively), which also shared the same square shaped cavity opening. Site 3 was just big enough to completely hide juvenile animals once within the hole, thus decreasing predation risk. Although their larger body size did not afford adult animals the same protection, they visited the site as much as juveniles. The shape of the cavity opening alone was not enough to determine preference. Site 2 had a similar opening to the preferred sites but was only visited once in 2016 and never in 2018. Vegetation in the vicinity of site 2 was very open, leaving them exposed, whereas site 3 had dense vegetation that concealed animals once they were on the ground. If geophagy is a learned behavior, concealment and accessibility in site selection may also be learnt.

Little information has been published on the composition and texture of consumed soils, with even fewer studies comparing consumed soils with soil from surrounding areas. Therefore, direct comparisons between studies are difficult. Standardization of methods for sampling and analyzing soils have been discussed in Mahaney and Krishnamani (2003), and both Young et al. (2008) and Pebsworth et al. (2019) make recommendations. Generally, researchers suggest that the supplementation hypothesis is supported when consumed soils contain more micronutrients than control soils and conversely, that higher clay content in consumed soils offers support for the protection hypothesis (Pebsworth et al. 2019). Nevertheless, comparisons are rarely robust: other researchers have questioned the validity of sampling control soils and highlighted the difficulties in collecting representative samples (Krishnamani and Mahaney 2000; Mahaney and Krishnamani 2003; Pebsworth et al. 2019). After comparing consumed soils between geophagy sites, we compared them to samples from the forest floor in the vicinity of geophagy sites in order to consider two crucial parameters for an arboreal primate: site accessibility and travel distances once the animal is on the forest floor. In our sample design, the same effort was needed to reach consumed soils as was needed to reach control soils – dealing with a potential bias from the different sized radii of our circles.

Micronutrients are necessary in the structure of organs and tissue, hormones, maintaining osmotic pressure, pH balance and membrane permeability (Underwood and Suttle 1999). The most commonly analyzed soil micronutrients in previous studies of geophagy included As, B, Ba, Br, Ca, P, K, Mg, Na, Cl, Cu, Fe, Mn, N, S, Zn. Of these, calcium, potassium and sodium were the most frequently reported to be found in higher quantities in consumed soils (Pebsworth et al. 2019). However, little is known about the micronutrient requirements of wild primates (NRC 2003) and it is difficult to know which elements may need to be supplemented in the diet and in what quantities (Ferrari et al. 2008). Amazonian soils are generally nutrient poor due to the abundant rainfall and rapid nutrient uptake by plants (Stark and Jordan 1978). Soils consumed by *L. flavicauda* had lower content of several micronutrients (Ca, Mg, K) than the nearby forest floor, although even trace amounts could be sufficient to balance a potential deficiency. This is not surprising, as decomposition of organic material mainly occurs in the upper soil layers. Even after removing macroscopic leaf debris from our samples, these dark brown soils were richer in organic material and contained less clay. Clay proportions found in previous studies varied greatly (between 4 and 91%), with the majority  $\geq 30\%$ . The presence of clay is a common characteristic of soils consumed by both non-human and human primates (Pebsworth et al. 2019). Clays have high medicinal value, such as kaolinite, the active compound of the pharmaceutical product Kaopectate (Gomes 2018; Vermeer and Ferrel 1985) used in human medicine to treat upset stomachs, heartburn, nausea, ulcers and bacterial infections. Clay minerals protect the gastrointestinal tract, by adsorbing secondary plant compounds and bacteria, reinforcing the luminal epithelium of the gastrointestinal tract (Ta et al. 2018; Young 2010) and by alleviating digestive distress and irritation, and so improve digestion (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019). The nature and

content of secondary plant compounds are complex, depending on the specific item, season, being higher during the dry season (Pebsworth et al. 2019), and with leaf maturity (Glander 1982; Pebsworth et al. 2019). In the Neotropics, fruit resources can be scarce during the dry season (Peres 1994). Shanee (2014) showed that leaf consumption, and therefore increased presence of secondary plant compounds, by *L. flavicauda*, increased during the dry season, coinciding with the period of greater geophagy. A similar trend has been observed in *Alouatta belzebul*, which only practiced geophagy during the dry season, when folivory was greatest (De Souza et al. 2002).

Our results highlight the complexity of the selection process and the diversity of possible parameters involved in site and soil selection by *L. flavicauda*, and aids in understanding which mechanisms underlie the decision to risk descending to the forest floor. Individuals seemed to prefer certain geophagy sites, with personal preferences perhaps playing a role in site selection in some cases. We suggest the use of abandoned geophagy sites to compare with preferred sites, as these preferences may be temporally dependent. To understand site selection, and subsequent abandonment, over time, future studies need to collect seasonal replicate samples for each location over several years (Mahaney and Krishnamani 2003). Further investigation is also crucial to identify which clay minerals are present in consumed soils, their detoxifying properties, and to determine the nature and content of secondary plant compounds in *L. flavicauda* diets.

In conclusion, our study provides a first insight into soil and site selection for geophagy in *Lagothrix flavicauda*. Our results suggest that *L. flavicauda* selects clay rich soils and prefer smaller geophagy sites, surrounded by denser vegetation. These results seem to better support the protection hypothesis to explain geophagy, as clay in soils can adsorb secondary plant compounds and therefore help these frugivorous primates in digesting leaf matter during periods of increased folivory. Finally, we suggest that for arboreal species, accessibility and other physical attributes of geophagy sites play a role in site selection.

**Funding:** This study was funded by the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS), the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature, and Neotropical Primate Conservation. All work was conducted in accordance with the laws of Peru, under the Permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS.

**Conflict of Interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

### **Acknowledgments**

We wish to thank Noga Shanee, Nestor Allgas and Neotropical Primate Conservation for supporting this study and helping us with research design, as well as all the local research assistants. We also thank Robin Hilario Fernandez for botanical sampling and species identifications at the Herbarium

of the Universidad Nacional Agraria La Molina, in Lima; Nicolas Poulin and Sébastien Ballesta for their help in the data analyses and interpretation of soil sample composition.

## References

- Abrahams PW, Parsons JA (1996) Geophagy in the tropics: a literature review. *Geogr J* 162(1):63-72
- Aufreiter S, Hancock RGV, Mahaney WC, Stambolic-Robb A, Sanmugadas K (1997) Geochemistry and mineralogy of soils eaten by humans. *Int J Food Sci Nutr* 48(5):293–305. doi:10.3109/09637489709028575
- Blake JG, Guerra J, Mosquera D, Torres R, Loiselle BA, Romo D (2010) Use of mineral licks by white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) and red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Eastern Ecuador. *Int J Primatol* 31(3):471–483. doi:10.1007/s10764-010-9407-5
- de Benedictis T (1973) The behavior of young primates during adult copulation: observations of a macaca irus colony. *Am Anthropol* 75(5):1469–1484. doi:10.1525/aa.1973.75.5.02a00170
- Chapman HD, Pratt PF, Contín A (1973) Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas. No. 04; S587, C4y. México: Trillas.
- De Souza LL, Ferrari SF, Da Costa ML, Kern DC (2002) Geophagy as a correlate of folivory in red-handed howler monkeys (*Alouatta belzebul*) from eastern Brazilian Amazonia. *J Chem Ecol* 28(8):1613–21. doi:10.1023/a:1019928529879
- Ferrari SF, Veiga LM, Urbani B (2008) Geophagy in New World monkeys (Platyrrhini): ecological and geographic patterns. *Folia Primatol* 79(5):402–415. doi:10.1159/000141901
- Ferrari SF (2009) Predation risk and antipredator strategies. In *South American Primates* (pp. 251-277). Springer, New York, NY
- Glander KE (1982) The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Am J Phys Anthropol* 25(3):1-18
- Gomes C (2018) Healing and edible clays: a review of basic concepts, benefits and risks. *Environ Geochem Health* 40(5):1739–1765. doi:10.1007/s10653-016-9903-4
- Hladik CM, Gueguen L (1974) Géophagie et nutrition minérale chez les primates sauvages. *CR Acad. Sc. Paris, Serie D*, 279, 1393-1396
- Huffman MA (1997) Current evidence for self-medication in primates: a multidisciplinary perspective. *Am J Phys Anthropol* 104:171–200. doi:10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+<171::AID-AJPA7>3.0.CO;2-7
- Hunter J M, De Kleine R (1984) Geophagy in central America. *Geogr Rev* 74(2): 157-169
- Izawa K (1993) Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *Int J Primatol* 14(2):229–242. doi:10.1007/BF02192633
- Janson CH (1998) Testing the predation hypothesis for vertebrate sociality: prospects and pitfalls. *Behaviour*, 389-410
- Johns T (1986) Detoxification function of geophagy and domestication of the potato. *J Chem Ecol* 12(3):635-646
- Ketch LA, Malloch D, Mahaney WC, Huffman MA (2001) Comparative microbial analysis and clay mineralogy of soils eaten by chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Tanzania. *Soil Biol Biochem* 33(2):199–203. doi:10.1016/S0038-0717(00)00129-2
- Klein N, Fröhlich F, Krief S (2008) Geophagy: soil consumption enhances the bioactivities of plants eaten by chimpanzees. *Naturwissenschaften* 95(4):325-331
- Knezevich M (1998) Geophagy as a therapeutic mediator of endoparasitism in a free-ranging group of rhesus

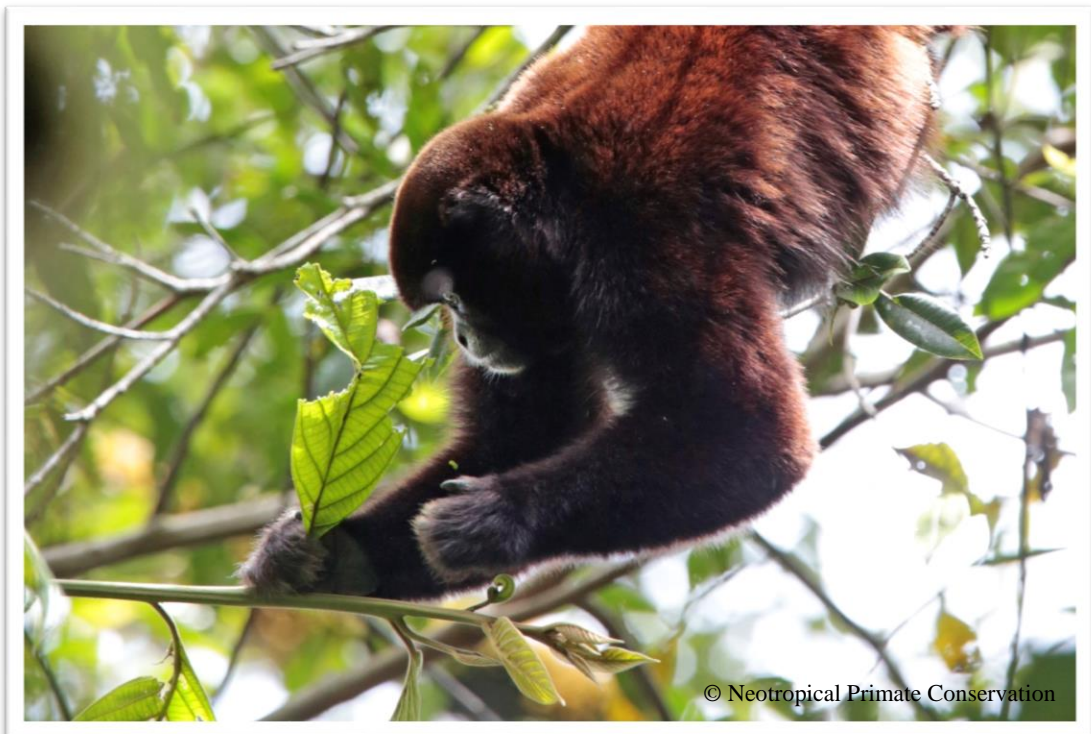
- macaques (*Macaca mulatta*). *Am J Primatol* 44(1): 71-82
- Krishnamani R, Mahaney WC (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Anim Behav* 59(5):899–915. doi:10.1006/anbe.1999.1376
- Link A, Galvis N, Fleming E, Di Fiore A (2011) Patterns of mineral lick visitation by spider monkeys and howler monkeys in Amazonia: are licks perceived as risky areas? *Am J Primatol* 73(4):386–396. doi:10.1002/ajp.20910
- Mahaney WC, Krishnamani R (2003) Understanding geophagy in animals: standard procedures for sampling soils. *J Chem Ecol* 29(7):1503–1523. doi:10.1023/A:1024263627606
- Matsuda I, Izawa K (2008) Predation of wild spider monkeys at La Macarena, Colombia. *Primates* 49(1):65–68. doi:10.1007/s10329-007-0042-5
- National Research Council. (2003). Nutrient requirements of nonhuman primates. National Academies Press.
- Pebsworth PA, Bardi M, Huffman MA (2012) Geophagy in chacma baboons: patterns of soil consumption by age class, sex, and reproductive state. *Am J Primatol* 74(1):48–57. doi:10.1002/ajp.21008
- Pebsworth PA, Huffman MA, Lambert JE, Young SL (2019) Geophagy among nonhuman primates: a systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *Am J Phys Anthropol*, 168, 164–194. doi:10.1002/ajpa.23724
- Peres CA (1994) Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 285-294.
- Shanee S (2014) Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In *The Woolly Monkey* (pp. 167-185). Springer, New York, NY
- Shanee S, Shanee N (2011a) Population density estimates of the critically endangered yellow-tailed woolly monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *Int J Primatol* 32(4):878–888. doi:10.1007/s10764-011-9507-x
- Shanee S, Shanee N (2011b) Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contrib Zool* 80(4):269–277
- Shanee S, Shanee N (2018) Diversity of large mammals in the Marañón–Huallaga landscape, Peru: with notes on rare species. *Zool Ecol* 28(4):313-328
- Stark NM, Jordan CF (1978) Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59(3):434-437
- Ta CAK, Pebsworth PA, Liu R, Hillier S, Gray N, Arnason JT, Young SL (2018) Soil eaten by chacma baboons adsorbs polar plant secondary metabolites representative of those found in their diet. *Environ Geochem Health* 40(2):803–813. doi:10.1007/s10653-017-0025-4
- Underwood EJ, Suttle NF (1999) *The mineral nutrition of livestock*. 3rd Edition, CAB International, Wallingford.
- Vermeer DE, Ferrell RE (1985) Nigerian geophagical clay: a traditional antidiarrheal pharmaceutical. *Science* 227(4687):634–636
- Wakibara JV, Huffman MA, Wink M, Reich S, Aufreiter S, Hancock RGV, Sodhi R, Mahaney WC, Russel S (2001) The adaptive significance of geophagy for Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Arashiyama, Japan. *Int J Primatol* 22(3):495-520

- Walkley A, Black IA (1934) An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci* 37(1):29-38
- Young SL (2010) Pica in pregnancy: new ideas about an old condition. *Annu Rev Nutr* 30:403-422
- Young SL, Wilson MJ, Miller D, Hillier S (2008) Toward a comprehensive approach to the collection and analysis of pica substances, with emphasis on geophagic materials. *PLoS One* 3(9): e3147
- Young SL, Sherman PW, Pelto GH (2011) Why on earth?: evaluating hypotheses about the physiological functions of human geophagy. *Q Rev Biol* 86(2):97-120



## 6 La géophagie et le régime alimentaire chez *Lagothrix flavicauda*

---



Le chapitre précédent s'est intéressé aux différents paramètres pouvant influencer la sélection des sites et de la terre de géophagie par *Lagothrix flavicauda*. Ainsi, l'argile semble être un élément clé, tout comme des caractéristiques architecturales des sites pouvant favoriser la sécurité des individus (e.g., cavité de petites dimensions, entourée d'une végétation dense). Le chapitre suivant vise à replacer la géophagie dans l'écologie alimentaire des singes laineux à queue jaune. Les corrélations potentielles entre la consommation de terre et de ressources végétales sont analysées. La « saison de géophagie » débute lors du changement alimentaire le plus drastique de l'année – lorsque la consommation des feuilles augmente fortement. De plus, au fil des heures d'une journée en saison sèche, la consommation de terre augmente quand celle des fruits diminue alors que celle des feuilles augmente. Ces résultats suggèrent que la géophagie serait une stratégie permettant à ces primates frugivores de faire face à une ingestion plus importante de composés secondaires lors de la saison sèche.

Ce chapitre correspond à :

- **Un article en préparation :**

Fack, V., Shanee, S., Drubbel, R. V., Meunier, H., & Vercauteren, M. Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: A strategy to cope with fruit shortage.

En **annexes** de la thèse se trouvent les productions issues de ma collaboration avec l'expert botaniste R. Hilario Fernandez :

- Un article accepté dans *Brittonia* (annexe 4) :

Fernandez-Hilario, R., Villanueva-Espinoza, R., Fack, V., Shanee, S., Marcelo-Pena, J.L. Dos Nuevas Especies de Magnolia de los Extremadamente Amenazados Bosques Montanos del Norte de Perú.

- Un article en révision dans *Phytotaxa* (annexe 5) :

Fernandez-Hilario, R., Villanueva-Espinoza, R., Fack, V. Redescription and typification of *Dendropanax umbellatus* (Araliaceae).

- Un guide illustré (annexe 6) des plantes consommées par le singe laineux à queue jaune :

Fernandez-Hilario, R., Fack, V., Shanee, S., Vercauteren, R., Drubbel, R., Meunier, H., Vercauteren, M. & Chuquitucto, W. Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla.

## 6.1 Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*), at La Esperanza, Peru: A strategy to cope with fruit shortage

### Authors :

\*Vinciane Fack<sup>1,2,3</sup>, Sam Shanee<sup>2,4</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>1</sup>, Hélène Meunier<sup>3,5</sup>, Martine Vercauteren<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium

<sup>2</sup> Asociacion Neotropical Primate Conservation Perú, Moyobamba, San Martin, Peru

<sup>3</sup> Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France

<sup>4</sup> Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom

<sup>5</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France

### \*Corresponding author

Vinciane Fack: vinciane.fack@gmail.com ; 0032479686625

### 6.1.1 Abstract

Geophagy, the deliberate ingestion of earth, is widespread across primate taxa and is generally explained by the supplementation and/or the protection hypotheses. Earth may procure micronutrients individuals could not find in their diet or may improve, by the action of clay, detoxification of secondary plant compounds. The Critically Endangered yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) was observed to consume earth rich in clay and poor in micronutrients, mostly during the dry season. Clay is known to adsorb secondary plant compounds, which may be abundant in blades and petioles, even more so during the dry season. To investigate the potential synchronicity between geophagy and a dietary shift, we conducted a 18-month field survey on a habituated group of *L. flavicauda* at El Toro, in northern Peru. We used focal animal follows and camera traps to record behavioral data, including occurrences of geophagy. We recoded 113 instances of geophagy. Travelling accounted for 33 % of behavioral records, 29 % resting, 25% feeding, 10 % foraging, 2 % in social activities. Geophagy mostly began when a dietary shift occurred, at the end of the wet season. We found positive correlations between geophagy and non-fruit items consumption during the dry season. Our results support the protection hypothesis to explain geophagy in *L. flavicauda*, with earth aiding in digestion of the extra secondary plant compounds ingested during the dry season. As such geophagy could be considered as an ecological strategy, helping primates to maintain a balanced and healthy diet during fruit shortage.

#### **Key words**

Atelidae; Earth consumption; Clay; Diet; Protection hypothesis; Resource trees

### 6.1.2 Introduction

Geophagy, the deliberate ingestion of earth, is widespread among non-human primates, and has been recorded in 136 of the 496 species, across 36 of the 79 genera (Pebsworth et al. 2019), and in many human societies (Young et al. 2011). Humans may consume earth for medicinal or religious purposes, as a famine food, a supplement during pregnancy and/or as a condiment (Abrahams and Parsons 1996; Young et al. 2011). In non-human primates, earth ingested may supplement the diet in micronutrients not readily available from other sources (the supplementation hypothesis), or protect against parasitic infestations, or secondary plant compounds (the protection hypothesis) (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth et al. 2019). Geophagy may also be multifunctional, depending on ecological conditions or intrinsic factors of the individual such as the age, sex or reproductive state (Pebsworth et al. 2012, 2019).

Plants elaborate secondary compounds against herbivorous. These chemical defenses include alkaloids, phenols and terpenes (Glander 1982). They are bitter, astringent, pungent (Harborne 2001; Lambert and Rothman 2015; Ta et al. 2018) and may deter animal feeding (Harborne 2001). Secondary plant compounds are categorized according to their effects on consumers (Glander 1982; Lambert and Rothman 2015). First, toxins are compounds of low molecular weight, effective in small doses they interfere with cell metabolism. Second, digestion inhibitors are compounds of diverse size and chemical nature that disrupt digestion and nutrient intake either through binding to peptides, making them unavailable for the consumer, or binding to the enzymes that normally digest them (Glander 1982; Lambert and Rothman 2015). The nature and content of secondary compounds in plants may vary through time and between different parts a single plant, between different plants of the same species, and between species (Glander 1982).

Secondary plant compounds are present in both human and non-humans' diets. Johns (1986), first highlighted the protection role of geophagy in humans, possibly playing a crucial role in the process of potato domestication. In the Peruvian Andes, indigenous people consume wild potatoes with clay which is effective in alleviating digestive troubles by adsorbing tomatine, a toxic glycoalkaloid found in wild potatoes (Johns 1986). Geophagy in non-human primates has also allowed the inclusion of otherwise toxic items in their diets (Johns 1986). Studying geophagy in our closest relatives may give us insights into the evolutive history of human diets and health challenges that both human and non-human primates face (Pebsworth et al. 2019).

Non-human primates have to cope with seasonal variations in the availability, quality and distribution of food resources in their habitat (Lambert and Rothman 2015; Van Schaik et al. 1993). Meeting their nutritional needs in periods of food scarcity represents a major challenge, even more for highly frugivorous species for which key resources are patchily distributed within the habitat (Borah et al. 2018). Most non-human primates exhibit plasticity in their diets, adjusting foraging strategies to

maintain a balanced diet under changing environmental conditions (Pebsworth et al. 2019; Van Schaik et al. 1993). Non-human primates may switch from high quality foods, i.e., items rich in sugars and easily digestible, such as ripe fruits and seeds, to low quality foods, i.e., items that are difficult to digest, such as leaves (Hanya 2004; Lambert and Rothman 2015). Even if fruits and seeds also contain secondary compounds, vegetative plant parts generally contain more, and this increases with leaf maturity (Glander 1982). Some non-human primates possess specialized stomachs and/or hindguts, promoting bacterial fermentation that facilitates the digestion of secondary compounds. Others have a specialized saliva that binds them (Lambert 1998). Frugivorous species possess a simple stomach with no specialization of the gastrointestinal tract, and are therefore more sensitive to secondary compounds (NRC 2003).

We studied geophagy in yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*), a Critically Endangered primate species, endemic to northern Peru. Wild individuals performed this behavior during rare and brief occurrences (mean of  $15 \pm \text{SD } 9$  seconds) at repeatedly visited sites, predominantly during the dry season. The earth these monkeys consumed was rich in clay and poor in microelements, which better supports the protection hypothesis (Fack et al. 2020). Fruits can be scarce in the neotropical habitats during the dry season (Peres 1994), leading to an increase in leaf consumption by this arboreal and frugivorous primate species (Shanee 2014). In this study we recorded temporal patterns of geophagy, activity budgets, and diets, to investigate hypothesized synchronicity between instances of geophagy by *L. flavicauda* and a dietary shift towards folivory. We also report seasonal differences in tree species used by *L. flavicauda*.

### 6.1.3 Methods

#### 6.1.3.1 Study site and group

We conducted field work at the La Esperanza field site (S 5°39'11, W 77°54'), located on the eastern slopes of the Andes, in the Amazonas department, northern Peru. The terrain is steep, with elevations between 1800 and 2400 m a.s.l. The disturbed montane cloud forest habitat at the site is interspaced by pastures, and dominated by *Ficus* spp. trees. The canopy height is ~15-25 m, with some trees up to 35 meters (Shanee and Shanee, 2011b, 2011a). The sun rises at ~ 06:30 h and sets at ~ 18:30 h. Humidity is high year-round (70 – 99%) with an annual rainfall of ~1,700 mm (Shanee and Shanee, 2011b) and a mean temperature of ~14°C all year round (Shanee 2014). The drier season occurs between May and October, and the wet season between November and April.

The habituated study group of *Lagothrix flavicauda* we followed has been studied since 2007 (Shanee and Shanee 2011a, 2011b, 2015; Shanee et al. 2007). As monkeys were not individually recognizable, we distinguished them between age/sex classes: 4 adult males, 8 adult females, 3-4 adult









females with infants, 2 juvenile males and 4 juvenile females. Adults are large bodied with yellow hairs on the inner side of the end of the tail. Males have a long yellow scrotal tuft up to 15 cm. Females have few and short yellow genital hairs, and a prominent clitoris. Juveniles are smaller than adults and move independently; infants are carried by their mother (DeLuycker 2007).

### 6.1.3.2 Data collection

We collected data in pairs, comprising one researcher and one local field assistant. Between 2016 and 2018 we undertook field trips every two weeks for 6 consecutive days, during 15.5 months, over four periods: February – July 2016, November 2016 – January 2017, July – October 2017, May – July 2018. Across the study period data were available for all months of a year. We used focal follows to record behavioral data for 5 consecutive days during each field trip, from 07:00 h to 18:00 h. We also used camera traps to survey geophagy sites continuously: 4 sites in 2016 and 2017, and 7 sites in 2018. After the first 2016 study period (Feb-Jul), we left the camera traps functioning at the different geophagy sites until the batteries ran out (Table 21). In 2017, we used the four camera traps during two additional months, February and March. During survey periods we checked all camera traps (batteries, SD memory cards, device position) once a month, on the last day of a field trip so as not to interfere with focal follows. In 2018, we completely lost one camera trap in a small land slide (Table 21).

**Table 21:** Number of camera trap days by geophagy site and season at La Esperanza, Peru, between 2016 and 2018. With the wet season from November to April and dry season from May to October. After the first 2016 study period (Feb-July), we let the camera traps functioning at the different geophagy sites. At site n°1, the camera trap functioned continuously between 1/02/16 and 31/03/17.

Geophagy sites	2016				2017				2018		Total	
												
	Dates	N days	Dates	N days	Dates	N days	Dates	N days	Dates	N days		
1	01/02-30/04; 01/11-31/12	151	01/05-31/10	184	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108	/	1/05-31/07	92	625
2	15-30/04; 01/11-31/12	76	01/05-30/07	91	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	92	457
3	15-30/04; 01/11-31/12	76	01/05-13/09	136	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	0*	410
4	01/02-30/04; 01/11-31/12	151	01/05-30/07	91	01/01-31/03	90	10/07-26/10	108		1/05-31/07	92	532
5	/	/	/	/	/	/	/	/		1/05-31/07	92	92
6										1/05-31/07	92	92
7										18/05-31/07	74	74
Total		454		502		360		432			534	2282

\*Total loss of the camera trap that did not record anything.

### 6.1.3.3 Survey design

#### 6.1.3.3.1 Activity budget and food resources

Each day, we started behavioral follows once the group was located and the focal animal selected. For each new follow we changed the age/sex category of the focal thus maintaining even sampling between classes. During follows, we recorded the behavior of the focal animal every five minutes (max. 12 scans/hour). Sometimes, we were not able to confidently identify the sex of a juvenile, and these follows were put in an additional class, 'J'. We stopped follows when the focal animal began resting for the night or when topographical or meteorological constraints prevented us from continuing follows, or when the group was lost from sight and couldn't be relocated (Shanee and Shanee, 2011a).

We placed behaviors in one of five categories: travelling (i.e., moving from one point to another) divided into directional movement (i.e., moving from one tree to another) and stationary movement (i.e., moving within the same tree); resting (i.e., being inactive) divided into vigilant resting (i.e., stationary but observing surroundings), passive resting (i.e., lying with eyes open) and sleeping (i.e., lying with eyes closed); feeding (i.e., handling and/or consuming any food resource – fruits, blades or petioles of leaves, flowers, earth (geophagy), or “other” items including dry twigs, bamboo, snakes, insects, honey); foraging (i.e., searching for food to consume, commonly within moss, bromeliads or other epiphytes, or dead trunks); social (i.e., being involved in interactions with conspecifics) divided into play (i.e., actively engaged in repetitive chasing or touching of another individual while emitting particular vocalizations), hug (i.e., being in contact with another individual and embracing it or being embraced), aggression (i.e., attacking or being attacked, including vocalizing, branch shacking and physical contact), sexual (i.e., adults engaged in copulation or related behaviors), and breastfeeding (i.e., adult female sitting on a branch with her nipple in the infant mouth); and other category, including other vocalizations, solitary play, territorial marking (i.e., adult male rubbing his chest or genitals against a tree trunk), defecating and urinating. When following an adult female with infant, we recorded the infants position relative to the female, back/belly, and its activities when not being carried. When the focal animal fed in the same tree for two or more consecutive data points, we marked the tree as a ‘feeding tree’, recording its GPS location (Garmin GPS 62s, error  $\leq 10$  m), its DBH (cm), estimated height (m), and marked it with an id number so as to be able to count it again if used more than once.

#### 6.1.3.3.2 Botanical sampling

We conducted two dedicated periods of botanical sampling, in November 2017 and July 2018, to not interfere with behavioral data collection. We sampled all trees previously marked as feeding trees; collecting leafy branches and, when possible, fruits, flowers, and buds. When necessary, we used a telescoping tree pruner to reach upper branches. Items were photographed *in situ* and then pressed for temporary storage. Once at camp we transferred samples to hermetic plastic bags, filled with 90% alcohol. These were sealed with adhesive and in dark conditions at ambient temperature. All botanical

samples were deposited and identified at the Herbarium of the *Universidad Nacional Agraria La Molina*, in Lima.

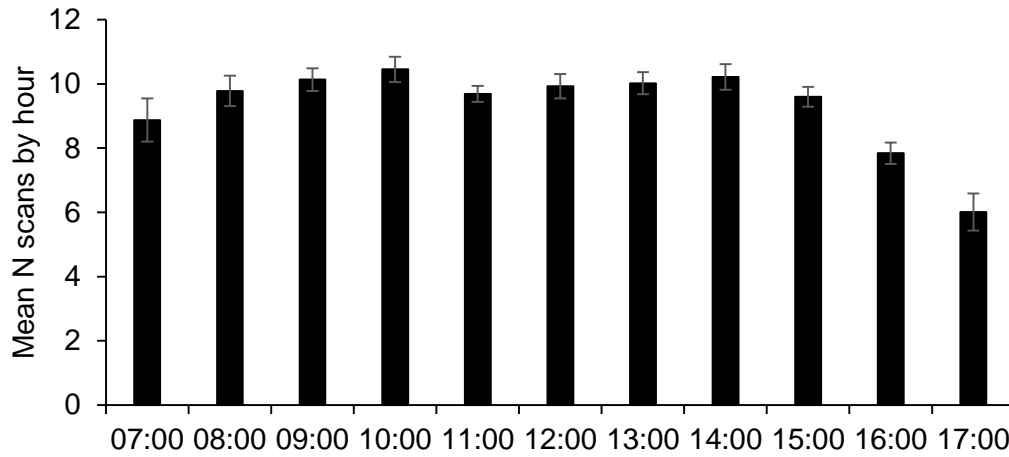
#### 6.1.3.3.3 Geophagy

Two geophagy sites (1 and 4) were known prior to starting this study, more sites were added as the study progressed. These additional sites were found during focal follows thanks to direct observations (Table 1). We placed one camera trap at each geophagy site, fixed to a tree trunk or low branch. Camera traps were triggered by infrared motion and heat sensors (Bushnell Aggressor Low-Glow 14MP Trophy Cam HD and Bushnell 8MP Trophy Cam HD). We synchronized camera traps by time and day, and left them active continuously. Camera traps always recorded complete geophagy events. We set video durations at 45 or 60 seconds, depending the camera model, with intervals between videos set at one second. Between the 10<sup>th</sup> July and the 16<sup>th</sup> October 2017, the camera trap at site n°3 malfunctioned and recorded videos of only 15 seconds, and in 2018, the camera trap at the site n°3 malfunctioned again, meaning no data were recorded at this site for the last three months of the study period (Table 1). We did not encounter storage capacity or battery problems with camera traps. During focal follows, we recorded *ad lib* observations of geophagy, whether or not the focal individual was involved. We did not survey some geophagy sites with camera traps because of the limited number of available devices and priority was given to uninterrupted monitoring of previous sites.

Data recorded from videos and during direct observations included: date, time, site ID, video/observation ID, number and age/sex class of the individuals involved. In some videos we could not determine the sex class of the individual, due to its position, so we included an ‘adult of undetermined sex’ class. We define a geophagy event as involving one individual retrieving earth at a geophagy site. We considered cases where multiple individuals were at the same geophagy site, retrieving earth, simultaneously as two events. We defined successive events, those < 60 s between each event. We considered a geophagy event as a solitary activity even if it was included in successive events, but not if it was a simultaneous.

#### 6.1.3.4 Data analysis

We used non-parametric Chi-square tests, with significance level set to  $\leq 0.05$ , to analyze our dataset. All analyses were made in R Studio 3.4 (R Core Team 2017). We removed from “out of sight” points from the behavioral dataset prior to analyses. We also removed data from follows in July 2016 as the month was incomplete, as well as the only geophagy event of July 2016. We pooled the JM, JF and J classes into a single JX class for seasonal and monthly analyses of food consumption, due to a lack of data on juvenile males during the wet season. In total, we recorded a monthly mean of  $735.7 \pm 166.1$  behavioral scans during the study (N = 15) (2016:  $828.1 \pm 277.9$  (N = 7); 2017:  $612.8 \pm 151.4$  (N = 5); 2018:  $725 \pm 58.7$  (N = 3)). We had less behavioral samples from the first and last hours each day (Fig. 49).



**Figure 49.** Daily distribution of the mean number of behavioral scans per hour (N max = 12) recorded during focal follows of *Lagothrix flavicauda*, at La Esperanza, Peru (2016-2018).

## 6.1.4 Results

### 6.1.4.1 Activity budgets and food resources

We collected 12,429 behavioral data points during the 15 months of focal follows, equivalent to ~1,036 hours of follows. Excluding “out of sight” points (1,396 points) left 11,033 points for analyses. Data from behavioral follows were uneven between age/sex classes with 31.4% AM, 22.6% to AF, 23.8% to AFI, 7.7% to JM, 12.7% to JF and 1.9% to J (Table 22).

**Table 22** Sampling effort in the field and used in the analyses.

Age/sex class	Sampling effort in the field		Sampling effort used in analysis	
	N total	N out of sight	Annual	Seasonal/Monthly
AM	3799	334	3465	3465
AF	2833	345	2488	2488
AFD	2912	282	2630	2630
JM	1006	162	844	/
JF	1625	228	1397	/
J	254	45	/	/
JX=JM+JF+J	/	/	/	2450
<b>TOTAL</b>	<b>12429</b>	<b>1396</b>	<b>10824</b>	<b>11033</b>

#### 6.1.4.1.1 Annual patterns

The *L. flavicauda* group spent 33.42 % of their time travelling, 28.95 % resting, 24.88 % feeding, 10.37 % foraging, 1.58 % in social activities and 0.80 % in others activities. These activities

were not evenly distributed between age/sex classes ( $\chi^2 = 6602$ ,  $df = 16$ ,  $p < 0.001$ ). We found a significant difference between age/sex classes for all activities except travelling (Table 23). We did not test ‘other’ activities as this category included various behaviors. Travelling included 86.1% directional movement and 13.9% stationary movement, with differences found between age/sex classes ( $\chi^2=12.9$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.05$ ). Animals were vigilant while resting in 75.6% of resting records, passive in 21.5%, and sleeping in 2.9%. We found significant differences between age/sex classes for all resting categories ( $\chi^2 = 33.9$ ,  $df = 12$ ,  $p < 0.001$ ). Fruit was the most common dietary item (60.4% of feeding records), followed by leaf blades (31.1%), petioles (5.0%), flowers (1.8%), other items (1.3%) and earth (0.5%). Consumption of these items was not evenly distributed between age/sex classes ( $\chi^2 = 2567$ ,  $df = 16$ ,  $p < 0.001$ ). We found significant differences between age/sex classes for all food items except flowers, for which we had to pool the juvenile classes to have sufficient data (Table 24). We observed monkeys foraging in mosses (50.0% of foraging records), bromeliads (24.1%), others epiphytes (24.8%), and dead tree trunks (1.1%). Foraging was significantly different between age/sex classes ( $\chi^2 = 23.03$ ,  $df = 12$ ,  $p < 0.05$ ). Social activities were strongly dependent on whether the focal animal was adult or juvenile ( $\chi^2 = 23.75$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ). Over half the records of social behavior (50.4%) were for play activities, the majority involving juvenile individuals. We observed females with dependent infant breastfeeding in 8.4% of social records. Copulation only occurred between adult individuals, accounting for 7.5% of social records. Hugs occurred in 30.0% of social records and agonist interaction in 2.7%.

**Table 23** Activity budget for *Lagothrix flavicauda* across age/sex classes, at La Esperanza, Peru, 2016-2018.

	Travelling (%)	Resting (%)	Feeding (%)	Foraging (%)	Social behaviour (%)	Other (%)
Adult male	32,12	26,96	24,7	14,69	0,73	0,81
Adult female	34,17	25,8	28,31	11,26	0,15	0,3
Adult female with infant	33,7	32,95	22,75	9,01	0,55	1,04
Juvenile female	34,57	28,63	23,05	8,38	4,87	0,5
Juvenile male	31,83	28,74	26,48	3,8	7,36	1,78
Mean	33,28	28,62	25,06	9,43	2,73	0,89
SD	1,04	1,79	1,87	2,84	2,71	0,42
X <sup>2</sup>	4.45	44.47	28.63	103.9	347.5	
p-value (df=4)	p > 0,05	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001	

**Table 24** Food items consumed by *Lagothrix flavicauda* by age/sex classes, at La Esperanza, Peru, 2016-2018.

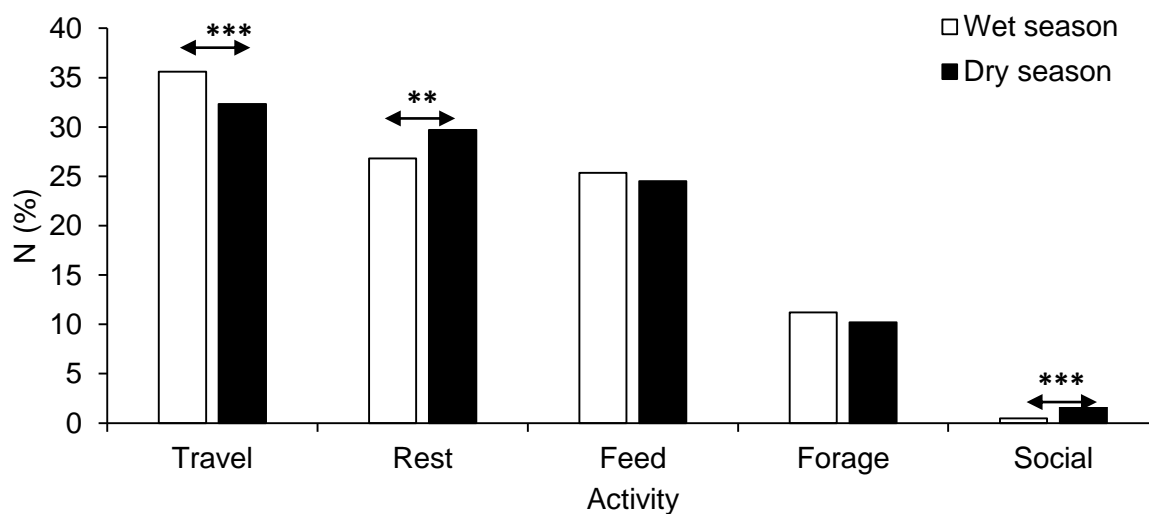
	Fruits (%)	Blades (%)	Petioles (%)	Flowers (%)	Earth (%)	Other (%)
Adult male	63,34	28,95	4,93	1,64	0,51	0,63
Adult female	68,30	22,06	2,94	2,45	0,16	4,08
Adult female with infant	56,66	36,61	3,36	2,02	0,67	0,67
Juvenile female	56,52	34,47	8,07	0,62	0,31	0
Juvenile male	45,74	40,81	11,66	1,35	0,45	0
Mean	58,11	32,58	6,19	1,62	0,42	1,08
SD	6,17	5,66	2,94	0,51	0,15	1,20
X <sup>2</sup>	26.53	38.8	36.96	4.22*	/	
p-value	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p>0.05	/	

(df=4 ; \*df=3)

\*We tested flower consumption with JF, JM and J classes pooled into one JX class to provide sufficient data for analyses.

#### 6.1.4.1.2 Seasonal activity patterns

Activities were not evenly distributed between the wet and dry seasons ( $\chi^2 = 72.6$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.001$ ), except feeding and foraging ( $\chi^2 = 0.94$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$  and  $\chi^2 = 2.65$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ , respectively) (Fig. 50). During the dry season, individuals spent less time travelling ( $\chi^2 = 12.07$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), and more time resting ( $\chi^2 = 10.2$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ). We also observed more social activities during the dry season ( $\chi^2 = 53.8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), mostly involving juveniles (Fig. 50).

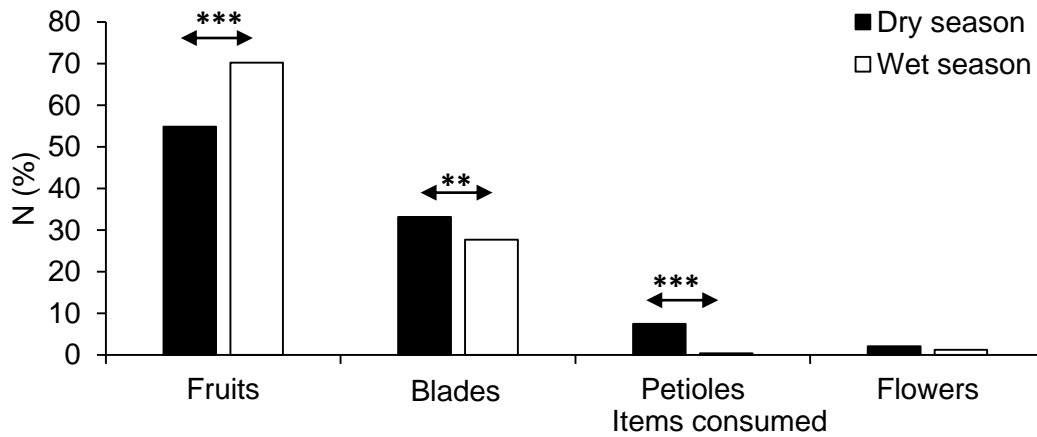


**Figure 50** Differences in activity budget of *Lagothrix flavicauda* between wet and dry seasons, at La Esperanza, Peru.



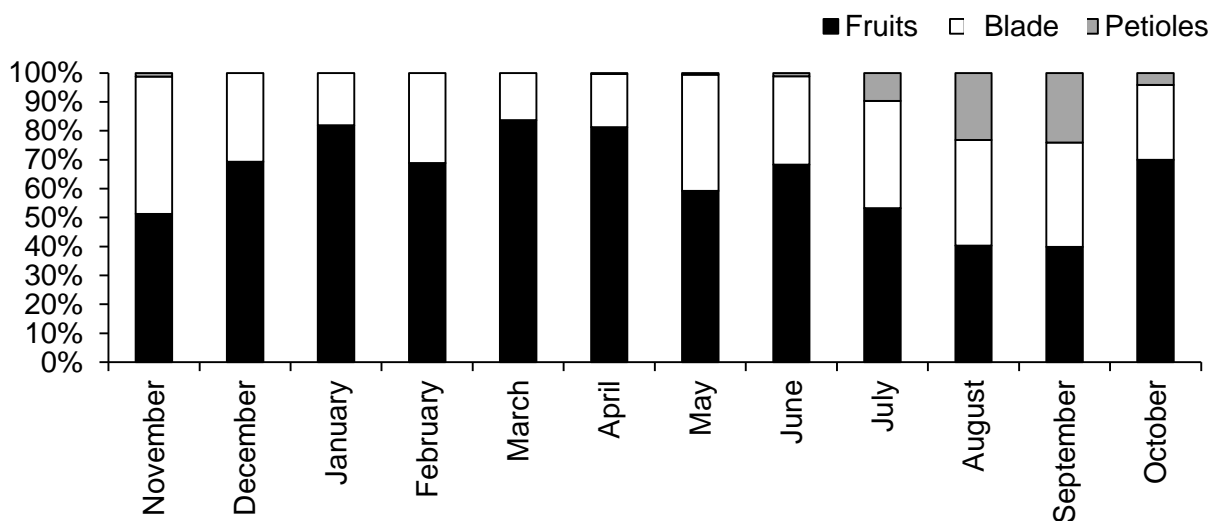
6.1.4.1.3 Dietary shift and food resources

We found a significant shift in the monkeys' diet between seasons ( $X^2=97.8$ ,  $df=3$ ,  $p$ -value < 0.001; earth and other categories not included). During the dry season, monkeys ate significantly less fruits ( $X^2=62.52$ ,  $df=1$ ,  $p<0.001$ ), more blades of leaves ( $X^2=8.3$ ,  $df=1$ ,  $p<0.01$ ) and more petioles of leaves ( $X^2=66.86$ ,  $df=1$ ,  $p<0.001$ ) than during the wet season (Fig. 51).



**Figure 51** Food items consumption of *Lagothrix flavicauda* in dry and wet seasons at La Esperanza, Peru, 2016-2018.

Between April and May, fruit consumption dropped by 22.1% and leaf blade consumption increased by 21.9% (Fig.52). Consumption of petioles occurred predominantly during the dry season, with only four observations during the wet season (Fig. 52). The largest increase in petiole consumption occurred between July and August (13.6%).



**Figure 52** Monthly consumption of fruits, blades and petioles of leaves by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, Peru, 2016-2018 (Wet season from November to April; Dry season from May to October).

6.1.4.2 Feeding trees

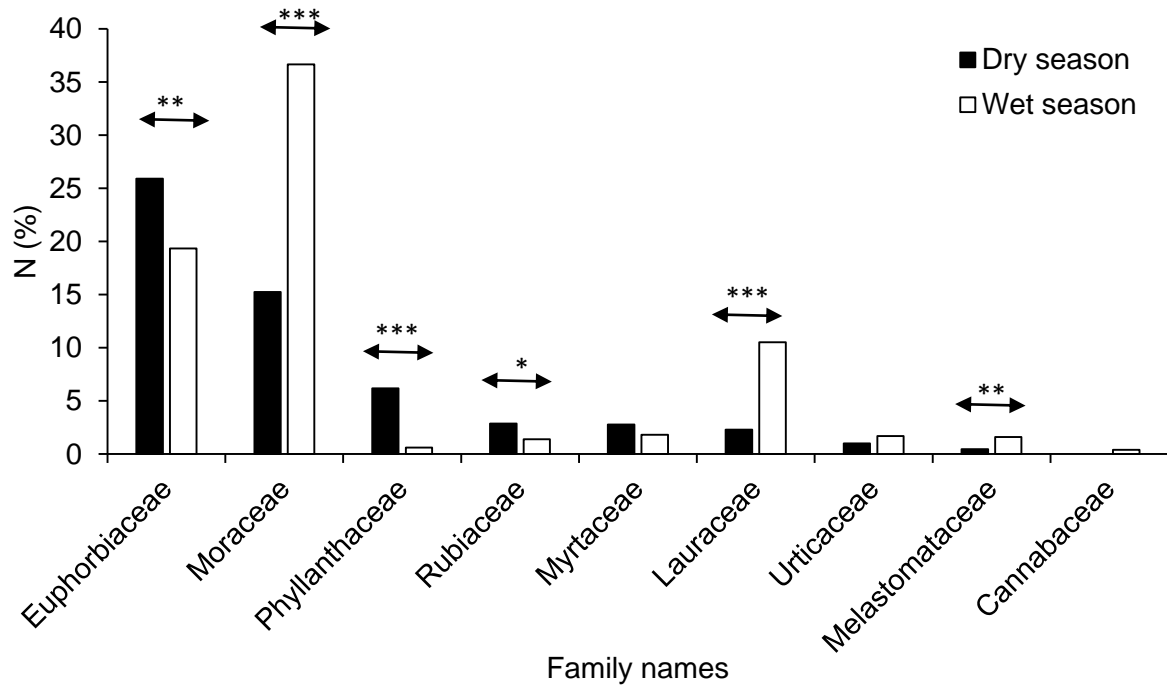
We georeferenced a total of 225 feeding trees, 128 during the dry season and 107 during the wet season (ten trees were used in both seasons). These trees were involved in 38.2% of the 2,697 feeding records. In total, we collected and identified samples from 50 feeding trees (26 used only in wet season, 18 only in dry season, and six used in both seasons (Table 25). Among these *Ficus* with 27 specimens (54%) (Fam: Moraceae) and *Sapium* with nine specimens (18%) (Fam: Euphorbiaceae) were the most common genera. The remaining 14 trees belonged to eleven genera (Table 25).

**Table 25** Feeding tree species used by *Lagothrix flavicauda* during the dry and wet seasons, at La Esperanza, Peru.

Scientific name	Family	N marked trees	Items consumed	Seasons of consumption
<i>Ficus santanderana</i> Dugand	Moraceae	11	LE, FR	Dry, wet
<i>Sapium</i> sp.nov.	Euphorbiaceae	9	FR	Dry, wet
<i>Ficus americana</i> subsp. <i>andicola</i> (Standl.) C.C. Berg	Moraceae	8	LE, FR	Dry, wet
<i>Ficus mutisii</i> Dugand	Moraceae	3	FR	Dry, wet
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	3	LE, FR	Dry, wet
<i>Ficus cuatrecasiana</i> Dugand	Moraceae	2	FR	Dry, wet
<i>Guettarda hirsuta</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Rubiaceae	2	LE, FL	Wet
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	Rubiaceae	2	LE, FR	Dry
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i> (Nees) Rohwer	Lauraceae	1	FR	Dry
<i>Dendropanax umbellatus</i> (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr.	Araliaceae	1	LE, FR	Dry
<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae	1	FR	Wet
<i>Hieronyma macrocarpa</i> Müll. Arg.	Phyllanthaceae	1	FR	Dry
<i>Ladenbergia riveroana</i> (Wedd.) Standl.	Rubiaceae	1	LE, FR	Dry
<i>Magnolia</i> sp. nov.	Magnoliaceae	1	LE	Dry
<i>Morus insignis</i> Bureau	Moraceae	1	PT	Dry
<i>Nectandra</i> aff. <i>reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Lauraceae	1	FR	Wet
<i>Nectandra olida</i> Rohwer	Lauraceae	1	FR	Wet
<i>Pourouma montana</i> C.C. Berg	Urticaceae	1	FR	Wet

Using our identified botanical samples, we were able to assign additional feeding trees to families. Of 2,697 feeding records, we identified 53 common names in local use and one “undetermined” category (N=48; 1.8% of feeding records). After removing trees that were only used once, we were left with 44 common names. We identified to family 13 common names, and the species associated to them (Up to three species were referred to with the same common name), as such we were able to confidently

identify 63.6% of the arboreal resources in the groups diet during the study periods. The two most common families in the groups' diet were Euphorbiaceae and Moraceae (46.8% of the diet, combined). The most common families/items during the dry season were; Euphorbiaceae (25.9%), lianas (16.6%), Moraceae (15.24%), and Phyllanthaceae (6.18%). During the wet season, the most common families/items were; Moraceae (36.67%), Euphorbiaceae (25.9%), lianas (12.73%), and Lauraceae (10.52%). Lianas represented a significant food resources, with the highest consumption during the dry season ( $\chi^2 = 5.19$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig.53).



**Figure 53** Plant families eaten by *Lagothrix flavicauda* in both dry and wet seasons, at La Esperanza, Peru.

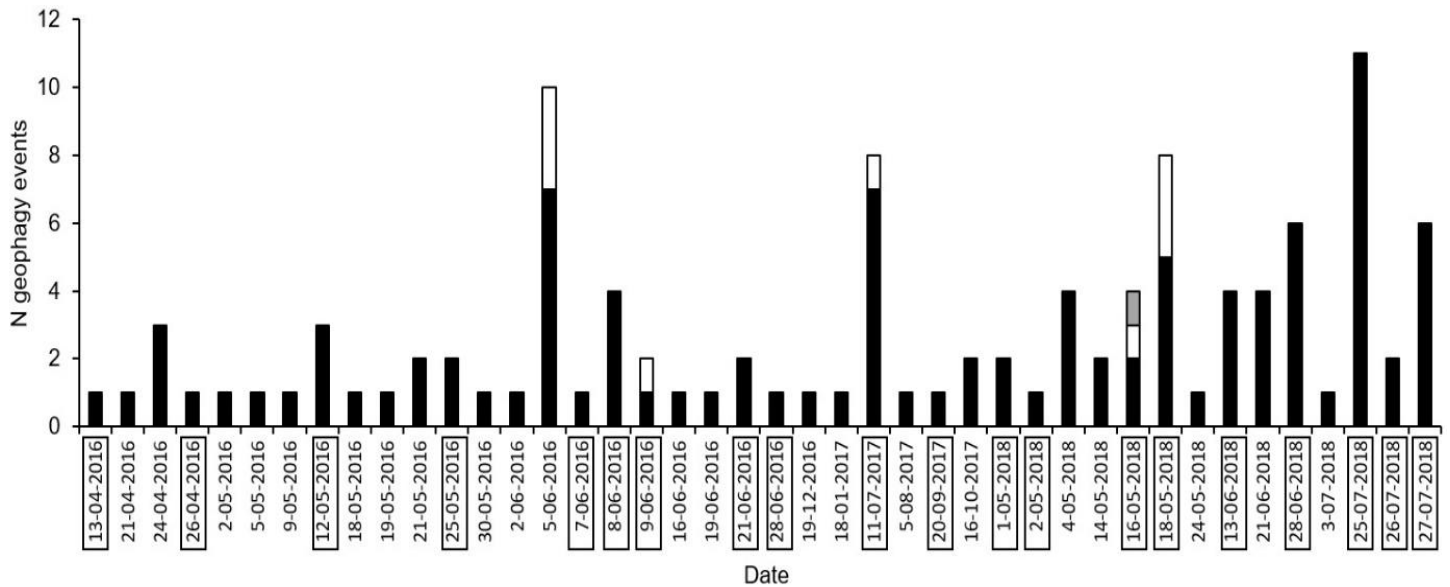
### 6.1.4.3 Geophagy

Through direct observation, we recorded 46 geophagy events, of which 11 were recorded as data points during the focal follows (0.09% of the behavioral data). Camera traps recorded an additional 66 events, occurring on 29 different days (1.3% of camera trap days). We counted 933 seconds of geophagy events (0.001% of the 24,264 hours of day time camera survey).

#### 6.1.4.3.1 Seasonal and monthly patterns of geophagy events

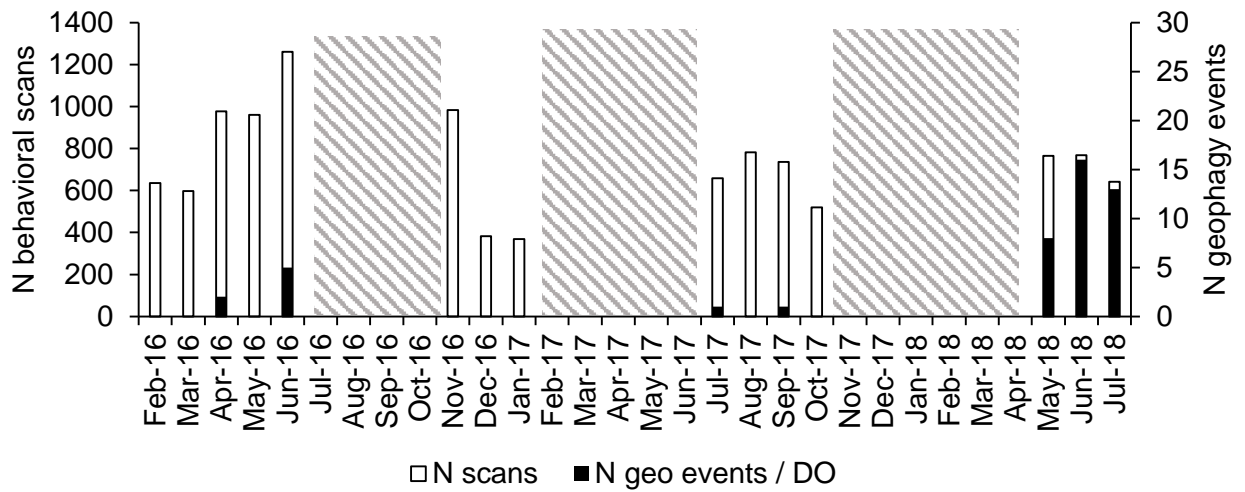
Geophagy events coincided with focal follow on 20 days (Fig. 54), with the focal animal retrieving and eating earth on nine occasions. During the 2016 and 2017 camera trap surveys, we

recorded significantly more geophagy events during the dry season ( $\chi^2 = 18.8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$  and  $\chi^2 = 7.4$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ , respectively). Over the entire study period, we observed the most geophagy events during the first three months of the dry season (May, June and July) (Fig. 55a, b). These months were surveyed twice (Fig. 55a, b). Geophagy was also observed in April, at the end of the wet season. During the entire study period, geophagy events were not evenly distributed during the day ( $\chi^2 = 90.9$ ,  $df = 12$ ,  $p < 0.001$ ). We did not find any significant correlations between the monthly distribution of geophagy events (%) and frequencies of different activities (%) (travelling  $r_s = 0.09$ ,  $p = 0.77$ , resting  $r_s = -0.28$ ,  $p = 0.37$ , feeding  $r_s = -0.22$ ,  $p = 0.48$ , and foraging  $r_s = 0.27$ ,  $p = 0.4$ ). Nor did we find significant correlation between the frequency of geophagy and the consumption of different dietary items (fruits  $r_s = -0.09$ ,  $p = 0.77$ , petioles  $r_s = 0.22$ ,  $p = 0.49$ , blades  $r_s = 0.08$ ,  $p = 0.82$ ).

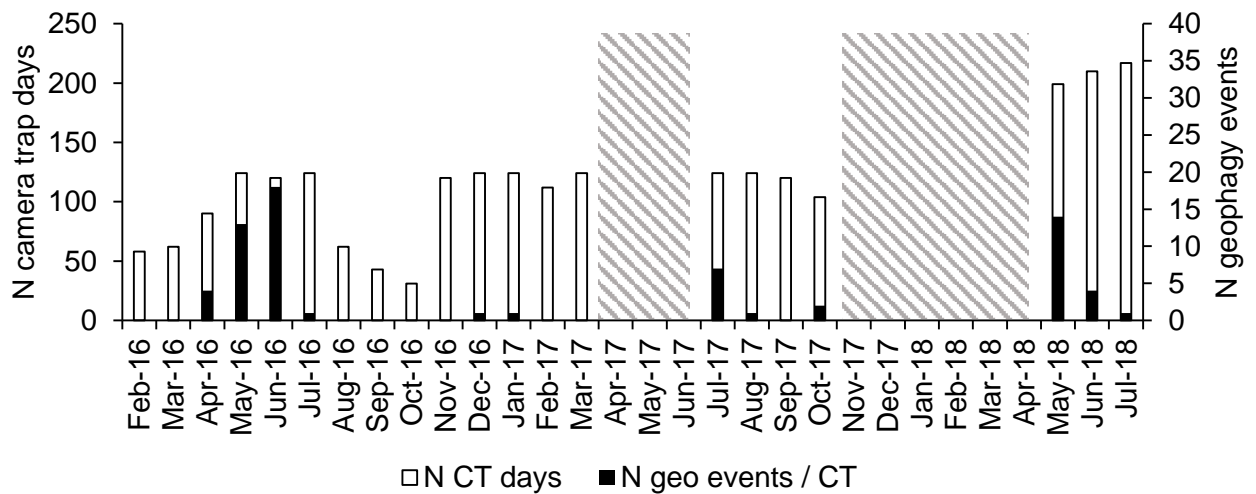


**Figure 54** Daily distribution of geophagy events by *Lagothrix flavicauda* across the study period at La Esperanza, Peru. Different column shades represent different geophagy sites. Marked dates represent geophagy events that took place on focal follow days.

a)



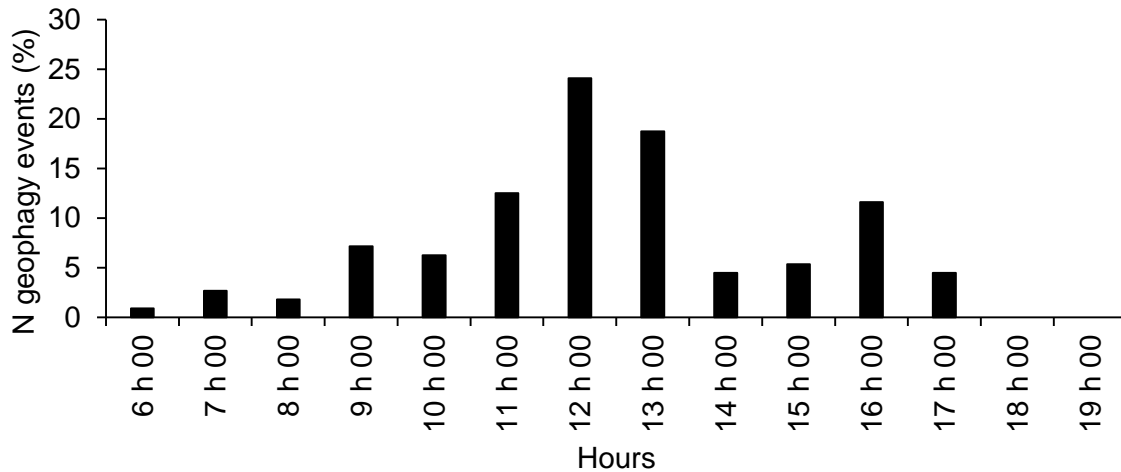
b)



**Figure 55** Number of geophagy events by *Lagothrix flavicauda* (N=112), at La Esperanza, recorded during the entire study period (2016-2018). a) Events recorded by direct observation, showing total number of behavioral scans and geophagy events, b) Events recorded by camera traps, showing the total number of camera trap days (with two camera traps functioning in August and September and one in October 2016). We did not consider the single geophagy event of July 2016 in the analyses.

#### 6.1.4.3.2 Daily patterns of geophagy

Geophagy was observed at all times except after 5 pm. The most common time (55 % of events) for geophagy was between 11 am and 1 pm (Fig. 56). Adult females with dependent infants had the smallest range of times to practice geophagy, followed by infants. Adult females without infants had the broadest range of times (Table 26). We did not find a significant difference of event timing between the age/sex classes ( $\chi^2 = 8.3$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.08$ ).



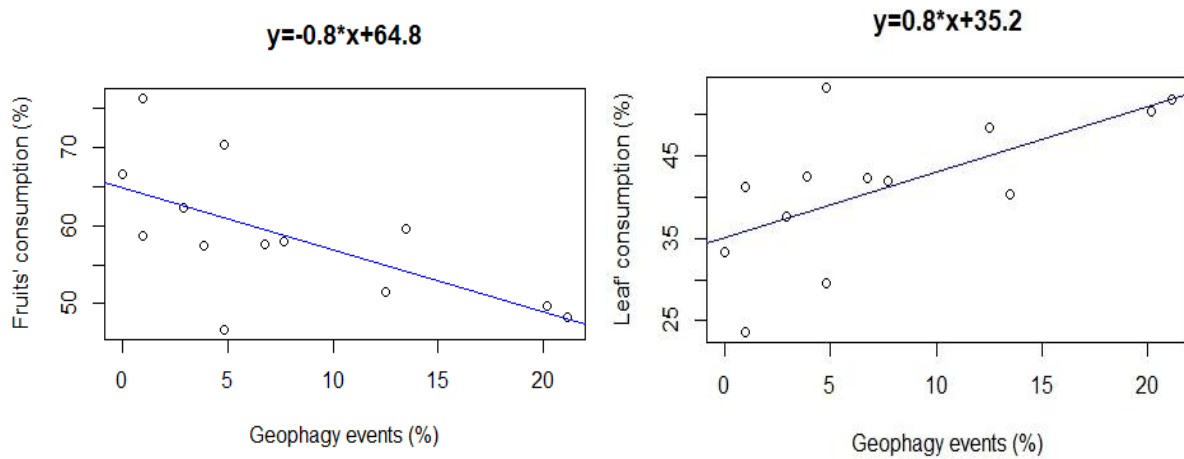
**Figure 56** Daily pattern of geophagy in *Lagothrix flavicauda* (% events) at La Esperanza, during the entire study (N=112), 2016-2018.

**Table 26** Number of geophagy events in *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, by age/sex class by hourly time slot. All juvenile categories are pooled and adult of undetermined sex class (AX, N=3) was discarded. AFI = adult females with dependent infant, IX = infants, AM = adult males, AF = adult females, J = pooled juvenile categories.

	6:00	7:00	8:00	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00	Total
AFI						2	3	3					8
IX					1	2	1	1					5
AM				2	2	1	7	4	1	1	3	2	23
AF		1	2	2	3	2	8	3	3	2	8	2	36
JX		2		4	1	7	8	9	1	3	2		37
Total		3	2	8	7	14	27	20	5	6	13	4	109

During the dry season monkeys had a tendency to increase geophagy, at times when they increased consumption of leaves and petioles, and decreased consumption of fruits. There is a significant negative correlation between geophagy and fruit consumption at different hours ( $r_s = -0.62$ ,  $p = 0.02$ ), and a significant positive correlation between geophagy and consumption of leaves ( $r_s = 0.62$ ,  $p = 0.02$ ) (Fig. 57). When distinguishing the parts of leaves, we found a significant positive correlation between geophagy and petiole consumption ( $r_s = 0.7$ ,  $p = 0.015$ ) and we found that there was a weak but non-significant positive correlation between geophagy and consumption of blades ( $r_s = 0.53$ ,  $p = 0.07$ ).

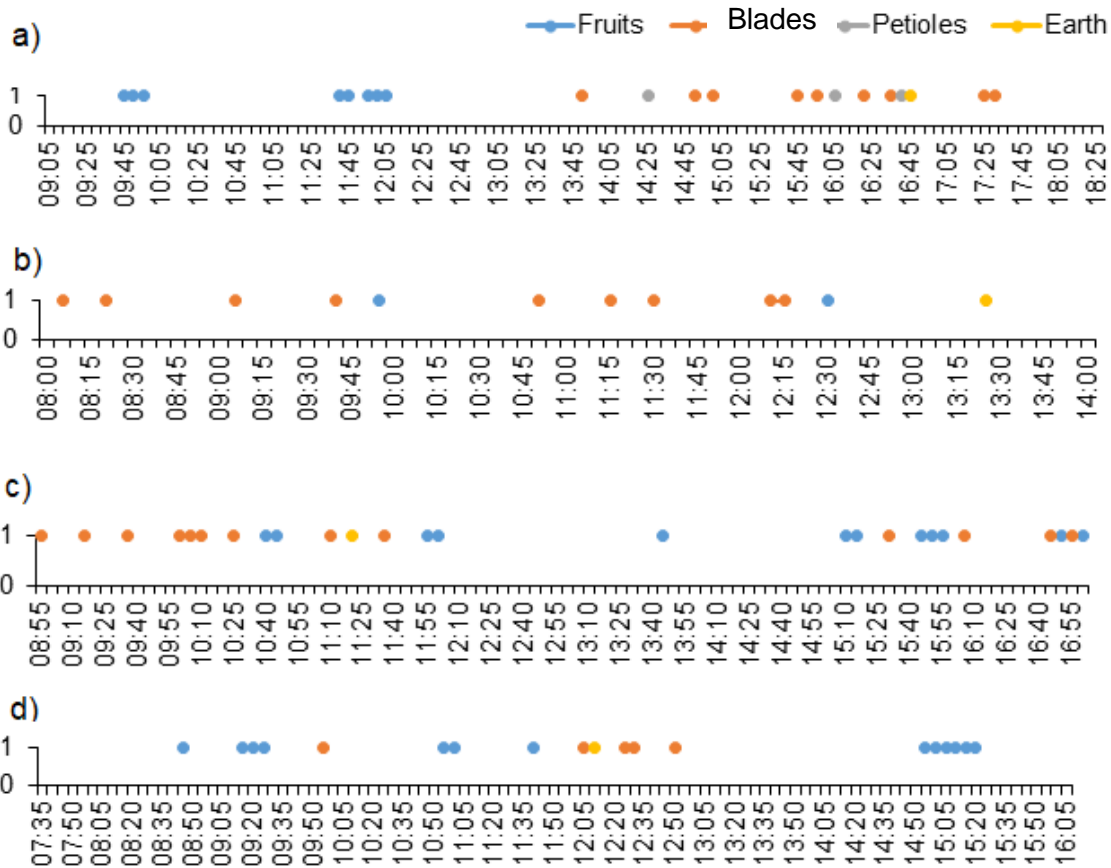




**Figure 57** Results of Spearman's correlations between geophagy events (%), by *Lagothrix flavicauda* at La Esperanza, and fruit and leaf consumption (%) across the day during the dry season.

#### 6.1.4.3.3 Geophagy with the focal animal involved

Of the nine days when the focal animal engaged in geophagy, four occasions involved more than four individuals engaging in geophagy successively. On 11<sup>th</sup> July 2017, during follows of an adult female, the focal animal ate earth at 4:40 pm, which was part of a succession totaling seven geophagy events. On this day the focal female's consumption of leaves (petioles and blades) was significantly higher during the afternoon, coinciding with the occurrence of geophagy ( $\chi^2 = 12.5$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 58a). On 18<sup>th</sup> May 2018, during follows of an adult female with dependent infant, the focal female consumed blades several times prior to engaging in geophagy five times, successively (Fig. 58b). On 28<sup>th</sup> June 2018, a juvenile male was observed in a succession of six geophagy events, which coincided with a morning period when he consumed twice as much leaves than in the afternoon, although fruit and leaf consumption were not significantly different between the morning and afternoon ( $\chi^2 = 1.9$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.17$ ) (Fig. 58c). And finally, on 25<sup>th</sup> July 2018, during follows of an adult male, we observed the focal in a succession of eleven geophagy events, starting at 12:12 am. This animal fruit consumption was similar in the morning and the afternoon, but leaf consumption increased significantly in the afternoon at the same time as geophagy ( $\chi^2 = 4.5$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ) (Fig. 58d).



**Figure 58** Distribution of fruit, blades and petiole consumption and geophagy observations on a) The 11<sup>th</sup> July 2017 by an adult female at 4:40 pm, b) The 18<sup>th</sup> May 2018 by an adult female with dependent infant, at 1:25 pm, c) The 28<sup>th</sup> June 2018 by a juvenile male, at 11:20 am, and d) The 25<sup>th</sup> July 2018 by an adult male, at 12:12 am.

### 6.1.5 Discussion

This study highlights the different temporal relationships between diet and geophagy in *Lagothrix flavicauda*. Geophagy only began at the end of the wet season (April) and predominantly occurred during the first three months of the dry season (May, June and July). The move to geophagy coincided with significant shifts in diet, towards higher leaf consumption. Furthermore, through hours of a representative dry season day, we found correlations between earth and vegetal item consumption. When individuals ate earth, they ate less fruits and more leaves, and presumably more plant secondary compounds. Our study underlines the direct relation between earth and leaf consumption

Few studies have examined seasonal patterns in geophagy in non-human primates (Pebsworth, Huffman, et al. 2019), and those that have, have shown that geophagy is predominantly a dry season behavior, for example, in *Ateles belzebuth*, *Alouatta seniculus*, *Alouatta belzebul*, *Gorilla gorilla beringei*, *Chiropotes satanas*, and *Callicebus personatus melanochir* (Blake et al. 2010; De Souza et al.

2002; Mahaney et al. 1995; Müller et al. 1997; Veiga and Ferrari 2007). In these studies, geophagy was found to be related to dietary shifts during periods of food scarcity, except in *Chiropotes satanas* for which there was no evidence of such dietary variations though the year (Veiga and Ferrari 2007). Some researchers have argued that earth consumed may aid in adsorbing the increased amount of secondary compounds ingested (Blake et al. 2010; Mahaney et al. 1995; Müller and Hartmann 1997), but others did not exclude that earth may supplement minerals lacking in the diet during these same periods of food scarcity, when lower quality items were consumed in greater quantity (De Souza et al. 2002; Veiga and Ferrari 2007).

The most common activities we observed were travelling, resting and feeding. We found that monkeys spent less time travelling and more time resting during the dry season. Nevertheless, we did not find any monthly correlation between geophagy and these activities. Even in the dry season, when geophagy is more common, it remains a rare behavior and therefore may not impact the frequency of other activities. The annual activity budget of *L. flavicauda* we calculated is comparable to that published for the 2009-2011 period (Shanee 2014, Shanee and Shanee 2011b), highlighting stability over time. We followed the same methodology on the same study group, providing details about the sub-categories of activities, for which we cannot formulate comparisons. As in Shanee and Shanee (2011b), we found differences between the age/sex classes in the frequency of all activities, except for travelling. Interestingly, we found that adult females with infant spent the most time resting, whereas Shanee & Shanee (2011b) found that they rested the least. We also found that they spent the least amount of time feeding, again contrary to Shanee & Shanee (2011b). The energetic requirements of caring for an infant demands a lot of energy, therefore mothers might adopt energy saving measures, such as resting, or energy maximizing strategies, such as increased feeding. Similarly, caring for a dependent infant would require increased vigilance, possibly leading to less resting time. What both studies did find was that juveniles are the most involved in social interactions.

Our analysis of daily patterns of geophagy show that this behavior could occur throughout the day, except after 6:00 pm. There was a predominance for geophagy events to occur between 11:00 am and 2:00 pm, with peak incidences around midday. In *Ateles hybridus*, geophagy occurs between 7:00 am and 5:00 pm, with a peak between 11:00 am and 12:00 am (Link et al. 2011) and in *Ateles belzebuth* and *Alouatta seniculus*, geophagy has been observed between 8:30 am and 4:30 pm, with peaks in *A. belzebuth* between 11:00-12:00 and 1:00-2:00 (Blake et al. 2010). No clear pattern was found in *A. seniculus* (Blake et al. 2010). Also, *Callicebus personatus* has been observed practicing geophagy between 10:00 am and 4:00 pm (Muller et al. 1997). Daily patterns of geophagy may be influenced by movement of animals, timing of feeding, or by predator avoidance (Blake et al. 2010). In our study, daily patterns of geophagy were similar to those of *Ateles belzebuth*, as opposed to *Alouatta seniculus*. As predator avoidance strategies are quite similar across the Atelid taxa, daily patterns of geophagy in

*Ateles spp.* and *L. flavicauda* may be related to similarities in their frugivorous diets (Mittermeier, Wilson and Rylands 2013).

We found evidence of daily temporal correlation between instances of geophagy and consumption of non-fruit vegetal dietary items during the dry season. Increases in geophagy were positively correlated with increased in leaf consumption, and negatively correlated with fruit consumption. This correlation suggests that any beneficial effects soil ingestion may have on digestion are rapid. On days with higher frequencies of geophagy, if monkeys practiced geophagy in the morning they also tended to consume more leaves in the morning. Again suggesting that geophagy in *L. flavicauda* is related to digestion of secondary plant compounds. In October, at the end of the dry season, fruits consumption already began to increase again (to 30 %).

In general, our results lend support to the hypothesis of geophagy for self-medication, aiding in digestion. The action of clays found in soils are anti-diuretic, work against bacteria, help processing secondary plant compounds, and contribute to maintenance of gut pH (Pebsworth, Huffman, et al. 2019; Young 2010, 2012; Ta et al. 2018). Clays may help by directly adsorbing, and then eliminating secondary compounds and bacteria, they can protect the gastrointestinal tract by reinforcing its epithelium, and they can break bacterial cell walls (Gonzalez et al. 2004; Young and Miller 2019). Clays' capacity to adsorb secondary compounds has been tested in several studies of geophagy in non-human primates : soil consumed by golden-faced sakis (*Pithecia pithecia Chrysocephala*) was found to be effective in adsorbing tannins (Setz et al. 1999), as were soils consumed by the Japanese macaques (*Macaca fuscata*), these soils also adsorbed alkaloids (Wakibara et al. 2001), and soils consumed by chimpanzees (*Pan troglodytes*) were effective in alkaloid absorption (Aufreiter et al. 2001; Mahaney et al. 1999).

Interestingly, whilst the frequency of geophagy decreased from July onwards, the consumption of petioles increased, reaching its peak in August and September. Petioles are commonly consumed by most non-human primates, which also observed eating this part of the leaf and dropped the rest of the leaf (Glander 1982). In fact, secondary plant compounds are more concentrated at the edges of the leaves, as it is more exposed to herbivory (Glander 1982). In this case, petiole consumption might be a feeding strategy to avoid plant toxins (Glander 1982).

The results of our study highlights the association between instances of geophagy and temporal dietary patterns, at varying scales. In our study group geophagy was correlated with consumption of petioles and leaf lobes. Our results support the protection hypothesis for geophagy in *L. flavicauda*, either as a preventative measure or as treatment. We also underline the crucial role of petioles during periods of fruit scarcity. To better understand the mechanisms underlying the protective actions of clay in the diet, future studies need to test the capacity of consumed soils to bind with and adsorb secondary plant compounds, especially those consumed during periods of increased geophagy. The daily patterns

of geophagy we found provide useful insight to focus future sampling efforts. Additionally, the monthly distribution of geophagy events recorded from focal follows and camera traps allowed us to highlight the complementarity of these methods. Camera traps are useful to record this rare behavior at sites known and visited regularly, whereas focal follows are necessary to identify new sites. Geophagy in *L. flavicauda* can be considered as a coping strategy used under conditions of environmental stress to maintain fitness until conditions improve.

**Funding:** This study was funded by the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS), the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature, and Neotropical Primate Conservation. All work was conducted in accordance with the laws of Peru, under the Permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS.

### Acknowledgments

We wish to thank Noga Shanee, Nestor Allgas and Neotropical Primate Conservation for supporting this study and helping us with research design, as well as all the local research assistants. We also thank Robin Hilario Fernandez for botanical sampling and species identifications at the Herbarium of the Universidad Nacional Agraria La Molina, in Lima.

### References

- Abrahams, P. W., & Parsons, J. A. (1996). Geophagy in the Tropics: A Literature Review. *The Geographical Journal*, 162(1), 63. doi:10.2307/3060216
- Blake, J. G., Guerra, J., Mosquera, D., Torres, R., Loïselles, B. A., & Romo, D. (2010). Use of mineral licks by white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) and red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Eastern Ecuador. *International Journal of Primatology*, 31(3), 471–483. doi:10.1007/s10764-010-9407-5
- Borah, M., Devi, A., & Kumar, A. (2018). Diet and feeding ecology of the western hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) in a tropical forest fragment of Northeast India. *Primates*, 59(1), 31–44. doi:10.1007/s10329-017-0627-6
- De Souza, L. L., Ferrari, S. F., Da Costa, M. L., & Kern, D. C. (2002). Geophagy as a correlate of folivory in red-handed howler monkeys (*Alouatta belzebul*) from eastern Brazilian Amazonia. *Journal of chemical ecology*, 28(8), 1613–21. doi:10.1023/a:1019928529879
- DeLuycker, A. M. (2007). Notes on the Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*) and Its Status in the Protected Forest of Alto Mayo, Northern Peru. *Primate Conservation*, 22(1), 41–47. doi:10.1896/052.022.0102
- Fack, V., Shanee, S., Vercauteren Drubbel, R., Vercauteren, M., Meunier, H. (2020). Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: Site characterization and soil composition. *Primates*, 1-12.
- Ferrari, S. F., Veiga, L. M., & Urbani, B. (2008). Geophagy in New World monkeys (Platyrrhini): Ecological and geographic patterns. *Folia Primatologica*, 79(5), 402–415. doi:10.1159/000141901
- Glander, K. E. (1982). The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of Physical Anthropology*, 25, 1-18.

- Gonzalez, R., Sanchez De Medina, F., Martinez-Augustin, O., Nieto, A., Galvez, J., Risco, S., & Zarzuelo, A. (2004). Anti-inflammatory effect of diosmectite in hapten-induced colitis in the rat. *British Journal of Pharmacology*, 141(6), 951-960. doi: 10.3417/2007146.
- Hanya, G. (2004). Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *American Journal of Primatology*, 63(3), 165-177. doi:10.1002/ajp.20049
- Harborne, J. B. (2001). Twenty-five years of chemical ecology. *Natural Product Reports*, 18(4), 361-379. doi:10.1039/b005311m
- Johns, T. (1986). Detoxification function of geophagy and domestication of the potato. *Journal of Chemical Ecology*, 12(3), 635-646. doi:10.1007/BF01012098
- Krishnamani, R., & Mahaney, W. C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal behaviour*, 59(5), 899-915. doi:10.1006/anbe.1999.1376
- Lambert, J. E., & Rothman, J. M. (2015). Fallback Foods, Optimal Diets, and Nutritional Targets: Primate Responses to Varying Food Availability and Quality. *Annual Review of Anthropology*, 44(1), 493-512. doi:10.1146/annurev-anthro-102313-025928
- Link, A., Galvis, N., Fleming, E., & Di Fiore, A. (2011). Patterns of mineral lick visitation by spider monkeys and howler monkeys in Amazonia: Are licks perceived as risky areas? *American Journal of Primatology*, 73(4), 386-396. doi:10.1002/ajp.20910
- Mahaney, W. C., Aufreiter, S., & Hancock, R. G. V. (1995). Mountain gorilla geophagy: A possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary changes. *International Journal of Primatology*, 16(3), 475-488. doi:10.1007/BF02735798
- Mittermeier, R. A., Wilson, D. E., & Rylands, A. B. (Eds.). (2013). Handbook of the mammals of the world: primates. Lynx Edicions.
- Müller, K.H., Ahl, C., & Hartmann, G. (1997). Geophagy in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*) in Brazil. *Primates*, 38(1), 69-77. http://dx.doi.org/10.1007/BF02385923
- NRC. (2003). *Nutrient Requirements of Nonhuman Primates*.
- Pebsworth, P. A., Bardi, M., & Huffman, M. A. (2012). Geophagy in chacma baboons: Patterns of soil consumption by age class, sex, and reproductive state. *American Journal of Primatology*, 74(1), 48-57. doi:10.1002/ajp.21008
- Pebsworth, P. A., Huffman, M. A., Lambert, J. E., & Young, S. L. (2019). Geophagy among nonhuman primates: A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(June 2018), 164-194. doi:10.1002/ajpa.23724
- Peres, C. A. (1994). Monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) in Central Amazonia : Comparisons with Other Atelines, 15(3).
- Shanee, S. (2014). Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In *The Woolly Monkey (pp. 167-185)*. Springer, New York, NY. doi:10.1007/978-1-4939-0697-0
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011a). Population Density Estimates of the Critically Endangered Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(4), 878-888. doi:10.1007/s10764-011-9507-x
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011b). Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contributions to Zoology*, 80(4), 269-277.
- Ta, C. A. K., Pebsworth, P. A., Liu, R., Hillier, S., Gray, N., Arnason, J. T., & Young, S. L. (2018). Soil eaten by chacma baboons adsorbs polar plant secondary metabolites representative of those found in their diet. *Environmental Geochemistry and Health*, 40(2), 803-813. doi:10.1007/s10653-017-0025-4
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1),



353–377. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002033

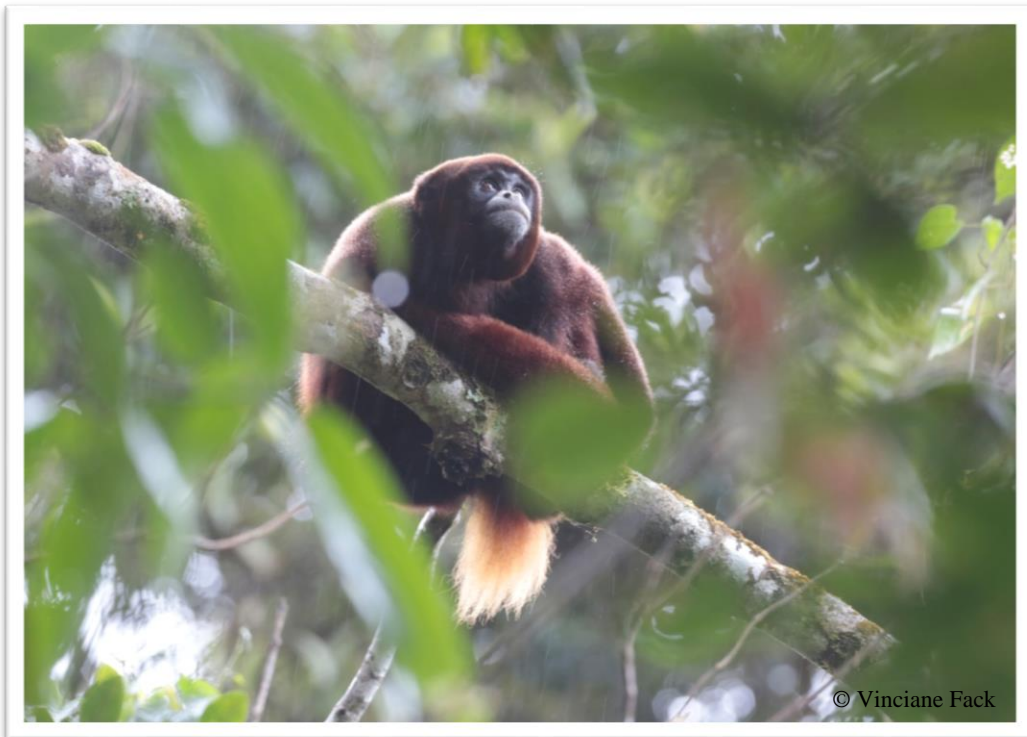
Veiga, L. M., & Ferrari, S. F. (2007). Geophagy at Termitaria by Bearded Sakis (*Chiropotes satanas*) in Southeastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 69, 816–820. doi:10.1002/ajp

Young, S. L., Sherman, P. W., & Pelto, G. H. (2011). Why On Earth?: Evaluating Hypotheses About The Physiological Functions Of Human Geophagy. *The Quarterly Review of Biology*, 86(2), 97–120.

Young, S. L., & Miller, J. D. (2019). Medicine Beneath Your Feet: A Biocultural Examination of the Risks and Benefits of Geophagy. *Clays and Clay Minerals*, 67(1), 81–90. doi:10.1007/s42860-018-0004-6

## 7 Discussion générale et conclusions

---



La géophagie chez les primates non-humains est un domaine de recherche qui suscite un intérêt croissant dans la communauté scientifique depuis deux dizaines d'années. Elle concerne un large éventail de taxons habitant dans des environnements très variés (Krishnamani and Mahaney 2000; Pebsworth, Huffman, et al. 2019). La distribution de la géophagie suggère que les individus impliqués bénéficient d'avantages sélectifs (Huffman 1997). D'autre part, le régime alimentaire humain trouverait ses racines dans celui de notre ancêtre commun, dont la géophagie aurait favorisé, au cours de l'évolution, l'émergence de l'herbivorie (Johns 1986). Les hypothèses de protection et/ou de supplémentation expliquent généralement la géophagie chez les primates non-humains. Toutefois, la dernière revue de la littérature à ce sujet souligne un manque de certains types de données qui sont pourtant nécessaires à la compréhension du comportement et propose un consensus à suivre lors de prochaines recherches. Il est inclus dans les annexes de cette thèse (annexe 1). En résumé, les types de données nécessaires sont : les classes d'âge et de sexe des individus géophages, leur stade reproductif, leur état de santé ; les patterns spatio-temporels du comportement ; la composition de la terre ingérée et des items végétaux alimentaires (Pebsworth, Huffman, et al. 2019).

Ma thèse de doctorat représente la première étude de la géophagie chez le singe laineux à queue jaune, espèce endémique du Pérou. Elle ajoute une espèce néo-tropicale sur la liste des primates géophages. Dans ce travail, je me suis efforcée d'explorer différents axes de recherche afin de comprendre ce comportement, ses mécanismes et son rôle dans l'écologie alimentaire de l'espèce étudiée. Tout d'abord, j'ai décrit le comportement de géophagie et autres gestes y étant liés, incluant les classes d'individus impliquées, les durées des comportements, les patterns temporels et spatiaux d'expression. Ensuite, cette recherche s'est orientée vers la caractérisation des sites de géophagie, la composition de la terre consommée et contrôle ainsi que du régime alimentaire. Ce travail de recherche s'est organisé autour de trois objectifs principaux : i) la description des modalités d'expression de la géophagie chez le singe laineux à queue jaune, ii) la compréhension de la sélection des sites et de la terre de géophagie, et iii) la mise en évidence du rôle du comportement dans l'écologie alimentaire du primate, suivant ainsi en grande partie le consensus proposé récemment.

## 7.1 Principaux résultats

### 7.1.1 La géophagie : un comportement risqué pour un primate arboricole

Une importante caractéristique intrinsèque de l'espèce étudiée a influencé les questions de cette recherche, ses protocoles et discussions : sa quasi exclusive « arboricolité ». Pendant toute la période de l'étude, répartie sur trois ans, hormis deux brefs événements de jeux au sol impliquant deux juvéniles, je n'ai en effet observé les singes au niveau du sol que pour consommer de la terre. Dans le chapitre 4, on voit que les individus passent en effet très peu de temps dans les strates basses (i.e. entre 1 et 5 mètres, 1% des observations directes), préférant les strates moyennes et hautes. Le sol forestier représente une zone dangereuse pour les primates arboricoles, les pressions de prédation y étant plus fortes (Janson 1998; Link, Galvis, et al. 2011). Certains félins, prédateurs des primates, chassent à proximité des sites de géophagie (Matsuda and Izawa 2008). A La Esperanza, les prédateurs terrestres incluent les pumas (*Felis concolor*), les ocelots (*Leopardus pardalis*) et les margays ou chats-tigres (*Leopardus wiedii*) (Shanee and Shanee 2018), avec la plus grande pression venant de l'homme et des chiens domestiques.

Chez *Lagothrix flavicauda*, toutes les classes d'âge et de sexe pratiquent la géophagie. Ce comportement semble assez important pour que les singes prennent le risque de descendre au sol. Link et collègues ont mis en évidence qu'*Alouatta seniculus* et *Ateles belzebuth* perçoivent les sites de géophagie comme des zones dangereuses pour leur survie. Les individus développent des stratégies anti-prédation comme la vigilance accrue avant la descente au sol ou l'augmentation de la taille du sous-groupe au niveau du site (Link, Galvis, et al. 2011). La description détaillée du comportement de géophagie nous a permis de découvrir comment le singe laineux à queue jaune gère les risques de la terrestrialité *versus* les avantages de l'ingestion de terre. Il pratique la géophagie en de très courts événements, dédiant son temps passé au sol uniquement à la géophagie (en moyenne  $15 \pm 9$  secondes ; chapitre 4). Cette courte durée au sol minimise les risques de prédation. La vigilance (i.e., surveillance des environs) avant et pendant les événements, accroît aussi sa sécurité. Je n'ai pas pu observer si les individus formaient un sous-groupe plus cohésif au moment de la géophagie pour augmenter la vigilance.

Pour la première fois dans la littérature de la géophagie chez les primates, nous distinguons la consommation de terre *in situ* et *ex situ*. La distinction prend tout son sens dans notre étude du comportement chez ce primate arboricole. Les individus minimisent les risques liés à la terrestrialité en emportant de la terre avec eux, prolongeant ainsi la consommation de terre sur une branche haute, comportement qu'ils avaient initié *in situ*. Certains d'entre eux préfèrent même ne pas ingérer de terre sur le site, emportant directement de la terre vers une strate haute, plus sécurisée.

Cette étude montre également que ce « souci de sécurité » se reflète dans la sélection des sites de géophagie par les individus (chapitre 5). Outre l'importance de la composition de la terre ingérée, certains aspects « architecturaux » jouent un rôle crucial dans le processus de sélection. Les sites de

géophagie sont de petites cavités entre les racines d'un arbre, situées sur de fortes pentes créées par des éboulements de terrain localisés, où la terre laissée à nu représente une couche plus profonde que le sol forestier. La terre des sites de géophagie est meuble, presque dépourvue de matière organique et d'une couleur brun-rougeâtre. A l'inverse, le sol forestier (que nous avons considéré comme sol contrôle) est compact, de couleur brun foncé à noire, et contient d'abondants débris de matière organique. Tous les sites de géophagie ne sont pas aussi souvent visités, certains sont préférés. Les caractéristiques « architecturales » d'un site préféré sont : une cavité de petites dimensions avec une ouverture de forme carrée et une végétation dense dans l'environnement immédiat du site. Les singes y sont davantage protégés, par cette configuration leur offrant une position cachée. De plus, j'ai observé qu'ils empruntent la même route pour accéder au site de géophagie et pour le quitter. Ils descendent au sol *via* un arbre proche et la distance qu'ils ont ensuite à parcourir jusqu'au site est très courte ( $174 \pm 62$  cm). Ces dernières stratégies semblent également minimiser les risques liés à la terrestrialité de la géophagie.

Contrairement à *Lagothrix flavicauda*, *Alouatta seniculus* et *Ateles belzebuth* pratiquent la géophagie en groupe, et sur de grands sites pouvant mesurer 200 m<sup>2</sup> (Link, Galvis, et al. 2011), soit jusqu'à 150 fois plus grands que les sites que nous avons recensés à La Esperanza. Le caractère solitaire de la géophagie chez le singe laineux à queue jaune pourrait refléter le faible niveau de socialité qu'on a observé en général au sein du groupe ou pourrait s'expliquer par la petite taille des sites de géophagie. *Brachyteles arachnoides hypoxanthus* utilise des sites comparables à ceux de notre site d'étude : ils sont situés sur de fortes pentes où la terre est plus compacte. Les chercheurs notent pourtant une plus faible végétation autour des sites, et la présence simultanée d'au moins deux individus géophages (Dib et al. 2001).

### 7.1.2 Apprentissage de la géophagie : le rôle de la mère

Dans ce travail, la géophagie est considérée comme une sous-catégorie de l'alimentation, impliquant une ressource non-nutritive. La géophagie nécessite des connaissances complexes d'usage, tels que les risques potentiels, les effets de la terre ingérée, les sites à sélectionner, les moments adéquats pour la pratiquer ; et la collecte de terre nécessite certaines aptitudes, telle que la dextérité et la vigilance. De plus, cette terre particulière est rare et distribuée de façon aléatoire dans le domaine vital du groupe. Dans ce contexte, je me suis posé les questions suivantes (chapitre 4) : comment cette pratique alimentaire émerge-t-elle dans le répertoire comportemental des individus et comment est-elle transmise d'une génération à la suivante ? La plupart des études s'intéressant à ces questions se concentrent sur des ressources alimentaires nutritives (e.g., les fruits, les feuilles) (Feistner and Mcgrew 1989; Jaeggi et al. 2010; Rapaport 1999; Rapaport and Brown 2008; Visalberghi and Fragaszy 1995). Elles mettent en évidence l'importance du partage des ressources entre individus expérimentés et individus novices. Toutefois, j'ai suivi les réflexions de Masi et collègues (2012) qui adressent ces questions de l'apprentissage et de la transmission, en considérant cette fois les comportements

d'ingestion d'items de type *UBF* (*unusual and bioactive foods*). Alors que les ressources alimentaires nutritives habituelles sont largement consommées et sont relativement disponibles et accessibles, les *UBF* – et dans notre cas : la terre consommée par les singes laineux à queue jaune – sont rarement ingérées et moins faciles à obtenir. De plus, la néophobie, i.e., la peur des nouveaux objets, augmente avec l'âge. Elle protège les animaux des dangers potentiels de l'inconnu mais pourrait aussi les empêcher d'adopter des pratiques bénéfiques pour leur survie. Les individus doivent donc obtenir les informations appropriées pour inclure les *UBF* dans leurs pratiques alimentaires (Masi et al. 2012). Ces chercheurs mettent en évidence, pour les jeunes grands singes, l'importance de l'observation de la pratique des plus expérimentés, dans leur acquisition des comportements d'automédication (Masi et al. 2012).

Durant mon travail de terrain, j'ai observé quatre degrés de participation à la géophagie des petits laineux à queue jaune, suggérant différents stades d'un processus d'apprentissage social. D'abord, l'enfant, certainement très jeune, observe passivement sur le dos/ventre de sa mère lorsqu'elle est au site de géophagie. Ensuite, la mère laisse son petit sur une branche haute, puis descend au site collecter de la terre. Une fois revenue près du petit, elle lui donne de la terre, sans qu'il ait montré un signe de demande, et il la mange. Les stades qu'on présume plus avancés impliquent un petit demandant de la terre à un membre du groupe, sur une branche haute ou mangeant de la terre au site aux côtés de sa mère, et enfin, seul. Le rôle de la mère dans la transmission de la géophagie semble crucial. Soulignons la stratégie employée pour favoriser la sécurité du petit (en âge de rester seul un instant) : sa mère le laisse en hauteur pendant qu'elle collecte de la terre. S'il n'acquiert pas d'information sur les gestes *in situ*, il peut goûter la terre en toute sécurité. Quelques cas impliquant une femelle adulte et un juvénile pratiquant la géophagie simultanément à un site de géophagie ont été observés, renforçant le rôle des femelles dans l'apprentissage, voire même du perfectionnement de la pratique de la géophagie. En effet, si l'apprentissage de la géophagie chez *Lagothrix flavicauda* a lieu très tôt dans la vie d'un individu, principalement grâce à la mère, d'autres résultats suggèrent un perfectionnement de la pratique lié à l'expérience. Si toutes les classes pratiquent la géophagie en un nombre similaires d'événements, nous avons relevé des différences entre classes d'âge. En général, les adultes emportent de la terre avec eux pour la consommer *ex situ*, alors que les juvéniles le font moins souvent. De plus, les adultes utilisent en grande majorité leurs mains pour récolter de la terre alors que les juvéniles utilisent également leur bouche (chapitre 4). Les juvéniles seraient encore à un stade « naïf » par rapport aux dangers liés à la géophagie. La récolte de la terre avec la bouche monopolise l'attention du singe sur la terre et l'empêche de rester vigilant aux alentours. Les juvéniles semblent donc pratiquer la géophagie de façon moins « élaborée » que les adultes. D'autres espèces récoltent également de la terre soit avec les mains soit avec la bouche, telles que *Brachyteles arachnoides hypoxanthus* et *Alouatta belzebul* (Dib et al. 2001 ; De Souza et al. 2002). Cependant, la distinction entre juvéniles et adultes n'est pas mentionnée dans ces études.



Dans la littérature, peu d'études rapportent des observations de géophagie chez les petits dépendant de leur mère. En général, le comportement des enfants n'est pas abordé. Parfois, les enfants sont exclus des données, même s'ils pratiquent la géophagie (e.g., Pebsworth et al. 2012; Wakibara et al. 2001). Pourtant, l'étude du comportement des petits affine la compréhension de la géophagie et de son apprentissage et devrait être prise en compte lors de futures recherches.

### 7.1.3 La géophagie et son rôle de protection contre les toxines ingérées

#### 7.1.3.1 Première évidence : la présence significative d'argile dans la terre ingérée

Nous avons mis en évidence que la composition et la texture de terre consommée est similaire aux différents sites de géophagie, ne montrant pas de singularités au niveau des sites préférés. Elle contient plus d'argile (5 à 32 %) que la terre contrôle et moins de microéléments (e.g., Ca, Mg, K). Les besoins en microéléments des primates en milieu naturel restent peu connus (NRC, 2003). Ils sont nécessaires pour assurer la structure des organes, des tissus et des cellules, l'équilibre du pH et la perméabilité des membranes cellulaires (Underwood and Suttle 1999). Généralement, les chercheurs réfutent l'hypothèse de supplémentation en microéléments pour expliquer la géophagie lorsque la terre consommée en contient en moindre concentration que la terre contrôle. Toutefois, il serait intéressant d'estimer la quantité de terre consommée par événement de géophagie afin d'évaluer l'effet des microéléments présents. Inversement, l'hypothèse de protection est considérée quand l'argile est plus abondante dans les échantillons consommés (Pebsworth, Huffman, et al. 2019). Nos résultats suggèrent que l'argile pourrait être un élément clé dans la sélection de la terre consommée, soutenant l'hypothèse de protection.

#### 7.1.3.2 Deuxième évidence : les challenges de la saison sèche pour un primate frugivore

La géophagie chez *Lagothrix flavicauda* suit des patterns temporels très intéressants pour comprendre son rôle dans l'écologie alimentaire du primate (chapitre 6). Les singes laineux à queue jaune pratiquent la géophagie principalement pendant la saison sèche, surtout les trois premiers mois (mai, juin et juillet), avec un début de pratique en fin de saison des pluies (avril).

La saison sèche présente des conditions environnementales contraignantes pour *Lagothrix flavicauda*, espèce frugivore à stratégie digestive simple (pas d'adaptations spécialisées du système gastro-intestinal). Dans les forêts néo-tropicales, les fruits peuvent devenir une ressource rare en saison sèche (Peres 1994). Les besoins nutritifs des primates se divisent en trois grands groupes : les protéines, qui sont fragmentées dans l'estomac *via* l'action d'enzymes comme la pepsine ; les lipides, qui sont digérés au niveau de l'intestin grêle ; et les glucides. Ces derniers sont composés de glucides absorbés dans la circulation sanguine (e.g., glucose, fructose) et de glucides dits structuraux (e.g., cellulose) dont la dégradation requiert des adaptations du système gastro-intestinal. Considérant les items végétaux, les

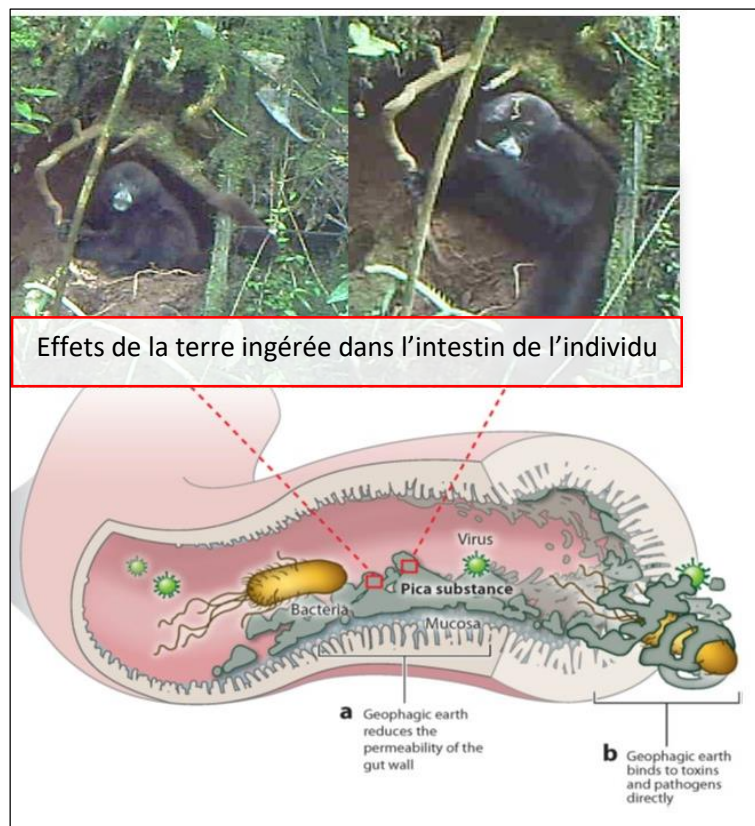
feuilles constituent un apport important en protéines, les fruits en glucides et les graines en lipides. De plus, comme on l'a vu dans l'introduction générale de cette thèse, les plantes élaborent des composés secondaires pour se défendre des prédateurs herbivores. Par exemple, des tanins peuvent inhiber l'absorption des protéines en s'y fixant et en formant alors un composé insoluble qui est évacué ; certains alcaloïdes peuvent être directement absorbés à travers la paroi de l'intestin et avoir un effet toxique sur l'individu (Lambert 1998). Les primates possédant des adaptations du système gastro-intestinal, comme les Colobinae, peuvent dégrader ces composés, par fermentation bactérienne dans un estomac à environnement alcalin, milieu permettant également la dégradation des glucides complexes (Lambert 1998; NRC 2003). Ces composés sont plus abondants dans les feuilles même s'ils sont aussi présents dans les fruits et les graines, et leur concentration varie selon la saison – elle augmente avec la maturité de la feuille (Glander 1982), donc probablement au cours de la saison sèche. Dans la littérature, huit publications rapportent qu'une pratique de la géophagie est plus fréquente en saison sèche, reliant ces résultats à l'abondance des composés secondaires dans les ressources végétales non-fruits et à l'hypothèse de protection. Parmi elles, citons chez les primates néo-tropicaux : *Ateles belzebuth*, *Alouatta seniculus* (Blake et al. 2010) ; *Saguinus mystax* (Heymann and Hartmann 1991) ; *Callicebus personatus melanochir* (Müller et al. 1997), *Chiropotes satanas* (Veiga and Ferrari 2007) ; *Alouatta belzebul* (De Souza et al. 2002).

### 7.1.3.3 Troisième évidence : la consommation de feuilles et l'effet de l'argile

Un changement, entre les saisons, dans le régime alimentaire du groupe étudié a été mis en évidence : les individus mangent moins de fruits et plus de feuilles en saison sèche (chapitre 6). La variation la plus drastique s'observe entre avril et mai – correspondant au début de la période de géophagie – où la consommation en fruits chute de 22% et celle en feuilles augmente de 22%. Chez *Alouatta belzebul*, la géophagie commence aussi au moment d'un changement brutal du régime alimentaire ayant lieu entre la saison des pluies et la saison sèche, entraînant une augmentation de la folivorie (De Souza et al. 2002). De plus, nous avons montré, sur une journée en saison sèche, d'intéressantes corrélations entre la géophagie et certaines ressources alimentaires. Par heure, quand la pratique de la géophagie augmente, la consommation en fruits de l'individu diminue alors que sa consommation en feuilles augmente. Nous avons également pu étudier le régime alimentaire de l'individu focal pendant une journée où il mange de la terre. Quand c'est l'individu focal qui consomme de la terre, on a des informations supplémentaires relatives à ses autres activités de la journée. Ces occurrences sont très rares mais les résultats suggèrent une synchronisation entre la consommation de terre et la consommation d'items non-fruits. Par exemple, quand un singe consomme de la terre l'après-midi, la consommation de feuilles est plus importante l'après-midi.

La terre ingérée peut agir selon deux mécanismes. L'argile peut a) renforcer la muqueuse intestinale – barrière entre la matière ingérée et les vaisseaux sanguins – en la tapissant et en favorisant

la production de mucine, ce qui réduit la perméabilité de la paroi ; b) adsorber des composés toxiques (et des pathogènes si l'hypothèse de protection contre les endoparasites n'est pas réfutée) et ainsi les évacuer (González et al. 2004). La figure 59 illustre les effets de l'argile dans l'intestin du singe laineux à queue jaune. Nos résultats suggèrent que la terre ingérée permettrait aux singes de contrer les troubles gastro-intestinaux liés à une ingestion plus importante de composés secondaires durant la saison sèche. Quelques publications prouvent que la terre consommée par des primates, *via* l'action de l'argile, a la capacité d'adsorber les tanins et les alcaloïdes. La terre ingérée par *Pan troglodytes* adsorbe les alcaloïdes (Mahaney 1999 ; Aufreiter et al. 2001) et la terre ingérée par *Pithecia pithecia chrysocephala* adsorbe les tanins (Setz et al. 1999). Wakibara et collègues précisent que la terre consommée par *Macaca fuscata* a un haut pouvoir d'adsorption des alcaloïdes mais pas des tanins (2001).



**Figure 59** : Illustration des deux mécanismes d'action de l'argile au niveau de l'intestin du singe laineux à queue jaune : a) la terre réduit la perméabilité de la paroi intestinale en formant une couche renforçant la muqueuse ; b) la terre adsorbe les toxines et les évacue. D'après Young and Miller 2019.

Par ailleurs, il nous a paru intéressant, lors du suivi comportemental, de distinguer la consommation de pétioles de celle de lobes des feuilles. En effet, nous avons remarqué que les singes se nourrissent de pétioles sur une courte période de l'année, principalement en juillet, août et septembre. La consommation de pétioles est courante chez les primates, avec certaines observations d'individus laissant même tomber le lobe de la feuille (Glander 1982). En général, la plante concentre ses défenses

chimiques, les composés secondaires, au niveau du pourtout du lobe de la feuille car c'est la partie la plus accessible aux consommateurs. Dès lors, les composés secondaires sont concentrés en périphérie du lobe de la feuille et seraient moins abondants dans le pétiole. Le pétiole, lui, contient par contre de la sève, riche en glucides faciles à digérer (Lambert 1998).

Les primates doivent faire face aux fluctuations saisonnières de la disponibilité, de la qualité et de la distribution des ressources alimentaires dans leur habitat (Lambert and Rothman 2015; Van Schaik et al. 1993) et peuvent dès lors faire preuve d'une grande plasticité comportementale pour maintenir un régime alimentaire et un état sanitaire équilibré (Van Schaik et al. 1993). Si la géophagie permet de protéger l'individu des composés secondaires ingérés, on peut émettre l'hypothèse d'une autre stratégie : la consommation des pétioles plus digestes que les feuilles. Il s'agirait alors d'une « stratégie d'évitement » des composés secondaires des plantes (Felton et al. 2009). Les pétioles étant principalement consommés en juillet, août et septembre (saison sèche), après le pic de géophagie, ils pourraient constituer une stratégie complémentaire ou de remplacement de la géophagie. Ces derniers présentent en outre l'avantage d'être plus accessibles que la terre, et leur consommation, arboricole, moins risquée. Nous encourageons vivement de futures investigations visant à mettre en évidence le rôle des pétioles dans l'écologie alimentaire du primate.

## 7.2 La géophagie chez *Lagothrix flavicauda* : automédication préventive ?

Les résultats discutés jusqu'ici nous permettent de contextualiser ce travail de recherche dans un domaine plus large, celui de l'automédication. Les premières observations publiées datent de 1975, avec les travaux de doctorat de Wrangham (Wrangham 1975). Le *leaf swallowing* consiste à avaler en entier des feuilles d'*Aspilla* spp (Wrangham and Nishida 1983). Le *bitter pith chewing* consiste à mâcher des tiges amères de *Veronia amygdalina*. C'est la première fois qu'on reporte l'amélioration de santé d'une femelle chimpanzé malade après avoir mâché ces tiges, mettant en évidence la fonction médicinale du comportement (Huffman and Seifu 1989). Par ces comportements, les individus soignent leurs infestations parasitaires, soit, dans le premier cas, *via* un mécanisme physique (la surface rugueuse de la feuille accrochant les parasites et les évacuant), soit, dans le second cas, *via* l'action de composés secondaires (Huffman 2015).

Il peut être difficile de mettre en évidence un comportement d'automédication lorsqu'on n'observe pas de différences d'état de santé avant et après l'utilisation d'un *UBF*, que ce soit *via* des analyses de parasites ou *via* des signes physiques. On distingue l'automédication thérapeutique ou curative, comme le *bitter pith chewing*, de l'automédication prophylactique ou préventive, comme le *leaf swallowing* (Krief 2003; Lozano 1998). Les comportements d'automédication préventive visent à maintenir l'équilibre physiologique de l'individu, réduisant ainsi la probabilité d'une détérioration de sa

santé (Hart 2005). L'automédication préventive implique également que les risques soient répétitifs et connus par l'individu (Krief 2003). Les individus peuvent être asymptomatiques et la prophylaxie peut être épisodique, et donc complexe à mettre en évidence sur le terrain (Hart 2005). Lozano (1998) classe la géophagie dans la catégorie de prévention, avec la terre assurant l'équilibre digestif *via* l'action de l'argile contre les composés secondaires des plantes. Cependant, la géophagie pourrait avoir un rôle curatif, la terre pouvant agir contre les nausées ou les diarrhées (Krief 2003).

Dans le cas de la géophagie du singe laineux à queue jaune, les risques de troubles gastro-intestinaux sont corrélés à l'augmentation de la consommation des feuilles. Tous les individus doivent faire face à ces risques : la géophagie a été observée chez toutes les classes d'individus. Ces risques se répètent chaque année, à chaque début de saison sèche. Les individus peuvent ainsi les anticiper. Ce qui peut expliquer pourquoi je n'ai pas, durant toute la période de l'étude, observé de signes de maladie chez les singes suivis. Ces résultats contribuent à notre considération de la géophagie chez le singe laineux à queue jaune comme un comportement d'automédication préventif. Par ailleurs, sur les 42 journées de géophagie enregistrées sur toute la durée de l'étude, la moitié n'implique qu'un seul individu. La géophagie ne semble pas être une activité synchronisée entre les individus du groupe. Plutôt qu'une synchronisation entre les individus, l'ingestion de la terre pourrait être synchronisée avec l'ingestion d'une autre ressource dont il faudrait se protéger des effets. Toutefois, ces événements isolés de géophagie peuvent également suggérer un effet thérapeutique de la terre ingérée : les individus ingèreraient de la terre quand ils en ont réellement besoin, lorsqu'un malaise intestinal se fait sentir par exemple. La pratique de la géophagie dépendrait de l'état de santé de chaque individu. La détermination de l'état sanitaire des individus est nécessaire pour poursuivre les discussions autour du type d'automédication lié à la géophagie chez le singe laineux à queue jaune (section 7.5).

### 7.3 Ethnomédecine : Apports et perspectives pour la géophagie

L'automédication est largement étudiée chez les grands singes d'Afrique. Dans beaucoup d'études, les chercheurs explorent l'utilisation des plantes à la fois par les primates et par les populations humaines locales (Huffman et al. 2007; Krief et al. 2005a; Pebsworth et al. 2007). Cette perspective est d'un grand intérêt : les grands singes étant nos plus proches parents, l'étude de leur façon de se soigner peut nous renseigner sur la médecine des premiers hommes. De plus, sachant que les médicaments modernes proviennent de molécules actives découvertes dans les plantes, l'observation des grands singes pourrait permettre la découverte de nouveaux composés actifs.

La géophagie a été largement rapportée chez les hommes et chez les primates (Pebsworth, Huffman, et al. 2019; Young and Miller 2019). Les observations de Johns (1986) sont bien connues : certaines tribus des Andes péruviennes mélangeaient de la terre avec les pommes de terre pour les rendre comestibles. L'étude de la géophagie chez les primates est importante pour comprendre l'évolution du

régime alimentaire humain, la terre ayant probablement permis aux hommes d'élargir leurs habitudes alimentaires, rendant de nouveaux items digestes. Toutefois, les comparaisons entre la pratique des primates néo-tropicaux et celle de populations locales sont rares dans la littérature. Inversement, les comparaisons entre la géophagie des grands singes et la géophagie humaine sont plus fréquentes (e.g., Knezevich 1998; Mahaney et al. 1996).

En Amérique du sud, dans certaines régions, les connaissances de la nature sont très présentes et ont fait perdurer des pratiques médicinales jusqu'aujourd'hui (King 1992). Il serait intéressant de pouvoir relier localement la pratique de la géophagie humaine là où est étudiée la géophagie des primates. Cela pourrait nous éclairer sur les fonctions de ce comportement chez les singes, selon les usages d'une terre similaire par des populations humaines locales. Au Pérou, une argile traditionnellement connue sous le nom de « El Chaco » est consommée, depuis l'époque préhispanique, par certaines populations, pour traiter les malaises et troubles digestifs ainsi que l'hyperacidité gastrique, favorisant ainsi la digestion. Elle est de nos jours commercialisée en tant que « médicament moderne » (Castillo Contreras and Frisancho Velarde 2015). De plus, au Pérou toujours, certaines populations indigènes reconnaissent 25 types différents d'argiles comestibles, et les nomment selon l'usage qu'ils en font (Browman and Gundersen 1993).

Pendant cette étude, j'ai questionné quelques personnes de La Esperanza à propos de l'utilisation de la terre à des fins médicinales mais je n'ai récolté aucun témoignage (il est possible que la géophagie ne soit pas pratiquée par les habitants, ou bien que mes questions aient suscité une forme d'indignation). Par ailleurs, les habitants n'avaient pas connaissance du comportement de géophagie chez les singes laineux à queue jaune et, pendant les ateliers, les enfants étaient amusés de cette nouvelle information. Les guides de terrain rapportent également leur étonnement : ils n'imaginaient pas que les singes descendaient au sol pour ingérer de la terre. Les sites de géophagie sont actuellement connus uniquement des guides de terrain et de quelques membres de l'équipe NPC. Par curiosité, nous avons goûté la terre consommée par les singes. Toutefois, l'expérience n'a suscité aucun intérêt particulier, les sites de géophagie restent inutilisés par les habitants.

Par contre, une pratique intéressante semble courante chez les hommes : l'enroulement des feuilles de coca autour d'une faible quantité de pierre calcaire préalablement effritée. La feuille de coca mâchée agit contre la faim, la fatigue, le mal d'altitude et les maux d'estomac (Burnat 1992). Le matériau alcalin accélère l'absorption buccale de l'alcaloïde actif. En Ouganda, on a montré que des chimpanzés ingèrent de la terre – aussi utilisée par les populations locales contre la diarrhée – simultanément avec des feuilles de *Trichilia rubescens*. Les analyses ont mis en évidence que la terre améliore les effets pharmacologiques antimalariaux de ces feuilles (Klein et al. 2008).

Il serait intéressant de construire plus de liens, dans les néo-tropiques, entre l'automédication des primates et les us et coutumes des populations locales. L'observation de ces coutumes peut conduire à



d'autres questions de recherche chez les primates. Par exemple, nous pourrions investiguer si des plantes consommées par les singes laineux à queue jaune font partie de la pharmacopée locale, et tester si la terre ingérée peut amplifier les propriétés médicinales de certains items.

#### **7.4 Les caméras traps : intérêts et limites d'utilisation**

Cette étude illustre parfaitement l'intérêt de l'utilisation des caméras traps ainsi que leurs limites. C'est en 2015 que la géophagie a été observée pour la première fois chez le groupe d'étude alors qu'il était suivi depuis 2007. Il est fort probable que les singes laineux à queue jaune de La Esperanza consumaient de la terre bien avant ces observations mais la rareté du comportement, sa brièveté, la végétation dense et la topographie du terrain n'ont pas rendu son observation facile.

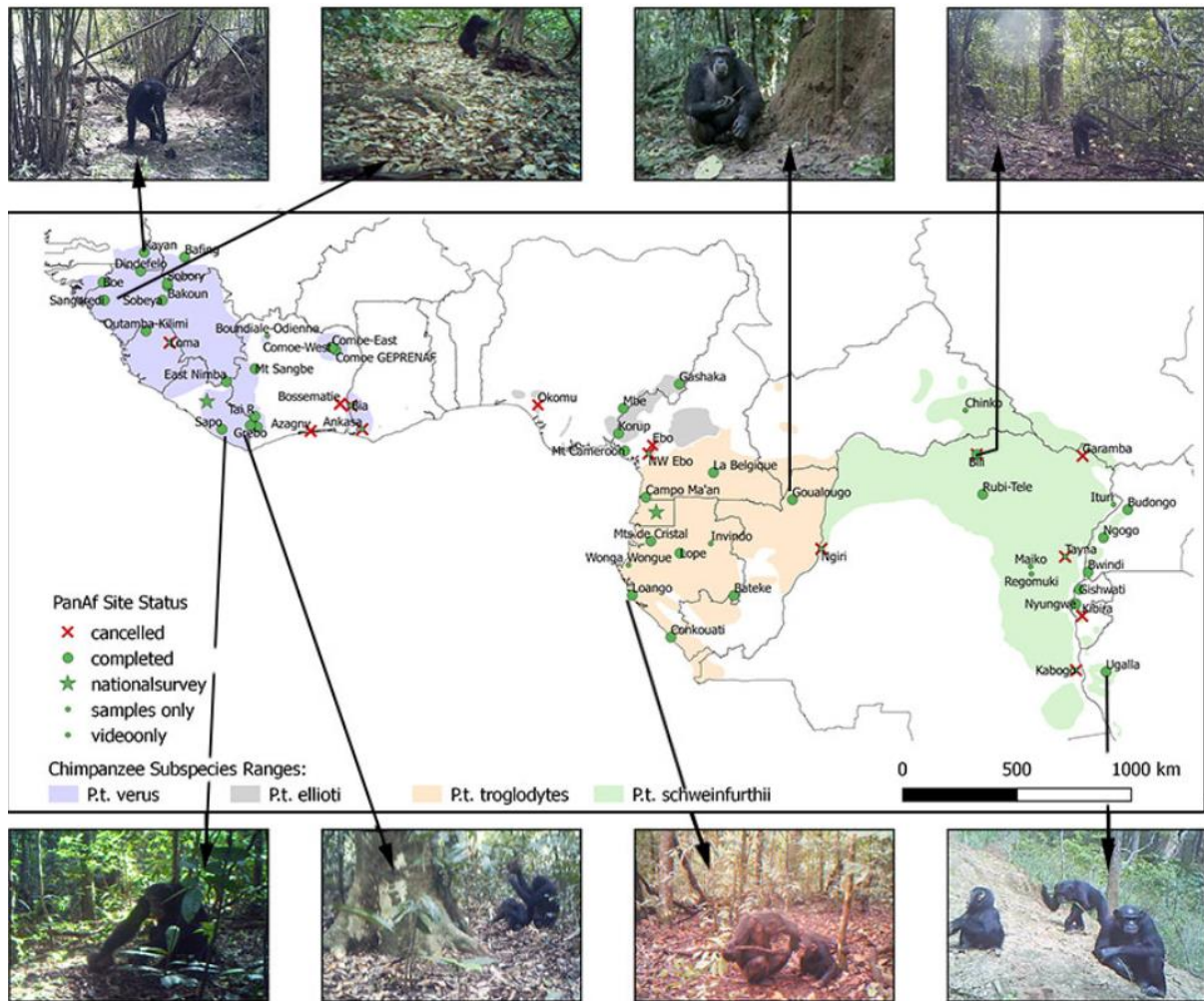
La caméra trap est un outil idéal pour étudier des comportements de ce type et dans des conditions environnementales contraignantes. Elle se fixe facilement autour d'un tronc ou d'une branche et se déclenche en détectant le mouvement et la chaleur. Elle se configure pour enregistrer photos et/ou vidéos. La géophagie a été une des premières applications des caméras traps (Pebsworth and LaFleur 2014). L'étude de la géophagie avec des caméras traps commence en 2003, au Pérou (Hammer and Tatum-Hume 2003). Ensuite, l'utilisation de ce dispositif s'est généralisée à tout le domaine de la recherche et de la conservation de la faune sauvage (Wearn and Glover-Kapfer 2017). Les avantages sont évidents : faible effort d'échantillonnage, quantité considérable de données collectées, détection d'espèces/comportements cryptiques et/ou rares (Burton et al. 2015). D'après une récente enquête, les caméras traps sont actuellement plus utilisées en milieux tropicaux qu'en milieux tempérés, et plus utilisées dans des habitats forestiers que dans des habitats ouverts (Glover-Kapfer et al. 2019).

Toutefois, si elles s'avèrent indispensables dans divers axes d'étude de la faune sauvage, elles possèdent leurs limites. Cette même enquête met en évidence que le coût (entre 190 et 500 dollars) impose bien souvent aux chercheurs de choisir entre quantité et qualité. Ces derniers optent alors pour l'achat d'un grand nombre de caméras à faible résolution (Glover-Kapfer et al. 2019). La résistance aux conditions environnementales est une autre limite qui nous concerne. Une humidité et des températures extrêmes peuvent endommager les appareils. Rappelons la forte humidité présente toute l'année sur le site d'étude (environ 90 %). Un autre désavantage est le nombre énorme de données négatives enregistrées par les caméras de type « basique » : le mouvement d'une feuille ou d'une tige peut les déclencher.

L'utilisation des caméras traps nous a permis d'étudier dans les détails et *in situ* le comportement de géophagie des individus. Certains gestes (e.g., la façon de collecter de la terre ou les signes de vigilance) sont plus difficiles à observer directement, lorsqu'on se trouve à distance du site et entouré d'une végétation dense. Cette méthode est donc efficace, opère de façon continue et simultanée à

différents endroits, et ne demande pas beaucoup d'effort, à condition que les sites de géophagie soient visités régulièrement. C'est sur ce dernier critère que le suivi comportemental s'inscrit comme méthode nécessaire et complémentaire dans cette étude. C'est grâce au suivi comportemental que nous avons découvert de nouveaux sites de géophagie *via* l'observation de la géophagie. De plus, l'observation directe a permis de relever d'autres comportements liés à la géophagie, comme la consommation *ex situ* ou le partage de terre de la mère avec son petit. Par contre, les caméras traps ont permis de connaître le pattern journalier de la géophagie. Cela peut être utile, dans de futures études, pour concentrer les efforts de suivi comportemental sur une plus courte période pendant laquelle la probabilité d'occurrence est plus grande. Par ailleurs, elles ont permis d'observer la présence d'autres animaux sur les sites de géophagie utilisés par les singes laineux à queue jaune. Des rats et certains oiseaux traversent ces endroits sans consommer de la terre, tout comme le coati (*Nasua nasua*) ou le jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*). Mentionnons une autre observation : un toucan immobile sur une racine entourant un site de géophagie et picorant le sol. Dans ce cas, l'image ne permettait pas de déterminer ce qui était précisément ingéré. Ces observations pourraient représenter un point de départ pour d'autres études sur l'utilisation des sites de géophagie par la faune locale, incluant les prédateurs du singe laineux à queue jaune. Aucune autre espèce de primates présents dans la zone d'étude, comme le singe nocture ou le singe araignée, n'a été observée sur ces sites de géophagie.

Les caméras traps permettent ainsi de collecter de nombreuses données comportementales, et sont un parfait outil pour développer des projets de recherche à large échelle. Citons par exemple le projet Pan African Programme (<http://panafrican.eva.mpg.de>). Ce projet, initié en 2010 par Boesch et collègues, rassemble aujourd'hui de nombreux chercheurs et est supporté principalement par l'Institut Max Planck. Il vise entre autres à étudier l'utilisation d'outils et l'émergence de nouveaux comportements, *via* des méthodes standardisées, dans près de 40 populations de chimpanzés, couvrant toute leur distribution (Fig. 60). La carte ci-dessous illustre l'ampleur des recherches, suggérant de riches et nombreuses collaborations scientifiques. Imaginons ces démarches en Amérique du Sud pour l'étude de la géophagie animale ! On pourrait comparer les comportements de géophagie entre les espèces, entre contraintes écologiques, et obtenir beaucoup plus d'informations quant à l'apprentissage. On pourrait également mieux comprendre les processus de sélection/d'abandon des sites au cours du temps.



**Figure 60.** Carte des sites où fonctionnent des caméras traps dans le cadre du projet à grande échelle PanAfrican (<http://panafrican.eva.mpg.de>).

### 7.5 Limites de l'étude et perspectives pour de futures recherches

Mon travail apporte de nouvelles connaissances dans le domaine de l'écologie et de l'éthologie du singe laineux à queue jaune, et plus largement, dans celui de la géophagie chez les primates non-humains. Néanmoins, tout au long de cette étude, on a pu formuler des considérations méthodologiques qu'il serait utile de prendre en compte lors de futures recherches.

Tout d'abord, avec plus de caméras traps, tous les sites identifiés auraient pu être surveillés en continu. De plus, plusieurs appareils auraient pu être disposés par site (vers l'arbre d'accès, vers le site de géophagie mais à distance et d'un autre point de vue). Par ailleurs, il serait prudent de garder au moins une caméra de rechange pour en remplacer une qui serait éventuellement endommagée par les conditions climatiques. Le prix reste un facteur limitant (voir point 7.4) qu'il ne faudrait pas sous-estimer lorsque l'on considère le budget global d'une étude (Burton et al. 2015).

Pendant ma thèse, j'ai sélectionné, après plusieurs mois de suivi comportemental, les arbres les plus utilisés par les singes pour se nourrir. J'ai organisé deux sessions consacrées uniquement à la collecte de matériel botanique des arbres d'alimentation géo-référencés. Elles se sont déroulées avec la collaboration de l'expert botanique R. Hilario Fernandez qui s'est ensuite chargé de l'identification des espèces végétales. Réaliser cet échantillonnage pendant le suivi comportemental était impossible sans perdre le groupe. Toutefois, nous avons rencontré des difficultés à retrouver certains arbres dans la forêt, malgré l'utilisation du GPS ; de plus d'autres étaient tombés entre temps. Lors de futures études, forts de notre apprentissage des méthodes d'échantillonnage des arbres dans cet environnement, il serait plus approprié de mener des collectes plus fréquentes, par mois par exemple, et d'échantillonner tous les arbres utilisés par les singes pour leur alimentation, incluant ceux consommés juste avant ou après un événement de géophagie. Sur le terrain, on serait ainsi autonomes et on pourrait simplement envoyer régulièrement les échantillons à l'*Herbarium* de l'*Universidad Nacional Agraria La Molina* à Lima. Nous pourrions ainsi identifier d'éventuelles espèces végétales aux propriétés médicinales consommées rarement (*UBF*) et de mettre en évidence les potentielles associations d'espèces végétales et de terre consommées.

La logistique et la topographie du terrain ont aussi modulé mon travail : une semaine sur deux en forêt était le rythme adéquat. En effet, la cabane sur le site d'étude n'était pourvue d'aucune commodité : nous allions chercher l'eau à la rivière, nous ramassions du bois mort pour faire du feu afin de cuisiner et faire sécher nos vêtements. L'absence d'électricité ne nous permettait pas d'utiliser un ordinateur sur place. Nous étions limités par la quantité de vivres acheminées à dos d'âne. Nous avons également rencontré des difficultés à organiser la dernière mission de terrain à cause d'un climat de mésentente temporaire entre l'ONG et la communauté locale. L'accès au site d'étude a ainsi été interdit aux étudiants et chercheurs pendant huit mois. L'ONG est une petite structure située au sein du village, composée de deux ou trois personnes résidentes, entourées de quelques stagiaires et étudiants. La maison pouvait contenir au maximum huit personnes. Il est demandé à tous de participer à l'une ou l'autre activité du village, comme par exemple les fêtes du village, les fêtes scolaires, les marchés, les ateliers organisés pour les enfants, les réunions de travail à la pépinière. Fin 2017, certaines personnes de la communauté ayant des terres sur le territoire du groupe de singes laineux à queue jaune ont exigé, illégalement, un droit de passage pour traverser ces endroits. Une discrimination envers certains guides de la communauté s'est installée. Des réunions se sont enchaînées entre l'équipe NPC et la communauté afin de trouver une solution réaliste. Un compromis devait être envisageable. Nous avons pu entreprendre une dernière mission, sans payer de droit de passage, mais en travaillant avec ces personnes comme nouveaux guides, et en augmentant les salaires. Cette dernière mission s'est réalisée avec Oriana Bhasin (ULB), qui, en plus de sa précision et persévérance dans le travail de terrain qu'elle a accompli en mai et juin 2018, a été d'un grand soutien dans cette atmosphère délicate à gérer. Sur place, nous avons eu des doutes à propos de la faisabilité de la mission. La collaboration n'a pas été facile et nous

avons redouté de partager certaines informations au sein de la communauté, telles que les emplacements des sites de géophagie (vols possibles, capture de singes). Si l'implication de la communauté dans la conservation des espèces s'avère être localement efficace pour la sauvegarde des habitats et de la faune, elle peut aussi, *via* quelques individus et de façon épisodique, présenter une limite à la recherche scientifique. Finalement, la mission s'est bien déroulée ; l'ONG n'est plus implantée au village mais dans une ville voisine (Moyobamba) d'où elle continue de fonctionner. Elle possède toutefois encore le refuge sur le site d'étude, mais n'y accueille plus d'étudiants pour le moment.

Ma thèse est la première étude de la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*. Les résultats des différents axes de recherche représentent une base solide à partir de laquelle approfondir la compréhension de la géophagie chez cette espèce et, de manière plus générale, chez les primates non-humains. Ce travail permet également de souligner deux points primordiaux à considérer lors de futures recherches sur le même site d'étude, ou ailleurs.

Pour commencer, le groupe de singes suivi dans ce travail a fait l'objet de deux études sur les parasites gastrointestinaux (Peralta 2017 ; Sanchez Larranaga and Shanee 2012). Des parasites de la famille des Ascaridae et des genres *Eimeria*, *Iso spora*, *Trichuris* et *Strongyloides* étaient les plus abondants. La présence des parasites n'est pas influencée par les saisons (Peralta 2017). Des études sur les patterns d'infestations parasitaires chez les Atelidae ont révélé une charge parasitaire non significativement différente entre saisons notamment chez *Ateles geoffroyi* et *Alouatta palliata* au Costa Rica (Maldonado-Lopez et al. 2014) et chez *Alouatta seniculus*, *Ateles hybridus* et *Cebus versicolor* en Colombie, malgré une tendance vers une charge parasitaire plus importante en saison sèche (Rondon et al. 2017). Chez *Alouatta pigra* au Belize (Eckert et al. 2006), *Alouatta palliata mexicana* (Cristobal-Azkarate et al. 2010), une charge parasitaire plus importante en saison des pluies a été mise en évidence, lorsque les conditions climatiques favorisent la transmission de ces parasites. Ces études montrent que les patterns temporels d'infestations parasitaires varient selon l'espèce considérée et son habitat.

Dans ce travail de doctorat, l'hypothèse de protection contre les endoparasites n'a pas été retenue pour expliquer la géophagie chez le singe laineux à queue jaune. D'une part, parce que durant les trois années de suivi comportemental de ce travail de doctorat, je n'ai pas observé d'individus malades (e.g., difficultés à se déplacer ou à se tenir droit, diarrhées) et, d'autre part, parce que si la terre ingérée servait de protection contre les endoparasites on s'attendrait à ce que la géophagie soit pratiquée selon un pattern similaire à celui des infestations. Toutefois, cette hypothèse doit être testée. La géophagie étant considérée comme un comportement d'automédication, il serait crucial de connaître l'état de santé des individus. Pour mieux comprendre le rôle de la géophagie chez *Lagothrix flavicauda*, il serait nécessaire d'établir simultanément à l'étude des patterns temporels de la géophagie, l'état sanitaire des individus *via* des méthodes non invasives. Ces méthodes impliquent des observations directes visant à mettre en évidence tout signe potentiel de maladie (difficultés respiratoires et



digestives, diarrhées) et tout comportement anormal (difficultés locomotrices, faible appétit, repos plus important, éternuement) des individus du groupe. Ces méthodes incluent également l'analyse parasitaire à partir d'échantillons fécaux identifiés (selon la classe d'âge et de sexe, dans le cas du groupe étudié), ainsi que l'analyse d'urines identifiées (Krief et al. 2005b). Les échantillons fécaux peuvent être collectés le matin avant que le groupe quitte le site dortoir et se mette en route pour la journée et après une longue période de repos au cours de la journée. L'urine peut être récoltée, au moment où elle est expulsée, grâce à un sac en plastique accroché au bout d'un bâton fourchu ou bien, lorsqu'elle se dépose sur des feuilles, grâce à une pipette (Krief et al. 2005b).

Le deuxième point important à considérer pour de futures recherches et afin de poursuivre les directives actuelles (Pebsworth, Huffman, et al. 2019 ; annexe 1) concerne les analyses en laboratoire. En effet, pour mieux comprendre l'action de l'argile sur les composés secondaires des items végétaux ingérés et ainsi proposer des activités d'automédication précises, il est crucial d'identifier la nature de ces argiles consommées. Cette identification peut s'effectuer par la méthode de diffraction des rayons X (e.g., Klein et al. 2008). Il faudrait aussi tester la capacité de ces argiles à adsorber les composés secondaires des feuilles consommées par les singes avant et après l'événement de géophagie. La terre pourrait en effet protéger l'individu des effets néfastes de ces composés secondaires mais pourrait également, dans le cas d'une ressource végétale rarement ingérée et ayant des propriétés médicinales, se lier aux molécules bioactives et augmenter leur efficacité. Cela a été montré chez le chimpanzé : le sol augmente l'effet antipaludique des feuilles *Trichilia rubescens* (Klein et al. 2008). De plus, cela pourrait être comparé avec l'usage de pierres calcaires et des feuilles de coca par les habitants de La Esperanza. L'identification et l'analyse des pétioles consommés pendant la saison sèche et leur analyse en termes de composés secondaires et principes bioactifs devrait aussi être envisagée afin de comprendre leurs patterns temporels de consommation. En effet, ils pourraient contenir moins de composés secondaires que les feuilles mais pourraient avoir des propriétés médicinales recherchées par les individus. Il serait utile de tester ces propriétés bioactives via une méthode de laboratoire qui simule l'environnement gastrique des individus et reproduit la digestion des items (Klein et al. 2008).

Si la plupart des études de terrain en primatologie se focalisent sur un seul groupe de primates, souvent habitués à la présence de chercheurs, cela représente aussi une limite à la compréhension du comportement d'intérêt. Nous encourageons l'étude de la géophagie chez d'autres groupes de singes laineux à queue jaune afin d'établir des comparaisons avec le groupe de La Esperanza. Il s'agirait de « scanner » le domaine vital d'un autre groupe afin de repérer, sur base de nos résultats de caractérisation des sites, de potentiels sites de géophagie et d'y placer des caméras traps. Les comparaisons se feraient alors uniquement entre données issues des vidéos. Même si les caméras traps ne captent pas toutes les informations, elles permettent de mener des études sans nécessiter l'habituation des groupes à la présence de chercheurs, processus qui prend plusieurs mois, voire des années selon les espèces. De la

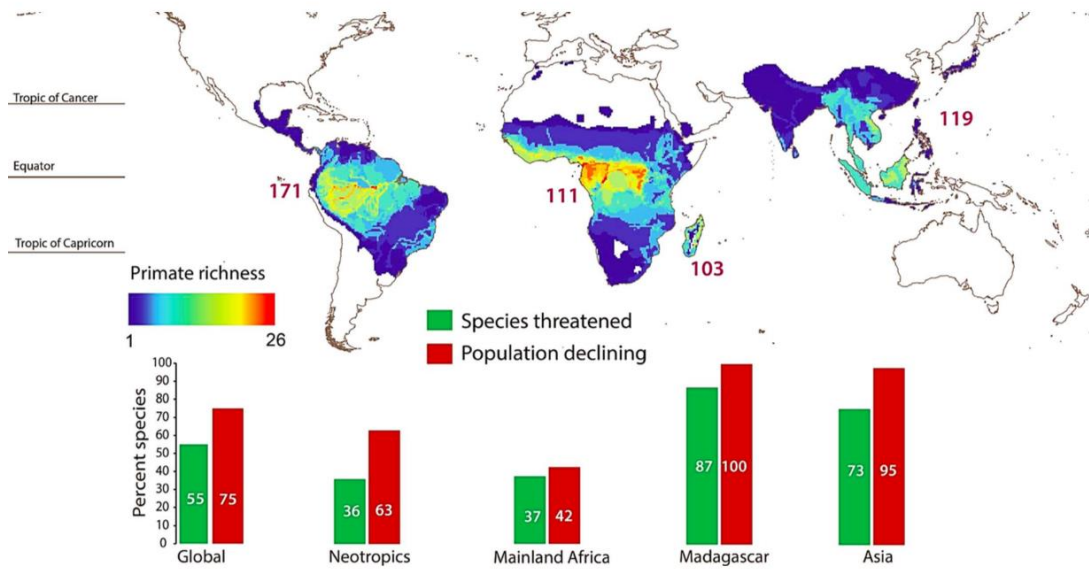


même façon, il serait intéressant, dans une perspective comparative, d'étudier la géophagie chez d'autres espèces de singes laineux. Jusqu'à présent, elle a été observée uniquement chez *Lagothrix lagotricha* en Colombie (Stevenson, Quinones and Ahumada 1994). La géophagie était relevée comme une catégorie d'alimentation dans le cadre de l'étude des activités et du régime alimentaire du groupe et n'était pas l'objet d'une investigation spécifique. Toutefois, c'est en se focalisant sur la géophagie et les comportements qui lui sont liés que l'on pourra comparer les pratiques entre les espèces. Par ailleurs, afin de mieux comprendre la géophagie, il serait important de comparer l'état sanitaire et la charge endoparasitaire des individus des différents groupes.

## **7.6 Conservation de *Lagothrix flavicauda* : bonnes nouvelles dans un contexte dramatique**

Dans un contexte péruvien et mondial de dégradation des écosystèmes et de perte massive de la biodiversité, il me semble approprié d'aborder, dans la discussion de mon travail, la conservation du singe laineux à queue jaune, espèce parapluie en Danger Critique d'Extinction.

Les primates, répartis majoritairement entre les Tropiques du Cancer et du Capricorne, voient leurs populations chuter à cause, entre autres, de la perte d'habitat engendrée par différents facteurs liés à l'augmentation de la population humaine mondiale (Estrada et al. 2017) (Fig. 61). D'après l'UICN, la principale menace à la survie des primates est le développement de l'agriculture, suivie de l'exploitation forestière, de l'élevage et de la chasse (Estrada et al. 2017). On compte aussi des menaces plus locales comme la construction de routes, le forage pétrolier, la pollution. Les primates néo-tropicaux sont, après l'agriculture, très affectés par l'élevage, alors que les primates d'Afrique et d'Asie sont plus impactés par la chasse et le trafic (Estrada et al. 2017). Au Pérou, on estime une perte d'environ 2 millions d'hectares de forêts entre 2001 et 2016 (Cortijo 2018, May 8). Plus récemment, on y a enregistré une perte considérable des forêts entre 2017 et 2018 à cause de l'activité minière illégale, à l'intérieur même de réserves naturelles protégées, *Tambopata* par exemple (Finer and Mamani 2018) (Fig. 62).



**Figure 61.** Distribution mondiale de la richesse spécifique en primates et récapitulatif par régions des espèces menacées (%) et des populations en déclin (%) (Estrada et al. 2017).



**Figure 62.** Vue du ciel des effets dévastateurs de l'activité minière illégale à l'intérieur de la réserve nationale Tambopata, de part et d'autre de la rivière Malinowski (Cortijo 2018, May 8).

Les forêts de La Esperanza ne font pas partie d'une aire protégée. La sauvegarde de ces zones repose sur la bonne gestion de la communauté locale en association avec l'équipe NPC. La sensibilisation des acteurs locaux est essentielle dans le processus de conservation communautaire. Shanee et Shanee (2015) ont mis en évidence le succès de cette initiative à La Esperanza : la population de singes laineux à queue jaune a augmenté (augmentation des naissances) au site d'étude entre 2009 et 2015. Ils invitent d'ailleurs les acteurs de la conservation de la biodiversité à impliquer les communautés locales dans leurs projets. Au-delà de la collecte de données sur le terrain, j'ai participé à différentes actions menées par l'ONG, tel que des ateliers de sensibilisation environnementale et le développement de la pépinière. J'ai d'ailleurs planté des arbres autour du refuge sur le site d'étude. Je propose que la géophagie soit incluse dans le programme des ateliers. Il serait utile de préserver les sites de géophagie, afin qu'ils ne se retrouvent pas dans des fragments de forêts inaccessibles pour les singes.

Récemment, d'autres bonnes nouvelles concernant cette espèce extrêmement menacée ont été partagées. Des chercheurs ont observé à quatre reprises *Lagothrix flavicauda* (dont un groupe composé de 11 individus) dans des forêts du département de Junin, à 206 km au sud-est des limites sud de sa distribution connue (McHugh et al. 2019). Ces forêts peu fragmentées sont facilement accessibles depuis la ville de Satipo. Cette découverte offre de belles opportunités pour la conservation de l'espèce. D'autres observations de nouveaux groupes ont été relevées dans cette région (Shanee com. pers.). Une actualisation générale de la distribution du singe laineux à queue jaune est en préparation (Shanee com. pers.). La géophagie pourrait être étudiée dans ces nouvelles populations, *via* les caméras trappes, afin de comparer ce comportement et ses patterns temporels entre différents groupes de singes laineux à queue jaune, notamment le groupe étudié durant cette thèse de doctorat.

## 7.7 Conclusions

Pour conclure, cette recherche a permis d'atteindre différents objectifs.

Elle décrit en détails le comportement de géophagie chez *Lagothrix flavicauda* et les patterns temporels de cette pratique. Elle met en évidence les stratégies utilisées par ces primates arboricoles pour minimiser les risques liés à la terrestrialité qu'implique la géophagie. Dans ce contexte, il apparaît primordial, lors de futures recherches, de prêter une attention particulière à la consommation de terre *in situ versus ex situ*. De plus, différents degrés de participation des petits laineux à la géophagie ainsi que le rôle clé de leur mère ont été mis en évidence, suggérant l'acquisition du comportement chez les plus jeunes *via* l'apprentissage social.

Un processus de sélection des sites et de la terre de géophagie par les singes laineux à queue jaune a également été décrit. La composition de la terre est certes cruciale, mais nos résultats soulignent l'importance de considérer également l'aspect physique, « architectural », des sites de géophagie et de leur environnement direct.

Enfin, replacée dans l'écologie alimentaire des individus, la géophagie apparaît positivement corrélée à la consommation de feuilles en saison sèche, pouvant ainsi être considérée chez *Lagothrix flavicauda* comme une stratégie comportementale permettant de contrer les troubles gastro-intestinaux liés à l'augmentation de l'ingestion de composés secondaires. Pour aller plus loin, la priorité pourrait être donnée à l'étude de la capacité de la terre de géophagie à adsorber les composés secondaires des feuilles consommées par ces singes en saison sèche.

Cette thèse de doctorat montre qu'un projet de recherche dans le domaine de la géophagie des primates non-humains, comprenant différents axes d'investigation et incluant des données comportementales précises et détaillées, permet de construire un cadre solide sur lequel baser la compréhension de la géophagie (ses modalités d'expression, ses implications dans l'écologie de l'espèce, son rôle) parmi les autres activités journalières du groupe étudié. Cette démarche permet également de comprendre comment les individus acquièrent les connaissances liées à une pratique si rare.

## 8 Références bibliographiques

---



- Abrahams, P. W. (1997). Geophagy (soil consumption) and iron supplementation in Uganda. *Tropical Medicine and International Health*, 2(7), 617–623. doi:10.1046/j.1365-3156.1997.d01-348.x
- Abrahams, P. W. (2010). “Earth Eaters”: Ancient and Modern Perspectives on Human Geophagy. *Soil and Culture*, 369–398. doi:10.1007/978-90-481-2960-7
- Abrahams, P. W., Follansbee, M. H., Hunt, A., Smith, B., & Wragg, J. (2006). Iron nutrition and possible lead toxicity: An appraisal of geophagy undertaken by pregnant women of UK Asian communities. *Applied Geochemistry*. doi:10.1016/j.apgeochem.2005.09.015
- Abrahams, P. W., & Parsons, J. A. (1996). Geophagy in the Tropics: A Literature Review. *The Geographical Journal*, 162(1), 63. doi:10.2307/3060216
- Adams, D. B., Rehg, J. A., & Watsa, M. (2017). Observations of termitarium geophagy by Rylands’ bald-faced saki monkeys (*Pithecia rylandsi*) in Madre de Dios, Peru. *Primates*, 58(3), 449–459. doi:10.1007/s10329-017-0609-8
- Allaby, M., & Garratt, R. (2006). Tropical forests. Infobase Publishing.
- Allgas, N., Shanee, S., Peralta, A., & Shanee, N. (2015). Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*: Humboldt 1812) Altitudinal Range Extension, Uchiza, Perú. *Neotropical Primates*, 21(2), 206–208. doi:10.1896/044.021.0211
- Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P. H., Gittleman, J. L., Antonovics, J., Cunningham, A. A., ... & Poss, M. (2003). Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 517-547.
- Altizer, S., Dobson, A., Hosseini, P., Hudson, P., Pascual, M., & Rohani, P. (2006). Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology letters*, 9(4), 467-484.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior : Sampling. *Behaviour*, 49(3), 227–267. doi:10.1080/14794802.2011.585831
- Ampeng, A., Shukor, M. N., Sahibin, A. R., Idris, W. M. R., Ahmad, S., Mohammad, H., et al. (2016). Patterns of mineral lick use by Northwest Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) in the Lanjak Entimau Wildlife Sanctuary, Sarawak, Malaysia. *European Journal of Wildlife Research*, 62(1), 147–150. doi:10.1007/s10344-015-0983-8
- Aquino, R., García, G., & Charpentier, E. (2016). Distribution and Current Status of the Peruvian Yellow-tailed Woolly Monkey (*Lagothrix flavicauda*) in Montane Forests of the Region Huanuco, Peru. *Primate Conservation*, 2016(30), 1–7.
- Aufreiter, S., Hancock, R. G. V., Mahaney, W. C., Stambolic-Robb, A., Sanmugadas, K. (1997) Geochemistry and mineralogy of soils eaten by humans. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 48(5),293–305. doi:10.3109/09637489709028575
- Aufreiter, S., Mahaney, W.C., Milner, M.W., Huffman, M.A., Hancock, R. G., Wink, M., & Reich, M. (2001). Mineralogical and chemical interactions of soils eaten by chimpanzees of the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Journal of Chemical Ecology*, 27(2), 285-311.
- Ayotte, J. B., Parker, K. L., Arocena, J. M., & Gillingham, M. P. (2006). Chemical Composition of Lick Soils: Functions of Soil Ingestion By Four Ungulate Species. *Journal of Mammalogy*, 87(5), 878–888. doi:10.1644/06-MAMM-A-055R1.1
- Bandelier, F. (1905). The journey of Alvar Nunez Cabeza de Vaca and his companions from Florida to the Pacific. *Allerton Book Co., New York*, 1528–1536.
- de Benedictis, T. (1973) The behavior of young primates during adult copulation: observations of a



- macaca irus colony. *American Anthropology*, 75(5), 1469–1484.  
doi:10.1525/aa.1973.75.5.02a00170.
- Blake, J. G., Guerra, J., Mosquera, D., Torres, R., Loiselle, B. A., & Romo, D. (2010). Use of mineral licks by white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) and red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Eastern Ecuador. *International Journal of Primatology*, 31(3), 471–483.  
doi:10.1007/s10764-010-9407-5
- Blake, J. G., Mosquera, D., Guerra, J., Loiselle, B. A., Romo, D., & Swing, K. (2011). Mineral licks as diversity hotspots in lowland forest of eastern Ecuador. *Diversity*, 3(2), 217–234.  
doi:10.3390/d3020217
- Bolton, K. A., Campbell, V. M., & Burton, F. D. (1998). Chemical analysis of soils of Kowloon (Hong Kong) eaten by hybrid macaques. *Journal of Chemical Ecology*, 24(2), 195–205.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022521306597>
- Borah, M., Devi, A., & Kumar, A. (2018). Diet and feeding ecology of the western hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) in a tropical forest fragment of Northeast India. *Primates*, 59(1), 31–44.  
doi:10.1007/s10329-017-0627-6
- Bravo, A., Harms, K. E., Stevens, R. D., & Emmons, L. H. (2008). Collpas: Activity hotspots for frugivorous bats (*Phyllostomidae*) in the Peruvian Amazon. *Biotropica*, 40(2), 203–210.  
doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00362.x
- Brightsmith, D. J. (2004). Effects of weather on parrot geophagy in Tambopata, Peru. *Wilson Bulletin*, 116(2), 134–145. doi:10.1676/03-087B
- Brightsmith, D. J., & Munoz-Najar, R. A. (2004). Avian geophagy and soil characteristics in southeastern Peru. *Biotropica*, 36(4), 534–543. doi:10.1111/j.1744-7429.2004.tb00348.x
- Brightsmith, D. J., & Villalobos, E. M. (2011). Parrot Behavior at a Peruvian Clay Lick. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(3), 595–602.
- Brown, G. R., Almond, R. E. A., & Bergen, Y. van. (2004). Begging, Stealing, and Offering: Food Transfer in Nonhuman Primates. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 265–295.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(04\)34007-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(04)34007-6)
- Browman, D. L., & Gundersen, J. N. (1993). Altiplano comestible earths: prehistoric and historic geophagy of highland Peru and Bolivia. *Geoarchaeology*, 8(5), 413–425.
- Buckingham, F., & Shanee, S. (2010). Conservation Priorities for the Peruvian Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*): A GIS Risk Assessment and Gap Analysis. *Primate Conservation*, 24(1), 65–71. doi:10.1896/052.024.0103
- Burnat, P., & Le Brumant-Payen, C. (1992). Intoxication par la cocaïne. *Lyon pharmaceutique*, 43(3), 149–156.
- Burton, A. C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., et al. (2015). Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 675–685. doi:10.1111/1365-2664.12432
- Butchart, S. H. M., Barnes, R., Davies, C. W. N., Fernandez, M., & Seddon, N. (1995). Threatened Mammals of the Cordillera de Colán, Peru. *Oryx*. doi:10.1017/S003060530002127X
- Campbell, C. J., Aureli, F., Chapman, C. A., Ramos-Fernández, G., Matthews, K., Russo, S. E., et al. (2005). Terrestrial behavior of *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1039–1051. doi:10.1007/s10764-005-6457-1
- Carretero, M. I., Gomes, C. S. F., & Tateo, F. (2006). Clays and Human Health. *Developments in Clay Science*, 1(C), 717–741. doi:10.1016/S1572-4352(05)01024-X

- Castillo Contreras, O., & Frisancho Velarde, O. (2015). El “chaco”: arcilla medicinal comestible del altiplano peruano y sus propiedades en la patología digestiva. *Rev. gastroenterol. Perú*, 35(1), 97–99.
- Chapman, C. A. (1990). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(6), 409–414.
- Chapman HD, Pratt PF, Contín A (1973) Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas. No. 04; S587, C4y. México: Trillas.
- CITES (2005) Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). <http://www.cites.org/eng/app/appendices.shtml>.
- Cortijo (May 8, 2018). Peruvian Amazon undergoing deforestation at accelerating pace. Retrieved 4 March 2020 from <https://phys.org/news/2018-05-peruvian-amazon-deforestation-pace.html>
- Cring, D., Henry, J. M., & Cring, F. D. (2012). Geophagy : An Anthropological Perspective Geophagy. In *Soils and human health*. CRC Press. (pp. 194–213).
- Cristóbal-Azkarate, J., Hervier, B., Vegas-Carrillo, S., Osorio-Sarabia, D., Rodríguez-Luna, E., & Vea, J. J. (2010). Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates*, 51(3), 231–239.
- Danford, D. E. (1982). Pica and Nutrition. *Annual Review of Nutrition*, 2(1), 303–322. doi:10.1146/annurev.nu.02.070182.001511
- De Souza, L. L., Ferrari, S. F., Da Costa, M. L., & Kern, D. C. (2002). Geophagy as a correlate of folivory in red-handed howler monkeys (*Alouatta belzebul*) from eastern Brazilian Amazonia. *Journal of chemical ecology*, 28(8), 1613–21. doi:10.1023/a:1019928529879
- DeLuycker, A. M. (2007). Notes on the Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*) and Its Status in the Protected Forest of Alto Mayo, Northern Peru. *Primate Conservation*, 22(1), 41–47. doi:10.1896/052.022.0102
- Di Fiore, A. (2002). Predator sensitive foraging in ateline primates. *Eat or Be Eaten*.
- Di Fiore, A., & Campbell, C. (2005). The Atelines: variation in ecology, behavior and social organization. *Primates in Perspective*, 155–188.
- Di Fiore, A., Chaves, P. B., Cornejo, F. M., Schmitt, C. A., Shanee, S., Cortés-Ortiz, L., et al. (2015). The rise and fall of a genus: Complete mtDNA genomes shed light on the phylogenetic position of yellow-tailed woolly monkeys, *Lagothrix flavicauda*, and on the evolutionary history of the family Atelidae (Primates: Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 495–510. doi:10.1016/j.ympev.2014.03.028
- Dib, L. R. T., Oliva, A. S., & Strier, K. B. (2001). Geophagy in Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*): First Reports. *Revista de Etologia*, 3, 67–73.
- Dickins, D., & Ford, R. N. (1942). Geophagy (Dirt Eating) Among Mississippi Negro School Children. *American Sociological Review*, 7(1), 59–65.
- Dudley, R., Kaspari, M., & Yanoviak, S. P. (2012). Lust for salt in the Western Amazon. *Biotropica*, 44(1), 6–9. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00818.x
- Dunn, J. C., & Cristóbal-Azkarate J. (2015). New World monkeys. *Nature Education Knowledge*.
- Eckert, K. A., Hahn, N. E., Genz, A., Kitchen, D. M., Stuart, M. D., Averbeck, G. A., ... & Markowitz, H. (2006). Coprological surveys of *Alouatta pigra* at two sites in Belize. *International Journal of Primatology*, 27(1), 227–238.
- Estrada, A., Garber, P.A., Rylands, A.B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., ... & Rovero,

- F. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science advances*, 3(1), e1600946.
- Fack, V., Shanee, S., Vercauteren Drubbel, R., Vercauteren, M., Meunier, H. (2020). Geophagy in the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru: Site characterization and soil composition. *Primates*, 1-12.
- Fagot, J., & Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychological Bulletin*, 109(1), 76–89. doi:10.1037/0033-2909.109.1.76
- Feistner, A. T. C., & McGrew, W. C. (1989). Food-sharing in primates: a critical review. *Perspectives in primate biology*, 3(21-36).
- Felton, A. M., Felton, A., Lindenmayer, D. B., & Foley, W. J. (2009). Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology*, 23(1), 70–78. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01526.x
- Ferrari, S. F. (2009) Predation risk and antipredator strategies. In *South American Primates* (pp. 251-277). Springer, New York, NY
- Ferrari, S. F., Veiga, L. M., & Urbani, B. (2008). Geophagy in New World monkeys (Platyrrhini): Ecological and geographic patterns. *Folia Primatologica*, 79(5), 402–415. doi:10.1159/000141901
- Finer M, Mamani N (2018) Minería Aurífera alcanza Máximo Histórico de Deforestación en la Amazonía Sur Peruana. MAAP:96
- Finkelman, R. B. (2006). Health benefits of geologic materials and geologic processes. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 3(4), 338–342. doi:10.1201/b12219-3
- Finkelman, R. B. (2019). The Influence of Clays on Human Health: a Medical Geology Perspective. *Clays and Clay Minerals*, 67(1). doi:10.1007/s42860-018-0001-9
- Fooden, J. (1963). A revision of the woolly monkeys (genus *Lagothrix*). *Journal of Mammalogy*, 44(2), 213-247.
- Galef Jr, B. G., & Giraldeau, L. A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour*, 61(1), 3-15.
- Geissler, P. W., Mwaniki, D. L., Thiong'o, F., & Friis, H. (1997). Geophagy among school children in Western Kenya. *Tropical Medicine and International Health*, 2(7), 624–630. doi:10.1046/j.1365-3156.1997.d01-345.x
- Gillespie, T. R., & Chapman, C. A. (2006). Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation biology*, 20(2), 441-448.
- Glander, K. E. (1982). The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 25(3 S), 1–18. doi:10.1002/ajpa.1330250503
- Glover-Kapfer, P., Soto-Navarro, C. A., & Wearn, O. R. (2019). Camera-trapping version 3.0: current constraints and future priorities for development. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 5(3), 209–223. doi:10.1002/rse2.106
- Gomes, C. (2018) Healing and edible clays: a review of basic concepts, benefits and risks. *Environmental Geochemistry and Health* 40(5),1739–1765. doi:10.1007/s10653-016-9903-4.
- González, R., Sánchez De Medina, F., Martínez-Augustin, O., Nieto, A., Gálvez, J., Risco, S., & Zarzuelo, A. (2004). Anti-inflammatory effect of diosmectite in hapten-induced colitis in the rat. *British Journal of Pharmacology*, 141(6), 951–960. doi:10.1038/sj.bjp.0705710

- Graham, A. (2009). The Andes: a Geological Overview From a Biological Perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 371–385. doi:10.3417/2007146
- Graves, G. R., & O'Neill, J. P. (1980). American Society of Mammalogists Notes on the Yellow-Tailed Woolly Monkey (*Lagothrix flavicauda*) of Peru. *Journal of Mammalogy*, 61(2), 345–347. <http://www.jstor.org/stable/1380063>
- Groves, C. P. (2001). *Primate Taxonomy* (Smithsonian Institution, Washington, DC).
- Hammer, M., & Tatum-Hume, E. (2003). Surveying monkeys, macaws and other wildlife of the Peru Amazon. *Biosphere Expeditions, Suffolk, United Kingdom*.
- Hanya, G. (2004). Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *American Journal of Primatology*, 63(3), 165–177. doi:10.1002/ajp.20049
- Harborne, J. B. (2001). Twenty-five years of chemical ecology. *Natural Product Reports*, 18(4), 361–379. doi:10.1039/b005311m
- Hart, B. L. (2005). The evolution of herbal medicine: Behavioural perspectives. *Animal Behaviour*, 70(5), 975–989. doi:10.1016/j.anbehav.2005.03.005
- Henry, J., & Matthews Kwong, A. (2003). Why is geophagy treated like dirt? *Deviant Behavior*, 24(4), 353–371. doi:10.1080/713840222
- Heymann, E. W., & Hartmann, G. (1991). Geophagy in moustached tamarins, *Saguinus mystax* (platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *Primates*, 32(4), 533–537. doi:10.1007/BF02381945
- Hladik, C. M. (1977). Chimpanzees of Gabon and Chimpanzees of Gombe: some Comparative Data on the Diet. In *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkey and Apes*. doi:10.1016/b978-0-12-176850-8.50021-4
- Hladik, C. M., & Gueguen, L. (1974) Géophagie et nutrition minérale chez les primates sauvages.
- Hsu, M. J., Agoramorthy, G., & Lin, J. F. (2001). Geophagy amongst Formosan macaques at Mount Longevity, Taiwan. *Folia Primatologica*, 72, 339–341. doi:10.1159/000052751
- Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104(S25), 171–200. doi:10.1002/(sici)1096-8644(1997)25+<171::aid-ajpa7>3.3.co;2-k
- Huffman, M. A. (2015). Chimpanzee self-medication: A historical perspective of the key findings. *Mahale Chimpanzees: 50 Years of Research*, 340–353. doi:10.1017/CBO9781107280533
- Huffman, M. A., Gotoh, S., Turner, L. A., Hamai, M., & Yoshida, K. (1997). Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains Tanzania. *Primates*, 38(2), 111–125. doi:10.1007/BF02382002
- Huffman, M. A., & Seifu, M. (1989). Observations on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 30(1), 51–63. doi:10.1007/BF02381210
- Huffman, M. A., Vitazkova, S. K., & Vitazkova, S. K. (2007). Primates, Plants, and Parasites: the Evolution of Animal Self-Medication and Ethnomedicine. *Ethnopharmacology, Eolss Publishers, Oxford*.
- Huffman, M. A. (1997). Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 104, 171–200. doi:10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+<171::AID-AJPA7>3.0.CO;2-7

- Hunter, J. M., & De Kleine, R. (1984) Geophagy in central America. *Geographical Review*, 74(2), 157-169.
- Izawa, K. (1993). Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *International Journal of Primatology*, 14(2), 229–242. doi:10.1007/BF02192633
- Jaeggi, A. V., Van Noordwijk, M. A., & Van Schaik, C. P. (2008). Begging for information: Mother-offspring food sharing among wild bornean orangutans. *American Journal of Primatology*, 70(6), 533–541. https://doi.org/10.1002/ajp.20525
- Jaeggi, A. V., Dunkel, L. P., van Noordwijk, M. A., Wich, S. A., Sura, A. A. L., & van Schaik, C. P. (2010). Social learning of diet and foraging skills by wild immature Bornean orangutans: Implications for culture. *American Journal of Primatology*, 72(1), 62–71. doi:10.1002/ajp.20752
- Janson, C. H. (1998). Testing the Predation Hypothesis for Vertebrate Sociality : Prospects and Pitfalls. *Behaviour*, 389-410.
- Johns, T. (1986). Detoxification function of geophagy and domestication of the potato. *Journal of Chemical Ecology*, 12(3), 635–646. doi:10.1007/BF01012098
- Johns, T., & Duquette, M. (1991). Detoxification and mineral supplementation as functions of geophagy. *The American journal of clinical nutrition*, 53(2), 448-456.
- Ketch, L. A., Malloch, D., Mahaney, W. C., & Huffman, M. A. (2001) Comparative microbial analysis and clay mineralogy of soils eaten by chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Tanzania. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(2),199–203. doi:10.1016/S0038-0717(00)00129-2
- King, S. R. (1992). Pharmaceutical discovery, ethnobotany, tropical forests, and reciprocity: integrating indigenous knowledge, conservation, and sustainable development. *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*, 231-238.
- Klaus, G., Klaus-hugi, C., & Schmid, B. (1998). Geophagy by Large Mammals at Natural Licks in the Rain Forest of the Dzanga National Park , Central African Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6), 829–839.
- Klein, N., Fröhlich, F., & Krief, S. (2008). Geophagy : soil consumption enhances the bioactivities of plants eaten by chimpanzees. *Naturwissenschaften*, 95(4), 325-331.
- Knezevich, M. (1998). Geophagy as a therapeutic mediator of endoparasitism in a free-ranging group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 44(1), 71–82. doi:10.1002/(SICI)1098-2345(1998)44:1<71::AID-AJP6>3.0.CO;2-U
- Krief, S. (2003). Métabolites secondaires des plantes et comportement animal : surveillance sanitaire et observations de l'alimentation des chimpanzés ( *Pan troglodytes schweinfurthii* ) en Ouganda. Activités biologiques et étude chimique de plantes consommées (Doctoral dissertation, Museum national d'histoire naturelle-MNHN PARIS).
- Krief, S., Hladik, C. M., & Haxaire, C. (2005a). Ethnomedicinal and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology*, 101(1–3), 1–15. doi:10.1016/j.jep.2005.03.024
- Krief, S., Huffman, M. A., Sévenet, T., Guillot, J., Bories, C., Hladik, C. M., & Wrangham, R. W. (2005b). Noninvasive monitoring of the health of *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 26(2), 467-490.
- Krishnamani, R., & Mahaney, W. C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal behaviour*, 59(5), 899–915. doi:10.1006/anbe.1999.1376
- Lambert, J. E. (1998). Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology*, 7(1), 8–20. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1998)7:1<8::AID-EVAN3>3.0.CO;2-C



- Lambert, J. E., & Rothman, J. M. (2015). Fallback Foods, Optimal Diets, and Nutritional Targets: Primate Responses to Varying Food Availability and Quality. *Annual Review of Anthropology*, 44(1), 493–512. doi:10.1146/annurev-anthro-102313-025928
- Larrañaga, J. S., & Shanee, S. (2012). Parasitos Gastrointestinales en el Mono Choro Cola Amarilla (*Oreonax flavicauda*) y el Mono Nocturno Andino (*Aotus miconax*) en Amazonas, Peru. *Neotropical Primates*, 19(1), 38-41.
- Lee, A. T. K., Brightsmith, D. J., Vargas, M. P., Leon, K. Q., Mejia, A. J., & Marsden, S. J. (2014). Diet and Geophagy Across a Western Amazonian Parrot Assemblage. *Biotropica*, 46(3), 322–330. doi:10.1111/btp.12099
- Leo Luna, M. (1980). First field study of the yellow-tailed woolly monkey. *Oryx*, 15, 386–389.
- Leo Luna, M. (1982). Estudio preliminar sobre la biología y ecología del mono choro de cola amarilla *Lagothrix flavicauda* (Humboldt 1812). *Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Peru*.
- Li, D., Ren, B., Hu, J., Zhang, Q., Y, Y., Grueter, C. C., et al. (2014). Geophagy of Yunnan snub-nosed monkeys (*rhinopithecus bieti*) at Xiangguqing in the Baimaxueshan nature reserve, China. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2), 293–299.
- Link, A., De Luna, A. G., Arango, R., & Diaz, M. C. (2011). Geophagy in brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a lowland tropical rainforest in Colombia. *Folia Primatologica*, 82(1), 25–32. doi:10.1159/000326056
- Link, A., Galvis, N., Fleming, E., & Di Fiore, A. (2011). Patterns of mineral lick visitation by spider monkeys and howler monkeys in Amazonia: Are licks perceived as risky areas? *American Journal of Primatology*, 73(4), 386–396. doi:10.1002/ajp.20910
- Lozano, G. A. (1998). Parasitic Stress and Self-Medication in Wild Animals. *Advances in the Study of Behavior*, 27(C), 291–317. doi:10.1016/S0065-3454(08)60367-8
- Macedo Ruiz, H. D., & Mittermeier, R. A. (1979). Redescubrimiento del primate peruano *Lagothrix flavicauda* (Humboldt 1812) y primeras observaciones sobre su biología. *PER*, 71(1), 78-92.
- Macneilage, P. F., Studdert-Kennedy, M. G., & Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behavioral and Brain Sciences*, 10(2), 247–263. doi:10.1017/S0140525X00047695
- Mahaney, W. C., Krishnamani, R. (2003) Understanding geophagy in animals: standard procedures for sampling soils. *Journal of Chemical Ecology*, 29(7), 1503–1523. doi:10.1023/A:1024263627606
- Mahaney, W. C., Aufreiter, S., & Hancock, R. G. V. (1995). Mountain gorilla geophagy: A possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary changes. *International Journal of Primatology*, 16(3), 475–488. doi:10.1007/BF02735798
- Mahaney, W. C., Hancock, R. G. V., Aufreiter, S., & Huffman, M. A. (1996). Geochemistry and clay mineralogy of termite mound soil and the role of geophagy in chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates*, 37(2), 121–134. doi:10.1007/BF02381400
- Mahaney, W. C., Zippin, J., Milner, M. W., Sanmugadas, K., Hancock, R. G. V., Aufreiter, S. et al. (1999). Chemistry, mineralogy and microbiology of termite mound soil eaten by the chimpanzees of the Mahale Mountains, Western Tanzania. *Journal of Tropical Ecology*, 15(5), 565-588.
- Maldonado-López, S., Maldonado-Lopez, Y., Ch, A. G. T., Cuevas-Reyes, P., & Stoner, K. E. (2014). Patterns of infection by intestinal parasites in sympatric howler monkey (*Alouatta palliata*) and spider monkey (*Ateles geoffroyi*) populations in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates*, 55(3), 383-392.
- Marchant, L. F., & McGrew, W. C. (2007). Ant fishing by wild chimpanzees is not lateralised. *Primates*, 48(1), 22–26. doi:10.1007/s10329-006-0020-3



- Masi, S., Gustafsson, E., Saint Jalme, M., Narat, V., Todd, A., Bomsel, M.-C., & Krief, S. (2012). Unusual feeding behavior in wild great apes, a window to understand origins of self-medication in humans: Role of sociality and physiology on learning process. *Physiology & Behavior*, *105*(2), 337–349. doi:10.1016/J.PHYSBEH.2011.08.012
- Matos, M. D. P. (2017). Comparing the feeding ecology of *Propithecus edwardsi* in disturbed and undisturbed forest in Ranomafana National Park, Madagascar (Master's thesis, Universidade de Évora).
- Matsubayashi, H., Ahmad, A. H., Wakamatsu, N., Nakazono, E., Takyu, M., Majalap, N., et al. (2011). Natural-licks use by orangutans and conservation of their habitats in Bornean tropical production forest. *Raffles Bulletin of Zoology*, *59*(1), 109–115.
- Matsubayashi, H., Lagan, P., Majalap, N., Tangah, J., Sukor, J. R. A., & Kitayama, K. (2007). Importance of natural licks for the mammals in Bornean inland tropical rain forests. *Ecological Research*, *22*(5), 742–748. doi:10.1007/s11284-006-0313-4
- Matsuda, I., Ancrenaz, M., Akiyama, Y., Tuuga, A., Majalap, N., & Bernard, H. (2014). Natural licks are required for large terrestrial mammals in a degraded riparian forest, Sabah, Borneo, Malaysia. *Ecological Research*, *30*(1), 191–195. doi:10.1007/s11284-014-1219-1
- Matsuda, I., & Izawa, K. (2008). Predation of wild spider monkeys at La Macarena, Colombia. *Primates*, *49*(1), 65–68. doi:10.1007/s10329-007-0042-5
- Mbora, D. N., & McPeck, M. A. (2009). Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology*, *78*(1), 210-218.
- McGrew, W. C. (1975). Patterns of plant food sharing by wild chimpanzees. *Contemporary Biology*, (January), 304–309.
- McHugh, S. M., Cornejo, F. M., McKibben, J., Zarate, M., Tello, C., Jiménez, C. F., & Schmitt, C. A. (2019). First record of the Peruvian yellow-tailed woolly monkey *Lagothrix flavicauda* in the Región Junín, Peru. *Oryx*, 1–5. doi:10.1017/S003060531900084X
- Mittermeier, R. A., de Macedo Ruiz, H., & Luscombe, A. (1975). A Woolly Monkey Rediscovered in Peru. *Oryx*, *13*(1), 41–46. doi:DOI: 10.1017/S0030605300012990
- Mittermeier, R.A., De Macedo-Ruiz, H., Luscombe, B. A., & Cassidy, J. (1977). Rediscovery and conservation of the Peruvian yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*). In *Primate Conservation* (pp. 95-115). Academic Press.
- Mittermeier, R. A., Schwitzer, C., Rylands, A. B., Taylor, L. A., Chiozza, F., Williamson, E. A., & Wallis, J. (2012). Primates in peril : the world 's 25 most endangered primates 2012-2014. *IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI) and Bristol Conservation and Science Foundation, Bristol, UK*, 40.
- Mittermeier, R. A., Wilson, D. E., & Rylands, A. B. (Eds.). (2013). Handbook of the mammals of the world: primates. Lynx Edicions.
- Monaco, E. T., Borries, C., Nikolei, J., Chalise, M. K., Ganzhorn, J. U., Wesche, K., & Koenig, A. (2019). The function of geophagy in Nepal gray langurs: Sodium acquisition rather than detoxification or prevention of acidosis. *American Journal of Physical Anthropology*, *168*(1), 170–179. doi:10.1002/ajpa.23733
- Montenegro O. L. (2004). Natural licks as keystone resources for wildlife and people in Amazonia. University of Florida.
- Müller, K. H., Ahl, C., & Hartmann, G. (1997). Geophagy in masked titi monkeys (*Callicebus*

- personatus melanochir) in Brazil. *Primates*, 38(1), 69–77. doi:10.1007/BF02385923
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–8. doi:10.1038/35002501
- Norscia, I., Carrai, V., Ceccanti, B., & Borgognini Tarli, S. M. (2005). Termite soil eating in kirindy sifakas (Madagascar): Proposing a new proximate factor. *Folia Primatologica*, 76(2), 119–122. doi:10.1159/000083619
- NRC. (2003). Nutrient Requirements of Nonhuman Primates.
- Olson, D. M., & Dinerstein, E. (1998). The global 200: A representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, 12(3), 502–515. doi:10.1046/j.1523-1739.1998.012003502.x
- Pacheco, V., Cadenillas, R., Salas, E., Tello, C., & Zeballo, H. (2009). Diversity and endemism of Peruvian mammals. *Revista Peruana de Biología*, 16(1), 5–32.
- Parker, T. A., & Barkley, L. J. (1981). New Locality for the Yellow-tailed Woolly Monkey. *Oryx*, 16(1), 71–72. doi:10.1017/S0030605300016793
- Parry-Jones, B., & Parry-Jones Ll., W. (1992). Pica: Symptom or eating disorder? A historical assessment. *British Journal of Psychiatry*, 160(MAR.), 341–354. doi:10.1192/bjp.160.3.341
- Paustenbach, D. J. (2000). The practice of exposure assessment: A state-of-the-art review. *Journal of Toxicology and Environmental Health - Part B: Critical Reviews*. doi:10.1080/10937400050045264
- Pebsworth, P. A., Bardi, M., & Huffman, M. A. (2012). Geophagy in chacma baboons: Patterns of soil consumption by age class, sex, and reproductive state. *American Journal of Primatology*, 74(1), 48–57. doi:10.1002/ajp.21008
- Pebsworth, P. A., Hillier, S., Wendler, R., Glahn, R., Ta, C. A. K., Arnason, J. T., & Young, S. L. (2019). Geophagy among East African Chimpanzees: consumed soils provide protection from plant secondary compounds and bioavailable iron. *Environmental Geochemistry and Health*, 8. doi:10.1007/s10653-019-00366-8
- Pebsworth, P. A., Huffman, M. A., Lambert, J. E., & Young, S. L. (2019). Geophagy among nonhuman primates: A systematic review of current knowledge and suggestions for future directions. *American Journal of Physical Anthropology*, 168(June 2018), 164–194. doi:10.1002/ajpa.23724
- Pebsworth, P. A., & LaFleur, M. (2014). Advancing Primate Research and Conservation Through the Use of Camera Traps: Introduction to the Special Issue. *International Journal of Primatology*, 35(5), 825–840. doi:10.1007/s10764-014-9802-4
- Pebsworth, P. A., Seim, G. L., Huffman, M. A., Glahn, R. P., Tako, E., & Young, S. L. (2013). Soil Consumed by Chacma Baboons is Low in Bioavailable Iron and High in Clay. *Journal of Chemical Ecology*, 39(3), 447–449. doi:10.1007/s10886-013-0258-3
- Pebsworth, P.A., Krief, S., & Huffman, M. A. (2007). The Role of Diet in Self-Medication Among Chimpanzees in the Sonso and Kanyawara Communities, Uganda. *Primates Of Western Uganda*, 105–133. doi:10.1007/0-387-33505-6\_7
- Peralta Aguilar, A.P. (2017). Identificación de helmintos gastrointestinales en el mono choro cola amarilla (*Oreonax flavicauda*) y el mono nocturno andino (*Aotus miconax*) de vida libre en el departamento de Amazonas - Peru.
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuánez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., et al. (2011). A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, 7(3), 1–17.

doi:10.1371/journal.pgen.1001342

- Peres, C. A. (1994). Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26(3), 285–294.
- Price, E. C., & Feistner, A. T. C. (1993). Food sharing in lion tamarins: Tests of three hypotheses. *American Journal of Primatology*, 31(3), 211–221. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350310306>
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G., & Mace, G. M. (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1456), 1947–1952. doi:10.1098/rspb.2000.1234
- R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. R 3.4.0 GUI 1.70. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rapaport, L. G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae*, *Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis. *Ethology*, 105(7), 619–636. doi:10.1046/j.1439-0310.1999.00449.x
- Rapaport, L. G., & Brown, G. R. (2008). Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: Learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology*, 17(4), 189–201. doi:10.1002/evan.20180
- Reynel, C., Pennington, R. T., & Sarkinen, T. (2013). Cómo se formó la diversidad ecológica del Perú.
- Reynolds, V., Pascual-Garrido, A., Lloyd, A. W., Lyons, P., & Hobaiter, C. (2019). Possible mineral contributions to the diet and health of wild chimpanzees in three East African forests. *American Journal of Primatology*, 81(6), e22978.
- Rondón, S., Ortiz, M., León, C., Galvis, N., Link, A., & González, C. (2017). Seasonality, richness and prevalence of intestinal parasites of three neotropical primates (*Alouatta seniculus*, *Ateles hybridus* and *Cebus versicolor*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 6(3), 202–208.
- Rosenberger, A. L., & Matthews, L. J. (2009). Oreonax - Not a Genus . *Neotropical Primates*, 15(1), 8–12. doi:10.1896/044.015.0102
- Rostron, L. A. (2014). Investigations into the properties of mistletoe leaves , *Phoradendron* spp . ( *Viscaceae* ) and geophagic material consumed by *Ateles geoffroyi* ( *Atelidae* ) at sites within the Santa Rosa National Park, Costa Rica (Doctoral dissertation, Liverpool John Moores University).
- Schulenberg, T. S., Stotz, D. F., Lane, D. F., O'Neill, J. P., & Parker III, T. A. (2010). Birds of Peru: revised and updated edition. Princeton University Press.
- Seim, G. L., Ahn, C. I., Bodis, M. S., Luwedde, F., Miller, D. D., Hillier, S., et al. (2013). Bioavailability of iron in geophagic earths and clay minerals, and their effect on dietary iron absorption using an in vitro digestion/Caco-2 cell model. *Food & Function*, 4(8), 1263–1270. doi:10.1039/C3FO30380B
- SERFOR; Ministerio de Agricultura y Riego. (2018). *Libro Rojo de la Fauna Silvestre Amenazada del Peru*.
- Setz, E. Z. F., Enzweiler, J., Solferini, V. N., Amendola, M. P., & Berton, R. S. (1999). Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *Journal of Zoology*, 247(1), 91–103. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb00196.x
- Shanee, N. (2012). Trends in local wildlife hunting, trade and control in the Tropical Andes Biodiversity Hotspot, northeastern Peru. *Endangered Species Research*, 19, 177–186. doi:10.3354/esr00469

- Shanee, N., Shanee, S., & Horwich, R. H. (2014). Effectiveness of locally run conservation initiatives in north-east Peru. *Oryx*, (May), 1–9. doi:10.1017/S0030605313001002
- Shanee, S. (2011). Distribution Survey and Threat Assessment of the Yellow-tailed Woolly Monkey (*Oreonax flavicauda*; Humboldt 1812), Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(3), 691–707. doi:10.1007/s10764-011-9495-x
- Shanee, S. (2014a). Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In *The Woolly Monkey* (pp. 167-185). Springer, New York, NY. doi:10.1007/978-1-4939-0697-0
- Shanee, S. (2014b). Yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) proximal spacing and forest strata use in La Esperanza, Peru. *Primates*, 55(4), 515–523. doi:10.1007/s10329-014-0430-6
- Shanee, S., & Shanee, N. (2009). A new conservation NGO , neotropical primate conservation : Project experiences in Peru. *International NGO Journal*, 4(7), 329–332.
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011a). Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contributions to Zoology*, 80(4), 269–277.
- Shanee, S., & Shanee, N. (2011b). Population Density Estimates of the Critically Endangered Yellow-tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *International Journal of Primatology*, 32(4), 878–888. doi:10.1007/s10764-011-9507-x
- Shanee, S., & Shanee, N. (2015). Measuring success in a community conservation project: Local population increase in a critically endangered primate, the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at la esperanza, Northeastern Peru. *Tropical Conservation Science*, 8(1), 169–186. doi:10.1177/194008291500800114
- Shanee, S., & Shanee, N. (2018). Diversity of large mammals in the Marañón–Huallaga landscape, Peru: with notes on rare species. *Zoology and Ecology*, 28(4), 313–328. doi:10.1080/21658005.2018.1516277
- Shanee, S., Shanee, N., & Maldonado, A. M. (2007). Distribution and Conservation Status of the Yellow-Tailed Woolly Monkey Amazonas and San Martín , Peru, 14(December).
- Shanee, S., Shanee, N., Monteferri, B., Allgas, N., Alarcon Pardo, A., & Horwich, R. H. (2017). Protected area coverage of threatened vertebrates and ecoregions in Peru: Comparison of communal, private and state reserves. *Journal of Environmental Management*, 202, 12–20. doi:10.1016/j.jenvman.2017.07.023
- Shoobridge, D. (2003). Perfil Área Protegida – Perú Bosque de Protección Alto Mayo. www.parkwatch.org, 1–37.
- Snyder-Mackler, N., Alberts, S. C., & Bergman, T. J. (2012). Concessions of an alpha male? Cooperative defence and shared reproduction in multi-male primate groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1743), 3788–3795. doi:10.1098/rspb.2012.0842
- Solórzano-García, B., & de León, G. P. P. (2018). Parasites of Neotropical primates: a review. *International Journal of Primatology*, 39(2), 155-182.
- Souza-Alves, J. P., Mourthe, I., Hilário, R. R., Bicca-Marques, J. C., Rehg, J., Gestich, C. C., et al. (2019). Terrestrial Behavior in Titi Monkeys (*Callicebus*, *Cheracebus*, and *Plecturocebus*): Potential Correlates, Patterns, and Differences between Genera. *International Journal of Primatology*, 40(4–5), 553–572. doi:10.1007/s10764-019-00105-x
- Stahl, A. B., Dunbar, R. I. M., Homewood, K., Ikawa-Smith, F., Kortlandt, A., McGrew, W. C., et al. (1984). Hominid Dietary Selection Before Fire [and Comments and Reply]. *Current Anthropology*. doi:10.1086/203106

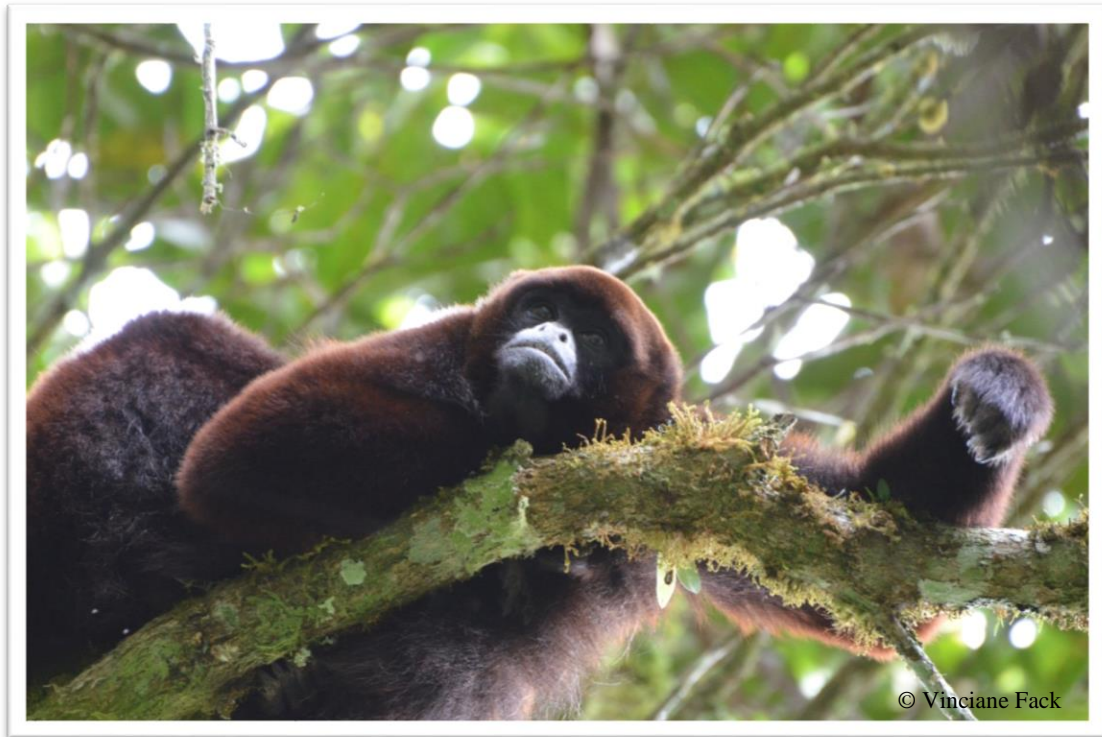
- Starin, E. D. (1978). Food transfer by wild titi monkeys (*Callicebus torquatus torquatus*). *Folia Primatologica*, 30, 145-151. <https://doi.org/10.1159/000155860>
- Stark, N. M., Jordan, C. F. (1978) Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology*, 59(3), 434-437.
- Stevens, C. E., & Hume, I. D. (2004). Comparative physiology of the vertebrate digestive system. Cambridge University Press.
- Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1994). Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*, 32(2), 123-140.
- Struhsaker, T. T., Cooney, D. O., & Siex, K. S. (1997). Charcoal consumption by Zanzibar red colobus monkeys: Its function and its ecological and demographic consequences. *International Journal of Primatology*, 18(1), 61–72. doi:10.1023/A:1026341207045
- Ta, C. A. K., Pebsworth, P. A., Liu, R., Hillier, S., Gray, N., Arnason, J. T., & Young, S. L. (2018). Soil eaten by chacma baboons adsorbs polar plant secondary metabolites representative of those found in their diet. *Environmental Geochemistry and Health*, 40(2), 803–813. doi:10.1007/s10653-017-0025-4
- Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., & Powell, G. (2009). Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 261–270. doi:10.1017/S0266467409005896
- Toft, J. D. (1982). The pathoparasitology of the alimentary tract and pancreas of nonhuman primates: a review. *Veterinary Pathology*, 19(7), 44-92.
- Tweheyo, M., Reynolds, V., Huffman, M. A., Pebsworth, P., Goto, S., Mahaney, W. C., et al. (2006). Geophagy in Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Primates of Western Uganda*, 135–152. doi:10.1007/978-0-387-33505-6\_8
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45(4), 231–239. <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0085-9>
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2005). Response to novel food in infant chimpanzees: Do infants refer to mothers before ingesting food on their own? *Behavioural Processes*, 68(1), 85–90. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.09.002>
- UICN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-3.
- Underwood, E. J., & Suttle, N. F. (1999). The mineral nutrition of livestock, 3rd. *Edition, CAB International*, 614.
- Van De Waal, E., Borgeaud, C., & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, 340(6131), 483–485. <https://doi.org/10.1126/science.1232769>
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 353–377. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002033
- Veiga, L. M., & Ferrari, S. F. (2007). Geophagy at Termitaria by Bearded Sakis (*Chiropotes satanas*) in Southeastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 69, 816–820. doi:10.1002/ajp
- Vermeer, D. E., & Frate, D. A. (1975). Geophagy in a mississippi county. *Annals of the Association of American Geographers*, 65(3), 414–424. doi:10.1111/j.1467-8306.1975.tb01049.x
- Vermeer, D. E., & Ferrell, R. E. (1985). Nigerian geographical clay: a traditional antidiarrheal



- pharmaceutical. *Science*, 227(4687), 634-636.
- Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (1995). The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: The role of social context. *Animal Behaviour*, 49(4), 1089–1095. doi:10.1006/anbe.1995.0137
- Vitazkova, S. K., & Wade, S. E. (2007). Effects of ecology on the gastrointestinal parasites of *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1327-1343.
- Wakibara, J. V., Huffman, M. A., Wink, M., Reich, S., Aufreiter, S., Hancock, R. G. V., et al. (2001). The adaptive significance of geophagy for Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Arashiyama, Japan. *International Journal of Primatology*, 22(3), 495–520.
- Walkley, A., & Black, I. A. (1934) An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1), 29-38.
- Wearn, O. R., & Glover-Kapfer, P. (2017). Camera-trapping for conservation: a guide to best-practices. *WWF conservation technology series*, 1(1), 181.
- Wilson, J. (2003). Clay mineralogical and related characteristics of geophagic materials. *Journal of Chemical Ecology*, 29(7), 1525–1547. doi:10.1023/A
- Wink, M., Hofer, A., Bilfinger, M., Englert, E., Martin, M., & Schneider, D. (1993). Geese and dietary allelochemicals - food palatability and geophagy. *Chemoecology*, 4(2), 93–107. doi:10.1007/BF01241679
- Woywodt, A., & Kiss, A. (2002). Geophagia: the history of earth-eating. *Journal of the Royal Society of Medicine*, 95(3), 143–146.
- Wrangham, R. W. (1975). Behavioural ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania (Doctoral thesis). <http://doi.org/10.17863/CAM.16415>
- Wrangham, R. W., & Nishida, T. (1983). *Aspilia* spp. Leaves: A puzzle in the feeding behavior of wild chimpanzees. *Primates*, 24(2), 276–282. doi:10.1007/BF02381090
- Yin, H., Han, D., Xie, J., Zhang, C., & You, S. (2011). Geophagy of *Macaca Thibetana* at Mt. Huangshan, China. *Shengtai Xuebao/ Acta Ecologica Sinica*, 31(5), 1364-1370.
- Young, S. L. (2010). Pica in Pregnancy: New Ideas About an Old Condition. *Annual Review of Nutrition*, 30(1), 403–422. doi:10.1146/annurev.nutr.012809.104713
- Young, S. L., Jeffrey Wilson, M., Miller, D., & Hillier, S. (2008). Toward a comprehensive approach to the collection and analysis of pica substances, with emphasis on geophagic materials. *PLoS ONE*, 3(9), e3147. doi:10.1371/journal.pone.0003147
- Young, S. L., & Miller, J. D. (2019). Medicine Beneath Your Feet: A Biocultural Examination of the Risks and Benefits of Geophagy. *Clays and Clay Minerals*, 67(1), 81–90. doi:10.1007/s42860-018-0004-6
- Young, S. L., Sherman, P. W., & Pelto, G. H. (2011). Why On Earth?: Evaluating Hypotheses About The Physiological Functions Of Human Geophagy. *The Quarterly Review of Biology*, 86(2), 97–120.
- Zhao, D., Huffman, M. A., & Li, B. (2013). First evidence of geophagy by golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Acta Theriologica Sinica*, 33(3), 282-285.



## 9 Annexes



## 9.1 Tableau des procédures conseillées pour une approche multidisciplinaire de la géophagie chez les primates non-humains (Pebsworth, Huffman et al. 2019).

### Annexe 1

Data type	Information needed	Information categories	Tools/equipment required	Rationale	Reference(s)
<b>Behavioral observations</b>					
Life stage	Sex	Male/female	Observation and/or camera traps	Test protection and mineral supplementation hypotheses	Pebsworth, Bardi, and Huffman (2012); Pebsworth and LaFleur (2014)
	Age-class	Adult, sub-adult, juvenile, infant			
	Reproductive state	Non-cycling, cycling, lactating, pregnant			
Health	Nutritional status	Emaciated, obese	Observation and/or camera traps	Test whether soil consumption is used by monkeys and apes as a medicament	Mahaney et al. (1996); Huffman (1997); Wakibara et al. (2001); Righini (2017)
	Diet	% leaves, % fruits, % flowers, etc.			
	Illness status	e.g., injured, diseased, diarrhea, unable to keep up			
<b>Spatio-temporal patterns</b>					
Spatial patterns	Where geophagy occurred	Soil type (e.g., termite mound, forest floor)	Observation &/or GPS collar GPS, site photos, sketch of site	Determine whether patterns of movement are shaped by geophagy sites	Mahaney and Krishnamani (2003); Pages et al. (2005); Pebsworth, Archer, et al. (2012)
	Preference for one area/soil type over another	Permanent or transient location			
Temporal patterns	Time of day geophagy occurred	Time	Behavioral observations, time keeping device and/or camera traps	Determine how much time individuals / troop spends eating soil	Ganzhorn and Wright (1994)
	Duration of geophagy	Time			
<b>Climatic influences</b>					
Weather	Weather patterns	Precipitation Temperature Season (rainy, dry, breeding)	Weather station or rain gauge and thermometer	Determine whether weather alters patterns of soil consumption	Brightsmith (2004); Hill et al. (2004); Link, Galvis, et al. (2011)
<b>Soil and plant sample collection</b>					
Samples/vouchers	Soil samples	Soil eaten and uneaten (control)	Camera, notebook, re-sealable bags	Needed for soil analyses	Mahaney and Krishnamani (2003); Young et al. (2008)
	Plant samples	Leaves, flowers, fruits, bark	Camera, notebook, re-sealable bags	Needed for plant analyses	Ryan, Estefan, and Rashid (2001); Wakibara et al. (2001)
Soil analyses	Physical properties	Soil color (hue, value, and chroma)	Munsell color chart	Determine whether color affects soil selection and type of iron oxide present	Mahaney and Krishnamani (2003); Young et al. (2008)
		Soil texture (% sand, % silt, % clay)	Sedimentation, sieves, laser diffraction, "feel" or ribbon technique	Test protection and mineral supplementation hypotheses	Bouyoucos (1962); Thien (1979); Mahaney and Krishnamani (2003); Young et al. (2008)
	Chemical properties	pH	pH meter	Test the protection and mineral supplementation hypothesis	Mahaney and Krishnamani (2003); Young et al. (2008)
		CEC	Acetate or barium chloride method	Test the protection hypothesis	
		Salt Elements	ICP-AES ICP	Test the mineral supplementation hypothesis	
		Organic carbon	Walkley-black dichromate method	Test the protection hypothesis	
	Mineral properties	Swelling clays, non-swelling clays	X-ray diffraction	Test the protection and mineral supplementation hypothesis	Hillier (1999); Mahaney and Krishnamani (2003); Young et al. (2008)
	Bioavailability of essential elements	Bioavailable or not bioavailable	Caco-2 model	Test the mineral supplementation hypothesis	Pebsworth et al. (2013); Seim et al. (2013)
Adsorption of plant secondary compounds	Phenolics, alkaloids, terpenes	Radial diffusion, bioassays, GLC, HPLC, colorimetry, TNO intestinal model	Test the protection hypothesis	Young et al. (2008)	
Plant analyses	Plant secondary compounds (PSC)	Phenolics, alkaloids, terpenes	Colorimetry/HPLC/GLC	Test the protection hypothesis	Wakibara et al. (2001); Ta et al. (2017)

## 9.2 Rencontre agressive entre *Lagothrix flavicauda* et *Nasua Nasua* (Fack et al. 2018)

### Annexe 2

*Neotropical Primates* 24(2), December 2018

85

- Gusmão, A. C., Crispim, M. A., Ferronato, M. L. and Junior, J. S. S. 2014. Primatas da Reserva Particular do Patrimônio Natural Água Boa, Cacoal, Rondônia, Brasil. *Neotrop. Primates*. 21: 207–209.
- IUCN. 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3. (<http://www.iucnredlist.org>). Accessed 20 December 2017.
- Iwanaga, S. and Ferrari, S. F. 2001. Party size and diet of syntopic atelids (*Ateles chamek* and *Lagothrix cana*) in southwestern Brazilian Amazonia. *Folia Primatol.* 72: 217–227.
- Iwanaga, S. and Ferrari, S. F. 2002a. Geographic distribution of red howlers (*Alouatta seniculus*) in southwestern Brazilian Amazonia, with notes on *Alouatta caraya*. *Int. J. Primatol.* 23: 1245–1256.
- Iwanaga, S. and Ferrari, S. F. 2002b. Geographic distribution and abundance of woolly (*Lagothrix cana*) and spider (*Ateles chamek*) monkeys in southwestern Brazilian Amazonia. *Am. J. Primatol.* 56: 57–64.
- Marsh, L. K. 2014. A taxonomic revision of the saki monkeys, *Pithecia* Desmarest, 1804. *Neotrop. Primates*. 21: 1–165.
- Michalski, F., Peres, C. A. and Lake, I. R. 2008. Deforestation dynamics in a fragmented region of southern Amazonia: evaluation and future scenarios. *Environ. Conserv.* 35: 93–103.
- Miranda-Ribeiro, A. 1914. História Natural: Zoologia. Mamíferos. Comissão de Linhas Telegráficas Estratégicas de Mato Grosso ao Amazonas, Anexo 5: 1–49.
- Mittermeier, R. A., Wilson, D. E. and Rylands, A. B. 2013. *Handbook of the mammals of the world: primates*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Peres, C. A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biol. Conserv.* 54: 47–59.
- Peres, C. A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotrop. Primates*. 7: 11–16.

---

#### AGGRESSIVE ENCOUNTER BETWEEN *LAGO- THRIX FLAVICAUDA* AND *NASUA NASUA* AT EL TORO, AMAZONAS, PERU.

Vinciane Fack  
Sam Shaneec  
Régine Vercauteren Drubbel  
Hélène Meunier  
Martine Vercauteren

#### Introduction

Interaction between primates and other animals vary depending on their ecological relationship - primates behaving differently with competitors, mutualists, predators and preys. Aggressive interactions may occur with competitors, predators and prey (de Resende et al. 2004). The yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*: Atelidae)

is one of the largest-bodied Neotropical primate species, and is endemic to northern Peru, in a small portion of the ‘Tropical Andes biodiversity hotspot’. They live in montane cloud forests between 1,500 and 2,700 m. a.s.l., in multimale multifemale groups (up to 23 individuals). They are diurnal and arboreal, mainly omnivorous – with a diet including fruits, leaves, insects, petioles and other plant parts (Shanee, 2014).

The South American Coati (*Nasua nasua*: Procyonidae) is a medium-sized and gregarious carnivore commonly found throughout Neotropical forests (Alves-Costa et al., 2004). Juveniles and females live in groups (up to 30 individuals) while adult males are solitary (Beisiegel, 2001). They are semiarbooreal (Haugaasen and Peres, 2008), mainly insectivorous-frugivorous and play an important role in seed dispersal and forest regeneration (Alves-Costa et al. 2004).

We report here an interaction between *N. nasua* and *L. flavicauda* in ‘El Toro’ (05°40’83.2”S, 77°55’02.0”W), located 5 km north of the village of La Esperanza, northern Peru. The site encompasses approximately 700 ha of disturbed montane cloud forest with pastures and agriculture, between 1,800 and 2,400 m. a.s.l. Both species are common at the site (Shanee and Shaneec, 2015).

#### Observations

On 27 April 2016, during behavioral follows we observed a sub-group of *L. flavicauda* (one adult male and five adult females) encounter a solitary male *N. nasua* in a stationary position in the understory (~7m). The focal animal (an adult female) approached the coati (to within 5 meters) near to the alpha male who was nearest the coati (~4 meters). The rest of the sub-group were in another tree behind the alpha male. All individuals in the sub-group observed the stationary coati, which did not stir from its initial position. The alpha male was the first to vocalize, followed by the females. When the coati did not respond, the male rapidly approached it, to within two meters, shaking branches in its direction to chase it away. Finally, the coati left the tree to move away. A few seconds later the monkeys stopped vocalizing, but the alpha male continued to look in the direction in which the coati had left. After the encounter, the focal individual continued to forage in epiphytes about 6 meters from the alpha male defending the sub-group from the intruder. The entire encounter lasted approximately 3 minutes. We believe this is the first record of an aggressive encounter between *L. flavicauda* and *N. nasua*. With both species sharing the same habitat, they probably encounter each other regularly and possibly compete for food and territory. Similar interactions have been observed between *Cebus apella* and *N. nasua* when feeding in the same area (de Resende, 2004). Further surveys of *N. nasua* habits at the study site could shed light on potential resource competition and home range overlap with *L. flavicauda*.



### Acknowledgements

We wish to thank Noga Shanee, Nestor Allgas and the members of Neotropical Primate Conservation Peru for supporting this study and for helping us with research design and species identification. We also thank the many local research assistants. This work is part of a study funded by Neotropical Primate Conservation, the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS) and the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature and conducted under permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS given by the Servicio Forestal of Peru.

**Vinciane Fack**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium, Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Peru and, Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France, E-mail: <vinciane.fack@gmail.com>, **Sam Shanee**, Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Peru and Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom, **Régine Vercauteren Drubbel**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium, **Hélène Meunier**, Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France and Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France, and, **Martine Vercauteren**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium.

### References

- Alves-Costa, C. P., da Fonseca, G. A. B. and Faro, C. C. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in Southeastern Brazil. *J. Mammal.* 85(3): 478–482.
- Beisiegel, B.M. 2001. Notes on the coati, *Nasua nasua* (Carnivora: Procyonidae) in an Atlantic forest area. *Braz. J. Biol.* 61(4): 689–692.
- de Resende, B. D., Mannu, M., Izar, P. and Ottoni, E. B. 2004. Interaction between capuchins and coatis: Nonagonistic behaviors and lack of predation. *Int. J. Primatol.* 25(6): 1213–1224.
- Haugaasen, T. and Peres, C. A. 2008. Associations between primates and other mammals in a central Amazonian forest landscape. *Primates.* 49: 219–222.
- Shanee, S. 2014. Ranging Behavior, Daily Path Lengths, Diet and habitat use of Yellow Tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In: Deffler, T. R., Stevenson, P. R. (eds) *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics and Captive Research*. Springer, New York, pp 169–187.
- Shanee, S. and Shanee, N. 2015. Measuring success in a community conservation project: local population increase in a critically endangered primate, the yellow-tailed

woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at la Esperanza, northeastern Peru. *Trop. Conserv. Sci.* 8(1): 169–186.

---

### DIFFERENCES IN THE PREVALENCE OF CUTANEOUS MYIASIS BETWEEN *AOTUS VOCIFERANS* AND *AOTUS NANCYMAE* IN THE COLOMBIAN AMAZON

Néstor Roncancio  
 María Alejandra Santa  
 Liza María Calderón  
 Edith Natalia Gómez  
 Amilvia Acosta  
 Lina Marcela García  
 Beatriz Eugenia Henao  
 Sandra Milena Peñuela  
 Erick Alexander Pinilla  
 Robin Andrés Poches  
 Erika Rodríguez

### Introduction

Parasites are part of the natural processes allowing for the regulation of populations and the balance of the ecosystems (Clayton and Moore, 1997; Delahay et al., 2009). Parasites can affect population parameters such as birth and death rates (Nunn and Altizer, 2006; Delahay et al., 2009) and some mathematical models even suggest that they could play an important role in the host's population and evolutionary dynamics (Begon et al., 2009; Nunn et al., 2011). However, the specific role of infectious diseases in population and evolutionary dynamics and details of that interaction, remains one of the biggest unanswered questions in ecology (McCallum, 2000; Delahay et al., 2009).

Epidemiological surveillance (monitoring of the distribution, prevalence and incidence of diseases) allows the evaluation of host populations and environmental parameters and is also used in the monitoring, control, and prevention of diseases (Morner et al., 2002). From a public health perspective, primates are an important group for epidemiological surveillance due to the impact that diseases can have on their endangered populations, and also because the risk of zoonotic transmission. As some primate species are used for bush meat, biomedical models or, as pets, primates are in continuous close contact with humans, which increases the risk of cross-transmission and disease spread, highlighting the urgent need of primate epidemiological surveillance (Chapman et al., 2005). The epidemiological surveillance in primates is both noticeably lacking and inconsistent, especially in developing countries and it has been estimated that there are between 29% and 40% more species of parasites than the ones currently reported (Cooper and Nunn, 2013). Additionally, parasitic infections in primate species with nocturnal behavior have been studied even more infrequently. Specifically, only 38 parasitological studies on the genus *Aotus* has been reported, in which 12 species

### 9.3 Consommation de serpents (Colubridae) par *L. flavicauda* (Fack et al. 2018)

#### Annexe 3

*Neotropical Primates* 24(2), December 2018

79

- de Matto-Grosso ao Amazonas. 49 pp. Appendice: 3, pp. 1-25, Rio de Janeiro.
- Monção, G. R. Selhorst, V. Soares-Filho, J. A. R. 2008. Expansão da distribuição geográfica de *Callicebus bernhardi* a oeste do rio Ji-Paraná, Estado de Rondônia, Brasil. *Neotrop. Primates* 15: 67-68.
- RadamBrasil. 1978. *Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra*. Departamento Nacional de Produção Mineral, Vol. 1–34. Brasília, Distrito Federal.
- Printes, R. C. 2007. Avaliação taxonômica, distribuição e status do guigó-da-Caatinga *Callicebus barbarabrownae* Hershkovitz, 1990 (Primates: Pitheciidae). Tese de doutorado, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil.
- Quintino, E. P. and Bicca-Marques, J. C. 2013. Occurrence of *Callicebus bernhardi* in Rolim de Moura, Rondônia, Brazil. *Neotrop. Primates* 20: 62.
- Rylands, A. B. Schneider, H. Langguth, A. Mittermeier, R. A. Grubes, C. Rodriguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of new world Primates. *Neotrop. Primates* 8(2): 61-93.
- Rylands, A. B. Mittermeier, R. A. and Silva-Júnior, J. S. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *Int. Zoo. Yearb.* 46:1–14.
- Serrano-Villavicencio, J. E. Vendrameli, R. L. Garbino, G. S. T. 2016. Species, subspecies, or color morphs? Reconsidering the taxonomy of *Callicebus* Thomas, 1903 in the Purus-Madeira interfluvium. *Primates* 58 (1):159–167.
- Sousa, M. C. Santos, S. S. Valente, M. C. M. 2008. Distribuição e variação na pelagem de *Callicebus coimbrai* (Primates, Pitheciidae) nos Estados de Sergipe e Bahia, Brasil. *Neotrop. Primates* 15(2):54–59.
- Van Roosmalen, M. G. M., Van Roosmalen, T. and Mittermeier, R. A. 2002. A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotrop. Primates* 10 (Suppl.):1–52.
- Vendrameli, R. L. 2016. Revisão taxonômica do grupo Moloch, gênero *Callicebus* Thomas, 1903 (Primates, Pitheciidae, Callicebinae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Vivo, M. de. 1985. On some monkeys from Rondônia, Brasil (Primates: Callitrichidae, Cebidae). *Pap. Avulsos Zool.*, São Paulo 4:1–31.
- Wallace, R. B. Gómez, H, Felton, A. Felton, A. M. 2006. On a new species of titi monkey, genus *Callicebus* Thomas (Primates, Pitheciidae), from western Bolivia with preliminary notes on distribution and abundance. *Primate Conserv.* 20:29–39.

---



---

#### OBSERVATION OF SNAKE (COLUBRIDAE) PREDATION BY YELLOW-TAILED WOOLLY MONKEYS (*LAGOTHRIX FLAVICAUDA*) AT EL TORO STUDY SITE, PERU

Vinciane Fack  
Sam Shanee  
Régine Vercauteren Drubbel  
Marcela Del Viento  
Hélène Meunier  
Martine Vercauteren

#### Introduction

Primates display a wide variety of dietary preferences (NRC, 2003; Hublin and Richards, 2009) with the majority of species being to some extent omnivorous (NRC, 2003; Hublin and Richards, 2009). Generally, dietary strategies of primates are linked to body size, with food quality and levels of animal predation decreasing as body size increases (Ford and Davis, 1992). Nevertheless, neotropical primates of similar body size often show adaptations to different diets (Ford and Davis, 1992). Protein intake is a limiting factor in the primate diet; for maintenance of body mass, growth and reproduction (NRC, 2003; Ganzhorn et al., 2017). Whereas smaller bodied species can easily meet their protein requirements by feeding on insects, this is not a feasible strategy for larger bodied species (Ganzhorn et al., 2017).

Large bodied species, including *Lagothrix* spp., supplement their diets with leaves, which have higher protein content than fruits (Ganzhorn et al. 2017), and/or arthropods (Barnett et al. 2013). Another strategy available is to prey on smaller vertebrates. Vertebrate predation is a widespread but infrequent behaviour across primate taxa (Butynski, 1982; Fedigan, 1990; Hublin and Richards, 2009; Falótico et al., 2017). Most reports of vertebrate predation in primates come from Old World primate species. Neotropical primates are not considered as successful vertebrate predators as Old World ones (Fedigan, 1990) but, actually, most field research has focused on largely terrestrial rather than arboreal species (Butynski, 1982).

Reports of primate-snake interactions normally focus on predation of the primates involved, for example predation of *Saguinus*, *Saimiri*, *Cebus*, *Alouatta* and *Chiropotes* by boa constrictors (*Boa constrictor*) in the Neotropics (Cisneros-Heredia et al., 2005). Similarly reports exist of predation on Old World primates by reticulated pythons (*Python reticulatus*) (Quintino and Bicca-Marques, 2013). Observations of snake predations are even rarer, perhaps because of the risks involved, humans being the only primate to regularly predate on snakes (Falótico et al., 2017). To our knowledge, two reports do exist, one of *Tarsius bancanus* consuming a *Calliophis intestinalis* (Niemitz, 1973), and the other one in captive *Leontopithecus chrysomelas* and a



reintroduced *Leontopithecus rosalia* preying on coral snakes (*Micrurus* sp.) (Pissinatti in press, in Falótico et al. 2017), although in both cases the primates died from the snakes' venom (Falótico et al., 2017).

The yellow tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) has a varied diet comprising fruits, leaves, insects, petioles and other plant parts (Shanee and Shanee, 2011a, 2011b; Shanee, 2014). Recent observations also described geophagy in this species (Fack, 2016). To date, no reports have been made of animal predation, including snakes, by *L. flavicauda*. Here we present the first two observations of predation of a snake in a wild group of *L. flavicauda*, occurring in the dry season.

### Methods

Our observations were collected during behavioural follows on a group of *L. flavicauda* at the locally named "El Toro" field site (05°40'83.2"S, 77°55'02.0"W), in the *Comunidad Campesina Yambrasamba*, located on the eastern slopes of the Andes in Amazonas department, northern Peru. The study site comprises approximately 700 ha of disturbed montane cloud forest, pastures and agricultural lands between 1,800 and 2,400 m a.s.l. (Shanee and Shanee, 2015).

Data were collected on a group of 21 individuals of habituated *L. flavicauda*: four adult males, eight adult females, four juvenile females, two juvenile males and three infants. Data were collected using instantaneous focal animal sampling (Altmann, 1974) during full day follows by one researcher and one local field assistant. Follows were undertaken on six consecutive days every two weeks, between 06:00 and 18:30 hours during April 2016 and August 2017, both during the dry season.

### Results

At 14:15 pm on the 6th of April 2016, the focal individual, an adult male apart from the social group, was seen holding a dead snake of the family Colubridae while resting on a branch ~10m above the ground in a low tree (~13m). As it was raining at the time we were not able to observe the initial interaction between the *L. flavicauda* and the snake, therefore we do not know if it was found dead or killed by the focal individual. The focal individual then moved slowly to another tree, again to rest (~11m off the ground in a larger tree, ~15m). During this time, the focal individual was seen visually inspecting the snake, without vocalizing. At 14:25 pm the focal animal moved again, still holding the snake, to rest in another tree (~6m off the ground in a small tree, ~8m). Here the focal was within 2m of another adult male from the group, but no interaction was observed between the males. At 14:30 pm, the focal individual moved again, to the canopy (~15m) where he consumed immature leaves of *Ficus* spp. During this last

move he let the snake fall to the ground; it was not recovered by another group member.

At 11:25 am on the 9th of August 2016, the focal individual, an adult female, was observed holding a live green snake, again a member of the Colubridae, in her left hand whilst moving through the canopy (~16m). The individual was alone, as she had separated from the rest of the sub-group we were following. Again, we did not see the initial encounter between the focal individual and the snake. Whilst moving towards the rest of the sub-group, the focal individual was observed by the other members and was approached by a juvenile male. However, the female did not allow the juvenile to approach too close, holding him away with her free hand. At 11:40 am the focal individual foraged on a dry branch while still in close proximity to the juvenile male and another adult male from the group. At 11:50 am the focal individual was observed manipulating the snake while resting, spinning it around her to avoid being bitten, as the snake, open mouthed, was seen trying to bite the female's arm. At 11:55 am, the sub-group started to travel faster and the focal female followed them. After a short moment out of our sight, we relocated the focal individual resting in a tree, with the snake, now dead, still in her left hand. The tail of the snake showed clear damage from being bitten.

At 12:00 pm the female began eating the snake starting with the tail, combining it with immature leaves and dry branches. Then she bit the snake in two and took a half in each hand. She kept one half in her hand while eating the other. An adult male and a juvenile male were observed approaching from ~20 m away. At 12:55 pm, the juvenile male attempted to snatch the snake from the female, but she fended him off. She continued to eat the snake, finishing the posterior half first then consuming the anterior part. She ate this until reaching the head. At 2:00 pm the focal individual finished eating and dropped what remained of the snake's skin. The female then re-entered the group, allowing other members to approach, and continued to rest and travel in the group. During this time, some "search-find" vocalizations were emitted by other members of the sub-group when the focal individual was isolated.

### Discussion

Among primates, predation behaviours are mostly expressed by humans, chimpanzees and baboons (Butynski 1982). However, vertebrate predation by non-human primates has been recorded in at least 38 species from 9 families of prosimian and New and Old World monkeys and apes (Butynski 1982). Neotropical primates, including woolly monkeys, have been recorded preying on a variety of vertebrate including lizards, birds (adults and nestlings), squirrels, bats and coatis (Butynski 1982; Fedigan 1990).

To our knowledge, this is the first record of snake predation by *Lagothrix flavicauda*. This report increases our



knowledge about the diet and ecological interactions of this species. Even if it is a very rare event, it may highlight several important factors in their behavioural ecology, namely additional protein sources in their diet, the potential to discriminate venomous and non-venomous prey (Falótico et al. 2017), as well as providing a defence against potential predators (Cisneros-Heredia et al. 2005), as snakes have even been observed to prey on large bodied Atelidae (Quintino and Bicca-Marques 2013).

Observations of snake predation by non-human primates may be rare because of the potentially high risk involved. The few published reports all involved small and medium bodied primates, such as *Tarsius bancanus* (Niemitz, 1973), *Leontopithecus chrysomelas*, *Leontopithecus rosalia* (Pissinatti in press, in Falótico et al. 2017) and *Sapajus libidinosus* (Falótico et al. 2017). Falótico et al. (2017) reported that *Sapajus libidinosus* are able to differentiate between venomous and non-venomous snakes, in Brazil. They emit different cues according to the type of snakes, eliciting different responses from other group members (Falótico et al. 2017). Discrimination could have been made according to the size: small snakes were more often prey, although they can be more dangerous. Other factors may have also played a discriminatory role, such as colour and contrast colours, as well as audio cues. In both of our observations the prey snake was a member of the Colubridae, of a small, light green species. In our second observation, the focal individual was observed holding a live snake, without showing any obvious signs that the snake was considered a threat, although she did try to avoid being bitten. Similarly, we did not note any mobbing type behaviour (Crofoot, 2012) by other group members. Mobbing in the presence of venomous snakes has been reported in *S. libidinosus* by Falótico et al. (2017) and observed in *L. flavicauda* at this site, in response to the presence of a coati, *Nasua nasua* (Fack, Unpublished data).

To further these observations, it is necessary to begin an inventory of the snake species present at our study site and to record more interactions between *Lagothrix flavicauda* and snakes to determine how they behave towards different snake species and in which cases they could be predators or preys of snakes.

### Acknowledgments

We wish to thank Noga Shanee, Nestor Allgas and the members of Neotropical Primate Conservation Peru for supporting this study, and for helping us with research design and species identification. We also thank the many local research assistants, students and volunteers who have helped in data collection. This work is part of a study funded by Neotropical Primate Conservation, the Fonds National de La Recherche Scientifique (FNRS) and the Fonds Léopold III pour l'Exploration et la Conservation de la Nature and conducted under permit number 173-2016-SERFOR/DGGSPFFS given by the Servicio Forestal of Perú.

**Vinciane Fack**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium, Asociación Neotropical Primate Conservation Perú, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Perú, and, Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France, E-mail : <vinciane.fack@gmail.com>, **Sam Shanee**, Asociación Neotropical Primate Conservation Perú, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Perú, and, Neotropical Primate Conservation, Seaton, Cornwall, United Kingdom, **Régine Vercauteren Drubbel**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium, **Marcela Del Viento Santoscoy**, Asociación Neotropical Primate Conservation Perú, La Esperanza, Yambrasbamba, Amazonas, Perú and Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México, **Hélène Meunier**, Centre de Primatologie de l'Université de Strasbourg, France and Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, UMR 7364, CNRS et Université de Strasbourg, France, and **Martine Vercauteren**, Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium.

### References

- Barnett, A. A., Ronchi-Teles, B., Almeida, T., Deveny, A., Schiel-Baracuhy, V., Souza-Silva, W., Spironello, W., Ross, C. and MacLarnon, A. 2013. Arthropod predation by a specialist seed predator, the Golden-backed Uacari (*Cacajao melanocephalus ouakary*, Pitheciidae) in Brazilian Amazonia. *Int. J. Primatol.* 34: 470–485.
- Butynski, T. M. 1982. Vertebrate predation by primates: a review of hunting patterns and prey. *J. Hum. Evol.* 11: 421–430.
- Cisneros-Heredia, D. F., Leo-Reyes, A. and Seger, S. 2005. *Boa constrictor* predation on a Titi monkey *Callicebus discolor*. *Neotrop. Primates.* 13: 11–12.
- Crofoot, M. C. 2012. Why Mob? Reassessing the costs and benefits of primate predator harassment. *Folia Primatol.* 83: 252–273.
- Falótico, T., Verderane, M. P., Mendonça-Furtado, O., Spagnoletti, N., Ottoni, E. B., Visalberghi, E. and Izar, P. 2017. Food or threat? Wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) as both predators and prey of snakes. *Primates.* 59(1): 99–106.
- Fedigan, L. M. 1990. Vertebrate predation in *Cebus capucinus*: meat eating in a Neotropical monkey. *Folia Primatol.* 54: 196–205.
- Ford, S. M. and Davis, L. C. 1992. Systematics and body size: Implications for feeding adaptations in new world monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 88: 415–468.
- Ganzhorn, J. U., Arrigo-Nelson, S. J., Carrai, V., Chalisse, M. K., Donati, G., Droscher, I. and Eppley, T. M., Irwin, M. T., Koch, F., Koenig, A., Kowalewski, M. M., Mowry, C. B., Patel, E. R., Pichon, C., Ralison, J., Reisdorff, C., Simmen, B., Stalenberg, E., Starrs, D.,

- Terboven, J., Wright, P. C. and Foley, W. J. 2017. The importance of protein in leaf selection of folivorous primates. *Am. J. Primatol.* 79: 1–13.
- Hublin, J. J. and Richards, M. P. 2009. The evolution of hominin diets: Intergrating approaches to the study of palaeolithic subsistence. Berlin: Springer Science & Business Media.
- NRC. 2003. Nutrient Requirements of Nonhuman Primates. 2nd Edition Aufl. Washington DC: National Research Council, National Academies Press.
- Quintino, E. P. and Bicca-Marques, J. C. 2013. Predation of *Alouatta puruensis* by *Boa constrictor*. *Primates* 54: 325–330.
- Shanee, S. 2014. Ranging Behavior, Daily path lengths, diet and habitat use of Yellow Tailed Woolly Monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In: Defler, T. R., Stevenson, P. R. (eds) *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics and Captive Research*. Springer, New York, pp 169–187.
- Shanee, S. and Shanee, N. 2011a. Activity budget and behavioural patterns of free-ranging yellow-tailed woolly monkeys *Oreonax Flavicauda* (Mammalia: Primates), at La Esperanza, northeastern Peru. *Contrib. Zool.* 80: 269–277.
- Shanee, S. and Shanee, N. 2011b. Population density estimates of the Critically Endangered yellow-tailed woolly monkeys (*Oreonax flavicauda*) at La Esperanza, Northeastern Peru. *Int. J. Primatol.* 32: 878–888.
- Shanee, S. and Shanee, N. 2015. Measuring success in a community conservation project: local population increase in a critically endangered primate, the yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) at la Esperanza, northeastern Peru. *Trop. Cons. Sci.* 8: 169–186.

---



---

**UNEXPECTED DIVERSITY: THE POTENTIAL ROLE OF PRIVATELY-OWNED FOREST REMNANTS IN THE CONSERVATION OF THE PRIMATES OF THE HIGHLY-IMPACTED RONDÔNIA CENTER OF ENDEMICISM, SOUTHWESTERN BRAZILIAN AMAZONIA**

*Thiago Cavalcante*  
*Almérico Câmara Gusmão*  
*Stephen Francis Ferrari*

The Rondônia center of endemism is an important component of Amazonian diversity, with a total area of 675,454 km<sup>2</sup>, which is mostly (96%) located within Brazil (da Silva *et al.*, 2005). Ongoing deforestation and logging have caused extensive habitat loss and fragmentation within this area, and constitute the main threat to its biodiversity (Gascon *et al.*, 2001). Some 27% of this area is protected, although only 3% is located within strictly protected conservation units (da Silva *et al.*, 2005). The primate diversity of the left margin of the Ji-Paraná River in southwestern Brazilian Amazonia is well known (Ferrari *et al.*, 1996; Gusmão *et al.*, 2014), although data from the right

margin, especially from the middle and upper reaches of the river, are still scarce, and mostly outdated (Miranda-Ribeiro, 1914; Allen, 1916; de Vivo, 1985; Iwanaga and Ferrari, 2001). The present study reports on the primate assemblage found in an isolated forest remnant on the right margin of the upper Ji-Paraná River.

The study was conducted in a forest remnant of 543 ha located within a pasture matrix (11°28'08.81" S, 61°21'27.49" W), 229 m a.s.l., in the municipality of Cacoal, Rondônia state, Brazil (Fig. 1). This forest fragment is an area that combines the legal reserves of a number of small- and medium-sized farms. The climate is tropical humid (Aw in Köppen's classification) with a well-defined rainy season between September and May and a mean temperature of 26°C (Alvares *et al.*, 2013).

Data on the occurrence and abundance of primates within the study area were collected by line transect survey (see Peres, 1999), in which trails are walked at a mean velocity of 1.5 km/h. In the present study, the transects were conducted on two pre-existing trails; one 1.1 km in length, and the other, 0.7 km long. During these surveys, each encounter with a primate group was recorded, in which the species was identified and group size determined. Complementary data were collected during an ecological study of *Lagothrix cana* in the fragment, between March and September 2017 (Cavalcante, 2018). This study included 322 hours of behavioral monitoring, during which sightings of other primate species were recorded opportunistically, as well as during the phenological monitoring of seven 250 m trails scattered throughout the fragment. A total of 17.5 km was covered during the phenological surveys. Photographic records were obtained of all primate species, and their identification was confirmed through comparisons with the literature (Mittermeier *et al.*, 2013; Marsh, 2014; Byrne *et al.*, 2016).

### Results and Discussion

We recorded 10 primate species during the present study, representing five families (Table 1). *Saimiri ustus* was by far the most abundant species, in terms of both the number of sightings and group size, whereas *Pithecia mittermeieri* was encountered only once during the transect walks. The presence of the small-bodied species, *Aotus nigriceps*, *Plecturocebus bernhardi* and *Mico nigriceps*, was only detected opportunistically, during non-survey fieldwork. These species were also recorded only once during the study. *Aotus nigriceps* has nocturnal habits and the other two species seem to use only the periphery of the study area, which was sampled less systematically during surveys. We thus confirmed the full inventory of primate species expected for this region, on the right margin of the Ji-Paraná River (see Miranda-Ribeiro, 1914; de Vivo, 1985; Iwanaga and Ferrari, 2001). Compared with the previous study of Iwanaga and Ferrari (2001) at Fazenda Mariana, approximately 50 km west of the present study site (Fig. 1), one more species



## 9.4 Découverte de deux nouvelles espèces de Magnoliaceae dans les forêts de La Esperanza

### Annexe 4

# AUTHOR'S PROOF

JrnlID 12228\_ArtID 9607\_Proof# 1 - 20/02/2020

1  
2 **Dos Nuevas Especies de *Magnolia* de los Extremadamente Amenazados**  
3 **Bosques Montanos del Norte de Perú**

4 ROBIN FERNANDEZ-HILARIO<sup>1,2</sup>, ROSA VILLANUEVA-ESPINOZA<sup>2</sup>, VINCIANE FACK<sup>3</sup>,  
5 SAM SHANEE<sup>4</sup>, AND Y JOSÉ LUIS MARCELO-PENA<sup>1</sup>

- Q1 6 <sup>1</sup> Herbario Forestal MOL, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina, Av. La  
7 Molina s/n, La Molina, Lima, Lima, Peru; e-mail: rfernandez@lamolina.edu.pe; e-mail:  
8 jlmarcelop@lamolina.edu.pe  
9 <sup>2</sup> División de Ecología Vegetal - CORBIDI, Calle Santa Rita 105 Of. 2, Urb. Huertos de San Antonio  
10 Monterrico, Surco, Lima, Lima, Peru; e-mail: rosvillanuevae@gmail.com  
11 <sup>3</sup> Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine  
12 CP.192, Brussels, Belgium; e-mail: vinciane.fack@gmail.com  
13 <sup>4</sup> Asociación Neotropical Primate Conservation Perú, Av. Fernando Belaunde No 1187, La Esperanza,  
Q2 14 Yamborasbamba, Amazonas, Lima, Peru; e-mail: samshanee@gmail.com

15

16 **Abstract.** Two new species of Magnoliaceae, *Magnolia enepeciana* and *M. reynelii*, from the  
17 department of Amazonas, Peru, are described and illustrated. *Magnolia enepeciana* differs  
18 from *M. llanganatensis*, *M. manguillo* and *M. morii* by its stipules densely sericeous, glabrous  
19 leaves, vaginal hypsophylls externally sericeous, short stamens (5–6 mm long) and gynoecium  
20 with fewer carpels (6–10). *Magnolia reynelii* is similar to *M. gloriensis*, *M. espinalii* and  
21 *M. steyermarkii*, from which it differs by its stipules lanate, vaginal hypsophylls externally  
22 glabrescent to pubescent, 81 stamens and gynoecium with 28–33 carpels. Both species  
23 belong to section *Talauma*, subsection *Talauma*. Additionally, data about ecology and con-  
24 servation status are provided for each species. Se describen e ilustran *Magnolia enepeciana* y  
25 *M. reynelii*, dos nuevas especies de Magnoliaceae del departamento de Amazonas en Perú.  
26 *Magnolia enepeciana* difiere de *M. llanganatensis*, *M. manguillo* y *M. morii* por sus estipulas  
27 densamente seríceas, hojas glabras, hipsófilos vaginales externamente seríceos, estambres  
28 pequeños (5–6 mm de longitud) y gineceo con pocos carpelos (6–10). *Magnolia reynelii* es  
29 similar a *M. gloriensis*, *M. espinalii* y *M. steyermarkii* de los cuales difiere por sus estipulas  
30 lanosas, hipsófilos vaginales externamente glabrescentes a pubescentes, 81 estambres y  
31 gineceo con 28–33 carpelos. Ambas especies pertenecientes a la sección *Talauma*, subsección  
32 *Talauma*. Además se presentan datos sobre su ecología y estado de conservación.

33 **Key Words:** Amazonas, bosques montanos, Neotrópico, *Talauma*, Yamborasbamba.

34

35

36

37 Magnoliaceae es una familia de árboles y (Kim & Suh, 2013; Marcelo-Peña & Tomazello- 47  
38 arbustos, con cerca de 350 especies distribuidas Filho, 2014). 48  
39 en zonas tropicales y templadas de Asia y Améri- La clasificación de la familia Magnoliaceae es 49  
40 ca (Serna et al., 2009; Vásquez-García et al., controversial, antiguos géneros neotropicales como 50  
41 2016a). Siendo *Magnolia* L. el único género *Talauma* Juss. y *Dugandiodendron* Lozano han sido 51  
42 presente en el Neotrópico habitando tanto el reasignados a secciones o subsecciones dentro de 52  
43 antiguo Escudo Guayanés como las recientes *Magnolia*, sin embargo, no existe un consenso entre 53  
44 cadenas volcánicas de México, los Andes y el los autores (Nootboom, 1984; Lozano-Contreras, 54  
45 sur de Brasil (Vásquez-García et al., 2016a), y 1994; Law, 1996; Kim et al., 2001; Figlar & 55  
46 con alrededor de 50 especies en América del Sur Nootboom, 2004; Niel et al., 2008, Kim & Suh, 56

57	2013). Por ello, futuros estudios moleculares son necesarios para aclarar la posición de estos grupos. El presente trabajo sigue el tratamiento de Figlar y Nootboom (1984) y Kim and Suh (2013) que agrupan a las especies del Neotrópico en tres secciones: 1). sección <i>Macrophylla</i> del trópico mexicano y zonas templadas del sureste de EEUU y noreste de México; 2). sección <i>Magnolia</i> de México, América Central, sureste de EEUU y Cuba; y 3). sección <i>Talauma</i> distribuida en América Central y Suramérica.	especímenes colectados en el bosque “El Toro” en la Comunidad Campesina de Yambrasbamba – Amazonas, y depositados en los herbarios BRLU, CPUN, HOXA, MOL y USM, junto con las fotografías y anotaciones realizadas durante el estudio de los individuos en campo. La terminología para la descripción del indumento fue la sugerida por Payne (1978), y para establecer las categorías de amenaza se siguió los criterios UICN (2012).	107 108 109 110 111 112 113 114 115
68	La sección <i>Talauma</i> está dividida en 4 subsecciones: 1). subsección <i>Cubenses</i> (10 spp.) de las Antillas, 2). subsección <i>Dugandiodendron</i> (18 spp.) de elevaciones medias en los Andes y las Guayanas; 3). subsección <i>Chocotalauma</i> (6 spp.) de la región del Chocó Biogeográfico y 4). subsección <i>Talauma</i> (90 spp.) de tierras bajas de la zona neotropical caribeña y continental a áreas montañas bajas (Vásquez-García et al., 2018). La subsección <i>Talauma</i> es el grupo con mayor número de especies, caracterizándose por sus estípulas adnatas al peciolo, anteras sin apéndices y frutos con dehiscencia circuncisil (Figlar & Nootboom, 2004).	<b>Tratamiento taxonómico</b>	116
69	En el Perú, la familia Magnoliaceae no había sido incluida en los tratamientos y catálogos sobre la flora nacional (Macbride, 1938; Brako & Zarucchi, 1993), a excepción Lozano-Contreras (1994) quien registró <i>Talauma amazonica</i> Ducke (= <i>Magnolia amazonica</i> (Ducke) Govaerts) y <i>Talauma rimachii</i> Lozano (= <i>Magnolia rimachii</i> (Lozano) Govaerts) provenientes de la Amazonía peruana. Posteriormente, nuevas especies han sido descritas (Dillon & Sanchez-Vega, 2009; Vásquez- García et al., 2012; Arroyo and Pérez, 2013; Marcelo-Peña and Arroyo, 2013; Arroyo, 2014; Marcelo-Peña & Tomazello-Filho, 2014). Actualmente, se reconocen ocho especies peruanas pertenecientes a la subsección <i>Talauma</i> y tres a la subsección <i>Dugandiodendron</i> . Durante exploraciones recientes en los bosques montanos (2000 msnsm) del departamento de Amazonas se han registrado dos nuevas especies de la subsección <i>Talauma</i> , que se describen e ilustran a continuación, además, se ofrece información de aspectos ecológicos y se discuten las similitudes con otras especies.	<i>Magnolia enepeceana</i> Rob.Fernandez & Marcelo-Peña, sp. nov. Tipo: Perú. Amazonas: Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, Centro de Investigación de la ONG Neotropical Primate Conservation y bosque “El Toro” de la Comunidad Campesina de Yambrasbamba, 5°39.284'S, 77°54.855'W, 2000 m, 26–29 Nov 2018 [fl, fr], R. Fernandez & W. Chuquitucto 1741 (holotipo: MOL; isotipos: B R L U , C P U N , H O X A , M O L , USM). (Figs. 1, 2 and 3)	117 118 119 120 121 122 123 124 125 126 127
81		<b>Diagnosis</b> <i>Magnolia enepeceana</i> can be differentiated from other species of <i>M. sect. Talauma</i> subsect. <i>Talauma</i> by its stipules densely sericeous, glabrous leaves, vaginal hypsophylls externally sericeous, short stamens (5–6 mm long) and small fruits (3.6–4.1 × 2.8 cm) with fewer carpels (6–10).	128 129 130 131 132 133 134
85		<i>Árbol</i> de hasta 16 m de alto y 25 cm de diámetro; corteza externa levemente fisurada de color gris. <i>Ramitas terminales</i> cilíndricas, de 5–8 mm de diámetro, de color cenizo; entrenudos de 5–8 mm de longitud, glabros, ocasionalmente seríceos. <i>Yemas terminales</i> estipuladas, de 16–45 × 3.5–5.5 mm, lanceoladas; estípulas densamente seríceas. <i>Hojas</i> simples, alternas y dispuestas en espiral; peciolos de (0.5–) 0.7–1.5 cm de longitud, semillorizos, con cicatriz adaxial en toda su longitud, glabros; láminas coriáceas de (8.5–) 10.7–17.4 × 3.4–5.8 (–6.9) cm, elípticas a anchamente elípticas, ápice agudo a obtuso, base aguda a rara vez obtusa, margen entero, vena principal prominente por el envés, venación broquidódroma, con (11–) 12–15 pares de nervios secundarios, venación terciaria finamente reticulada por ambas caras, glabras, lustrosas y oscuras cuando secas. <i>Flores</i> solitarias, terminales; botón floral ovado, de 3.1–2.8 × 2–2.1 cm, con 3–4 hipsófilos vaginales amplectantes, externamente seríceos, indumento marrón brillante; pedúnculo de 7–12 mm de	135 136 137 138 139 140 141 142 143 144 145 146 147 148 149 150 151 152 153 154 155 156 157
104	<b>Materiales Y métodos</b>		
105	La descripción de las nuevas especies fue realizada a través de la examinación de los		



2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)

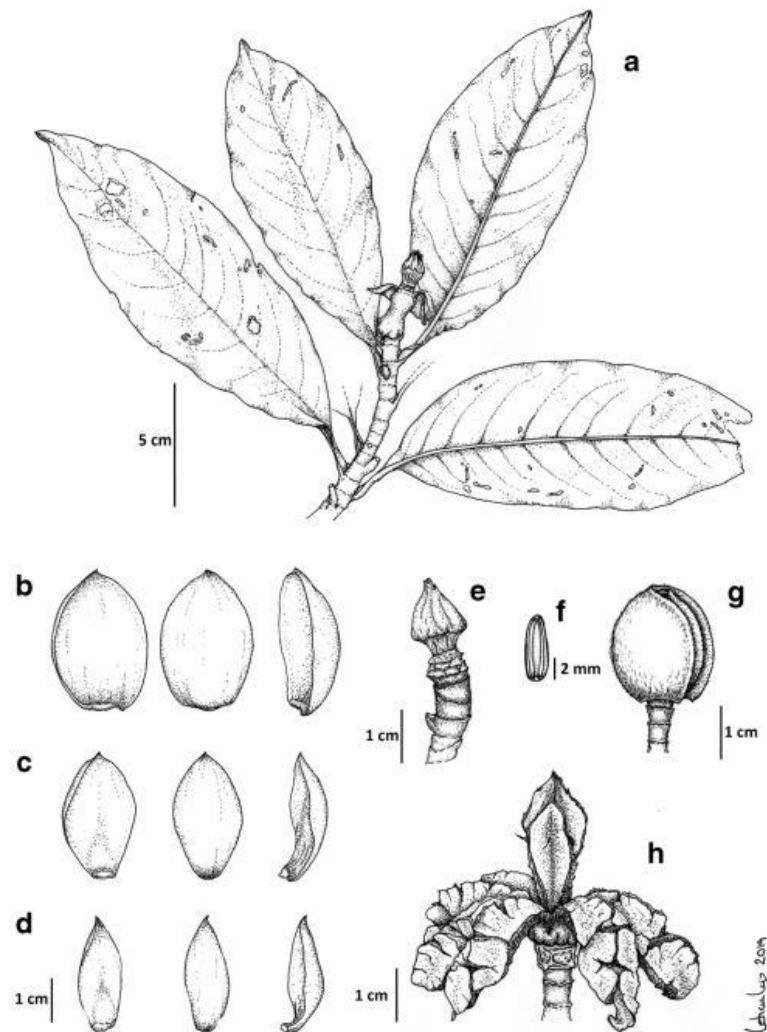


FIG. 1. *Magnolia enepeceana*. a Ramita terminal. b Vistas del sépalo (cara interna, externa y perfil). c Vistas del pétalo externo (cara interna, externa y perfil). d Vistas del pétalo interno (cara interna, externa y perfil). e Gineceo. f Estambre. g Hipsófilo vaginal. h Fruto. (A–H de R. Fernandez & W. Chuquitucto 1741 (MOL). Ilustración de Leticia Lajo).

Q10

158 longitud, 3.5–6 mm de diámetro, seríceos hacia el  
 159 ápice; sépalos 3, cartáceos y naviculares, ovados,  
 160 de 3.2–3.7 × 2.3–2.9 cm, ápice obtuso, base  
 161 truncada, patentes a ligeramente reflexos, de color  
 162 blanco a crema durante la antesis; pétalos 6–8,  
 163 carnosos y naviculares, elípticos a ovados los más  
 164 internos, ovados a obovados los más externos, de  
 165 2.3–3.15 × 0.85–1.75 cm, los externos más largos  
 166 y los internos más cortos, ápice agudo, base  
 167 truncada, color blanco a crema durante la antesis,

con numerosas puntuaciones color café en la  
 mitad distal; estambres 53–54, espiralmente  
 insertos en 3 series, lineares, de 5–6 × 1.5–2  
 mm, ápice obtuso, cremas, tecas 2, introrsas con  
 dehiscencia longitudinal; gineceo estrobiliforme,  
 ovoide, basalmente obcónico, de 15–18 × 11–12  
 mm, carpelos 6–10, con pubescencia ferrugínea,  
 adpresa. Frutos piriformes, de 3.6–4.1 × 2.8 cm,  
 verdes claro, con dehiscencia circuncísil; semillas  
 1–2 por carpelo, angular-ovadas, de 5.5–1.1 de

168  
 169  
 170  
 171  
 172  
 173  
 174  
 175  
 176  
 177



FIG. 2. *Magnolia enepeceana*. a Yemas estipuladas. b Envés de la lámina. c Hipsófilo vaginal. d Botón floral. (a–d de R. Fernandez & W. Chuquitucto 1741. Fotografías de Robin Fernandez).

178 longitud, 5–9 mm de espesor (lado más ancho),  
179 usualmente una más pequeña que la otra, lisas,  
180 con sarcotesta roja.

181 *Distribución y hábitat.*—*Magnolia enepeceana*  
182 es endémica de los bosques montanos en el norte  
183 del Perú (Amazonas, Comunidad de  
184 Yamborasbamba) entre los 1900–2000 m (Fig. 4).

185 Individuos de esta especie han sido registrados  
186 previamente por Almeyda et al. (2019), como  
187 *Magnolia* aff. *Gentryi* A. Vázquez, creciendo en  
188 zonas de bosque primario y secundario  
189 acompañados de *Ficus* spp., *Hieronyma*  
190 *macrocarpa* Müll. Arg., *Hedyosmum*  
191 *cuatrecazanum* Occhioni, *Nectandra*



2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)



FIG. 3. *Magnolia enepeceana*. a Flor recién abierta. b Flor después de la antesis. c Fruto inmaduro. d Fruto maduro con las semillas expuestas. (a–d de R. Fernandez & W. Chuquitucto 1741. Fotografías de Robin Fernandez).

192	<i>membranacea</i> (Sw.) Griseb y <i>Psychotria</i> aff.	<i>Dendropanax umbellatus</i> (Ruiz & Pav.) J.F.	198
193	<i>Tinctoria</i> (Aubl.) Raeusch. Adicionalmente,	Macbr., <i>Ficus cuatrecasasiana</i> Dugand, <i>Ficus</i>	199
194	hemos registrado individuos creciendo en	<i>macbridei</i> Standl., <i>Gutteria punctata</i> (Aubl.)	200
195	bosques fragmentados o dispersos en pastizales	R.A. Howard, <i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz &	201
196	acompañados de <i>Cedrela montana</i> Moritz ex	Pav.) Mez y <i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne.	202
197	Turcz., <i>Cecropia angustifolia</i> Trécul,	& Planch.	203

UmlID:112228, ArtID:9607, Proc#:1, 20/02/2020

**AUTHOR'S PROOF**

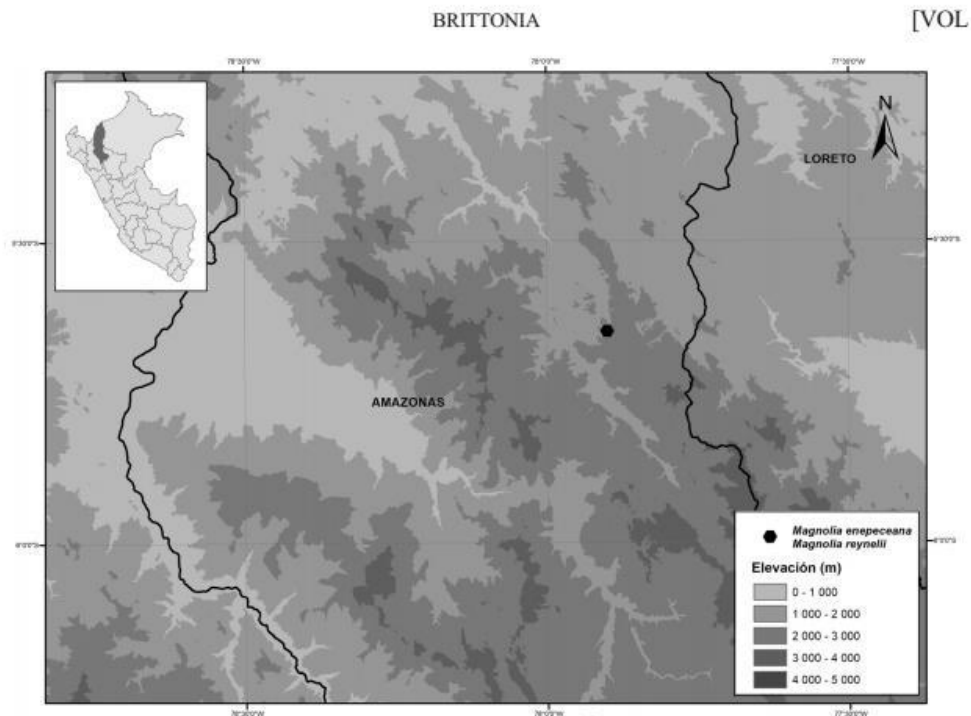


Fig. 4. Mapa de distribución de *Magnolia enepeceana* y *M. reynellii* en Amazonas, Perú.

204 *Fenología*.—La floración ha sido registrada en  
205 junio y noviembre y la fructificación en  
206 noviembre.

207 *Etimología*.—El epíteto específico hace  
208 referencia a NPC (Neotropical Primate Conserva-  
209 tion), organización cuyos trabajos en Perú están  
210 enfocados en la conservación del mono choro de  
211 cola amarilla (*Lagothrix flavicauda*) y los  
212 bosques montanos de Yambrasbamba.

213 *Estado de conservación*.—*Magnolia*  
214 *enepeceana* es conocida de una sola localidad en  
215 Yambrasbamba, y actualmente el área se  
216 encuentra conformada por bosques primarios  
217 perturbados, bosques secundarios en  
218 regeneración y bosques fragmentados  
219 intercalados con pastizales. Por lo tanto, teniendo  
QH 220 en cuenta los criterios de la UICN (2012),  
221 optamos por categorizarla como En Peligro  
222 Crítico [CR (B2a + b(ii, iii))].

223 **Especímenes Adicionales Examinados. PERÚ.**  
224 **Amazonas** Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, Bosque “El  
225 Toro” de la Comunidad Campesina de Yambrasbamba, 5°39'  
226 17”S, 77°54’39.4”W, 1948 m, 09 Jun 2015 [botón], S. Almeyda  
227 et al. 26 (HOXA, MOL).

228 Hasta la fecha se han publicado 15 especies de  
229 *Magnolia* subsect. *Talauma* que pueden presentar  
230 menos de 10 carpelos (Table 1), algunas de las  
231 cuales han sido referidas previamente como  
232 especies oligocárpicas (Vásquez-García et al.,  
233 2013a). Dentro de este grupo de especies,  
234 *M. enepeceana* es morfológicamente similar a  
235 *Magnolia llanganatensis* A. Vázquez & D.A.  
236 Neill y a *Magnolia morii* (Lozano) Govaerts,  
237 pero se diferencia de la primera por presentar  
238 láminas con 12–15 (vs. 16–17) nervios  
239 secundarios, 53–54 (vs. 20–25) estambres, 6–10  
240 (vs. 5–6) carpelos y gineceo de 15–18 × 11–12  
241 mm (11–12 × 5.5–6 mm). De la segunda se  
242 diferencia por presentar hojas con peciolo más  
243 cortos (0.7–1.5 cm vs. 3–3.5 cm), mayor cantidad  
244 de nervios secundarios (12–15 vs. 8–11), más  
245 hipsófilos (3–4 vs. 1) y mayor cantidad de  
246 estambres (53–54 vs. 24).

247 Adicionalmente, al grupo de especies  
248 analizadas en la Table 1, *Magnolia enepeceana*  
249 es similar a *M. manguillo* Marcelo-Peña & F.  
250 Arroyo, otra especie que presenta pocos carpelos  
251 y es endémica de los bosques montanos peruanos  
252 (1900–2300 m). Sin embargo, *M. manguillo* se

2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)

TABLE 1. ESPECIES DE MAGNOLIA SUBSECT. TAGALUMA QUE PUEDEN PRESENTAR MENOS DE 10 CARPELOS\*

Especies	Hojas		Láminas (cm)		Nervios		Hipsofilos		Estambres		Longitud (mm)		Gineceo		Distribución
	Pecíolo (cm)	Nervios	Láminas (cm)	Nervios	Cantidad	Cantidad	Cantidad	Longitud (mm)	Carpelos	Tamaño (mm)	Carpelos	Tamaño (mm)			
t1.3															
t1.4															
t1.5	2-4.8	8-11	13-26.5 × 7-15.5	8-11	?	?	53	9-10	10	?	10	?	Panamá		
t1.6	3.08 <sup>b</sup>	16-23	ca. 26.04 × 12.54 <sup>b</sup>	16-23	3-6	31-38	?	?	9-15	13-18.9 × 8	9-15	?	Colombia		
t1.7	2.4-3.8	7-10	8-21 × 6-10	7-10	2	80	?	?	7-8	?	7-8	?	Honduras		
t1.8	0.7-1.5	12-15	10.7-17.4 × 3.4-5.8	12-15	3-4	53-54	5-6	5-6	6-10	15-18 × 11-12	6-10	15-18 × 11-12	Perú		
t1.9	1.55 <sup>b</sup>	17-21	11.23 × 6.83 <sup>b</sup>	17-21	3	32-34	12.2 <sup>b</sup>	12.2 <sup>b</sup>	9-11	17.7 × 9.3	9-11	17.7 × 9.3	Colombia		
t1.10	3-8.6	8-12	15.3-34 × 10.6-21.4	8-12	3	hasta 39	8.5-9.9 <sup>c</sup>	8.5-9.9 <sup>c</sup>	8-10	?	8-10	?	Colombia		
t1.11	1-1.5	16-17	8-12.5 × 3.5-5	16-17	2	20-25	4-6	4-6	5-6	11-12 × 5.5-6	5-6	11-12 × 5.5-6	Ecuador		
t1.12	4-8.5	9-10	10-16 × 4.5-9	9-10	2-3	23-29	?	?	8-10	27-35 × 10-13	8-10	27-35 × 10-13	Ecuador		
t1.13	2.2-4.6	13-17	15-32 × 9-18	13-17	2	84-86	9-20	9-20	9-10	24-26 × 11-12	9-10	24-26 × 11-12	Colombia y Ecuador		
t1.14	1.6-4.4	9-12	6.3-14.2 × 5-10.2	9-12	1-2	20-26	?	?	8-15	?	8-15	?	Cuba		
t1.15	3-3.5	8-11	14-20.6 × 5.7-7.5	8-11	1	24	?	?	6	?	6	?	Panamá		
t1.16	2.36 <sup>b</sup>	11-16	15.37 × 7.77 <sup>b</sup>	11-16	8-11	30-43	9.2 <sup>b</sup>	9.2 <sup>b</sup>	9-14	18.2 × 7.5 <sup>b</sup>	9-14	18.2 × 7.5 <sup>b</sup>	Colombia		
t1.17	2.5-5	8-9	15-20 × 6.9-8.1	8-9	?	42	7.5	7.5	8-10	21 × 12.5	8-10	21 × 12.5	Guatemala		
t1.18	0.8-1.5	13-14	9.5-11 × 2.6-3.8	13-14	?	ca. 30-35	?	?	9-11	22-25 × 13-15	9-11	22-25 × 13-15	Costa Rica		
t1.19	4-6.5	6-7	6-10.5 × 7.5-11	6-7	?	50-54	12	12	10	15-17 × 7-8	10	15-17 × 7-8	Ecuador		
t1.20	2.01 <sup>b</sup>	12-15	16.07 × 8.02 <sup>b</sup>	12-15	2-3	29-31	7.6 <sup>b</sup>	7.6 <sup>b</sup>	8-11	19.2 × 9.8 <sup>b</sup>	8-11	19.2 × 9.8 <sup>b</sup>	Colombia		

\* Basado en Lozano-Contreras (1994), Sema et al. (2009), Vásquez-García et al. (2012), Vásquez-García et al. (2013a), Vásquez-García et al. (2015), Vásquez-García et al. (2016b), Vásquez-García et al. (2017) y Vásquez-García et al. (2018). <sup>a</sup> Valores promedio. <sup>b</sup> Medida en botón floral



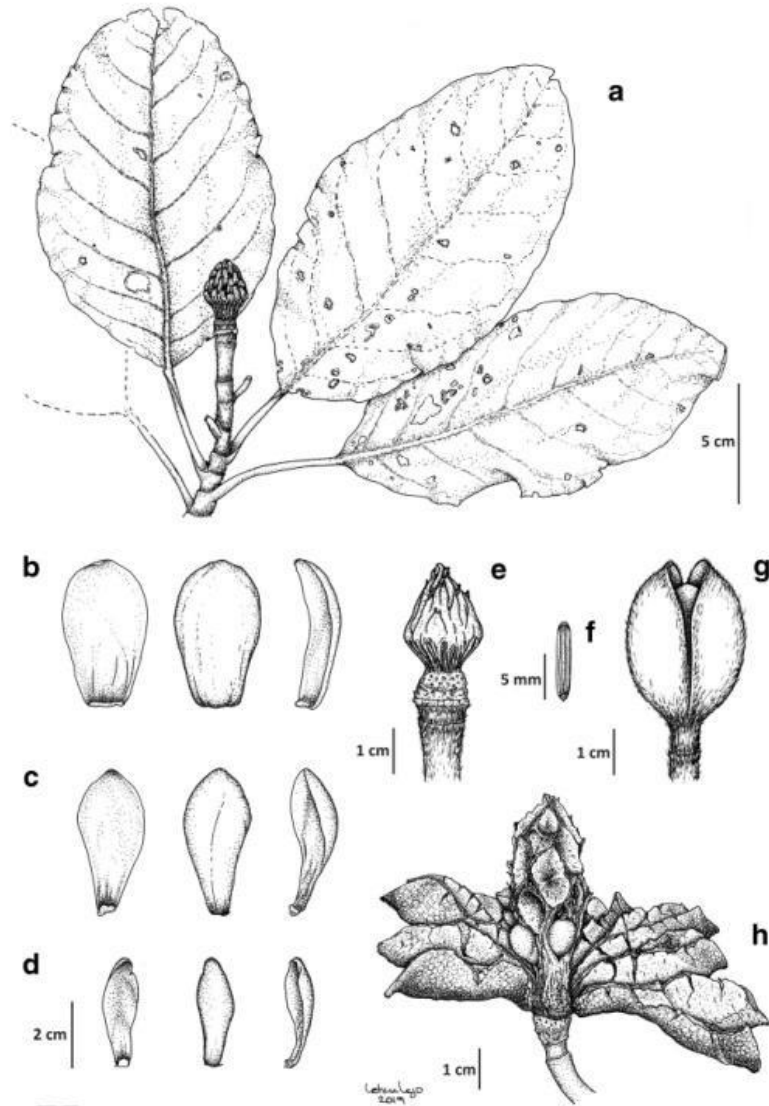


FIG. 5. *Magnolia reynelii*. a Ramita terminal. b Vistas del sépalo (cara interna, externa y perfil). c Vistas del pétalo externo (cara interna, externa y perfil). d Vistas del pétalo interno (cara interna, externa y perfil). e Gineceo. f Estambre. g Hipsófilo vaginal. h Fruto. (A–F y H de R. Fernández & W. Chuquitucto 1742 (MOL), y G de R. Fernández et al. 1199 (MOL). Ilustración de Leticia Lajo).

253 diferencia por presentar yemas estipuladas  
 254 pubescentes a ligeramente seríceas (vs  
 255 densamente seríceas), 8–10 (vs. 12–15) nervios  
 256 secundarios, estambres de 10–11 mm (vs. 5–6  
 257 mm) de longitud en 2 (vs. 3) series y 11–12 (vs.  
 258 6–10) carpelos.  
 259

*Magnolia reynelii* Rob.Fernandez & Marcelo-  
 Peña, sp. nov. Tipo: Perú. Amazonas: Prov.  
 Bongará, Dist. Yambrasbamba, Centro de  
 Investigación de la ONG Neotropical Primate  
 Conservation y bosque “El Toro” de la  
 Comunidad Campesina de Yambrasbamba,  
 260  
 261  
 262  
 263  
 264  
 265

## AUTHOR'S PROOF

JrnlID 12228\_ArtID 9607\_Proof# 1 - 20/02/2020

2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)

266 5°39.284'S, 77°54.855'W, 2000 m, 26–29  
 267 Nov 2018 [fl, fr], R. Fernandez & W.  
 268 *Chuquitucto 1742* (holotipo: MOL; isotipos:  
 269 BRLU, CPUN, HOXA, MOL,  
 270 USM). (Figs. 5, 6 and 7.)

271 **Diagnosis** *Magnolia reynelii* can be differentiated from  
 272 other species of *M.* sect. *Talauma*, subsect. *Talauma* by its

273 stipules lanate, leaves sericeous on midvein beneath, 273  
 274 vaginal hypsophylls externally glabrescent to pubescent, 274  
 275 peduncles lanuginose, 81 stamens and gynoeceum with 275  
 276 28–33 carpels. 276  
 277

278 *Árbol* de hasta 7 m de alto; corteza externa 278  
 279 levemente fisurada de color gris. *Ramitas* 279  
 280 *terminales* cilíndricas, de 6–7 mm de diámetro, de 280  
 281 color negro, entrenudos de 6–8 mm de longitud, 281

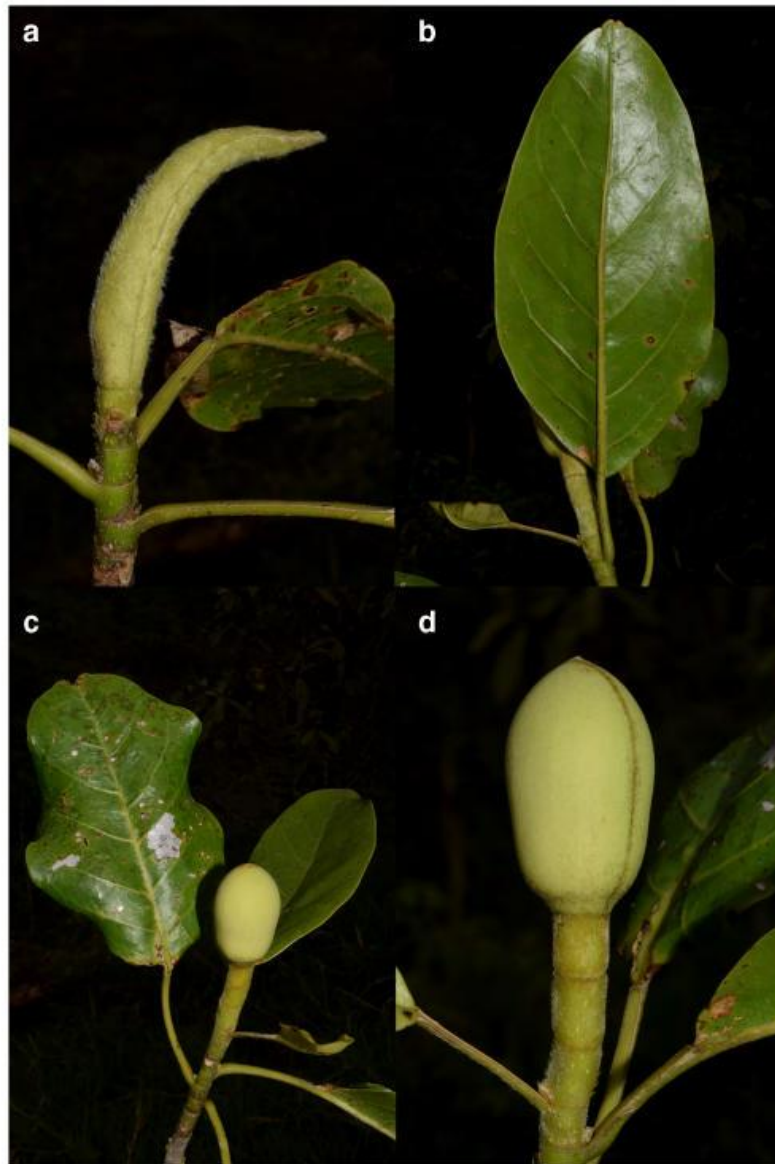


FIG. 6. *Magnolia reynelii*. a Yemas estipuladas. b Envés de la lámina. c Rama terminal con botón floral. d Botón floral. (a–d de R. Fernandez & W. Chuquitucto 1742. Fotografías de Robin Fernandez).

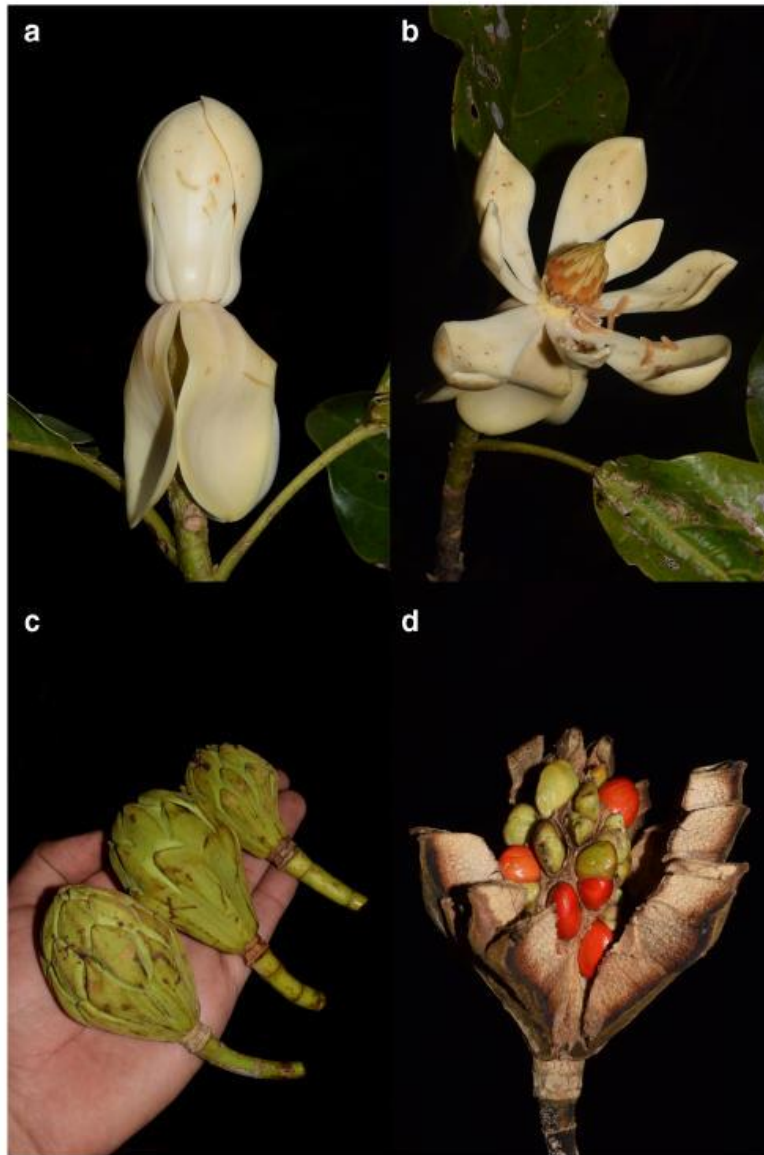


FIG. 7. *Magnolia enepeceana*. a Flor recién abierta. b Flor en antesis. c Fruto inmaduro. d Fruto maduro con las semillas expuestas. (a–d de R. Fernandez & W. Chuquitucto 1742. Fotografías de Robin Fernandez).

282 glabros, ocasionalmente lanuginosos. *Yemas*  
283 *terminales* estipuladas, de 25–57 × 3–7 mm,  
284 lanceoladas; *estípulas* lanosas. *Hojas* simples,  
285 alternas y dispuestas en espiral; *pecíolos* de (1.8–)  
286 2.5–5.7 cm de longitud, semirollizos, con cicatriz  
287 adaxial en toda su longitud, glabros, rara vez

pubescentes; *láminas* coriáceas de 12–16.6  
288 (–17.4) × 5.9–8.5 (–9.7) cm, ovadas a anchamente  
289 elípticas, ápice obtuso a redondo, base obtusa,  
290 margen entero, vena principal prominente por el  
291 envés, venación broquidódroma, con 9–11 pares  
292 de nervios secundarios, venación terciaria  
293



2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)

t2.14

294 finamente reticulada por ambas caras, con el nervio  
 295 central abaxialmente seríceo en la mitad proximal,  
 296 lustrosas y oscuras por el envés cuando secas.  
 297 Flores solitarias, terminales; botón floral oblongo,  
 298 de 4.8 × 3.2 cm, con 2–4 hipsófilos vaginales  
 299 amplectantes, externamente glabrescentes a  
 300 pubescentes, indumento de color beige; pedúnculo  
 301 de 31–38 mm de longitud, 5.5–6 mm de diámetro,  
 302 lanuginosos; sépalos 3, cartáceos y naviculares,  
 303 ligeramente obovados, de 4.8–5.2 × 2.8–3.1 cm,  
 304 ápice obtuso a redondo, base truncada, reflexos, de  
 305 color blanco durante la antesis; pétalos 8, carnosos  
 306 y naviculares, obovados-espatulados los más  
 307 externos e internos, de 3.4–5.1 × 1.1–2.35 cm,  
 308 los externos más largos y los internos más cortos,  
 309 ápice agudo a obtuso, a veces ligeramente  
 310 cuculados, base truncada, color blanco durante la  
 311 antesis, con numerosas puntuaciones color café en  
 312 la mitad distal; estambres 81, espiralmente insertos  
 313 en 3 series, lineares, de 7.5–9 × 1.5–2 mm, ápice  
 314 obtuso, tecas 2, introrsas con dehiscencia  
 315 longitudinal; gineceo estrobiliforme, ovoide, de 23  
 316 × 16 mm, carpelos 28–33, con densa pubescencia  
 317 ferrugínea, adpresa. Frutos anchamente elípticos a  
 318 piriformes, 8–8.2 × 5.3–6 cm, verdes claro, con  
 319 dehiscencia circuncisil; semillas 1–2 por carpelo,  
 320 angular-ovadas a ovoides, de 0.7–1.1 cm de  
 321 longitud, 0.8–1.05 cm de espesor (lado más ancho),  
 322 usualmente una más pequeña que la otra,  
 323 lisas, con sarcotesta roja.

324 *Distribución y hábitat.*—*Magnolia reynelii* es  
 325 endémica de los bosques montanos en el norte del  
 326 Perú (Amazonas, Comunidad de Yambrasbamba),  
 327 entre los 1900–2000 m (Fig. 4). A los individuos de  
 328 esta especie se los encuentra creciendo aisladamente  
 329 en pastizales y remanentes boscosos. Esta nueva  
 330 especie se encuentra acompañada de *Alchornea*  
 331 *glandulosa* Poepp., *Cedrela montana* Moritz ex  
 332 Turcz., *Cecropia angustifolia* Trécul, *Dendropanax*  
 333 *umbellatus* (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr., *Ficus*  
 334 *cuatrecasiana* Dugand, *Guettarda hirsuta* (Ruiz  
 335 & Pav.) Pers., *Inga extra-nodis* T.D. Penn., *Myrcia*  
 336 *fallax* (Rich.) DC., *Nectandra olida* Rohwer y  
 337 *Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.

338 *Fenología.*—La floración y fructificación han  
 339 sido registradas en noviembre.

340 *Etimología.*—Esta especie es dedicada al  
 341 botánico peruano Carlos Reynel (MOL) por su  
 342 notable contribución al estudio de la flora arbórea  
 343 del Perú.

344 *Estado de conservación.*—*Magnolia reynelii* es  
 345 conocida de una sola localidad en Yambrasbamba, y  
 346 actualmente el área se encuentra conformada por

TABLE 2. ESPECIES DE MAGNOLIA SUBSECT. TALACOMA QUE PUEDEN PRESENTAR ENTRE 25 A 35 CARPELOS\*

Especies	Hojas		Hipsófilos		Estambres		Gineceo		Distribución
	Pecíolo (cm)	Láminas (cm)	Nervios	Cantidad	Cantidad	Longitud (mm)	Carpelos	Tamaño (mm)	
t2.3 <i>M. decastroi</i>	6.5–7.5	27–28.5 × 10–10.5	?	?	190–198	?	30–40	?	México
t2.4 <i>M. glortensis</i>	2–3.8	9.5–27.5 × 4.7–14.5	10–16	2	110–120	?	24–28	?	Nicaragua, Costa Rica y Panamá
t2.5 <i>M. lopezobradorii</i>	5.2–8.9	16–29 × 11–13	8–14	?	70–90	?	33–35	20–32 × 14–24	México
t2.6 <i>M. multiseriata</i>	5.1–6.5	33.5–35 × 10.1–11.1	20–21	?	97	?	26	?	Costa Rica
t2.7 <i>M. reynelii</i>	2.5–5.7	12–16.6 × 5.9–8.5	9–11	2–4	81	7.5–9	28–33	23 × 16	Perú
t2.8 <i>M. sinacocolinii</i>	?	16–30 × 5–12.5	12–14	?	71–112	?	20–28	21–23 × 18–19	México
t2.9 <i>M. stevevmarkii</i>	4–7.5	20–22.5 × 12–12.5	11–12	1	ca. 76	?	30–32	35 × 20	Guatemala
t2.10 <i>M. intamanicana</i>	1.3–3.3	18–33.5 × 7.5–12	10–13	?	56	?	ca. 30	24 × 20	Costa Rica
t2.11 <i>M. wendtii</i>	2.5–4	22–28 × 13–14	18–19	1	71	11–12	19–28	12–23 × 9–19	México

\* Basado en Lozano-Contreras (1994), Vásquez-García et al. (2012) y Vásquez-García et al. (2013b)

380	bosques primarios perturbados, bosques	ilustraciones y a Italo Revilla por el mapa de	431
383	secundarios en regeneración y bosques	distribución.	432
384	fragmentados intercalados con pastizales. Por lo		433
385	tanto, teniendo en cuenta los criterios de la UICN		
386	(2012), optamos por asignarle la categoría de En		
387	Peligro Crítico [CR (B2a + b(ii, iii)].		
		<b>Literatura citada</b>	434
388	<b>Especímenes Adicionales Examinados. PERÚ.</b>		435
389	<b>Amazonas</b> Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba. Centro de	<b>Almeyda, S. L., E. N. Broadbent, S. Shance, N. Shance, A.</b>	436
390	Investigación de la ONG Neotropical Primate Conservation y	<b>Deluycker, M. Steinberg, S. A. Ford, A. Hernández, R.</b>	437
391	bosque "El Toro" de la Comunidad Campesina de	<b>Fernandez-Hilario, C. Lagos, A. M. Almeyda.</b> 2019.	438
392	Yambrasbamba, 5°39'08.9"S, 77°54'51.2"W, 2000 m, 27–30	Habitat preference in the critically endangered yellow-	439
393	Nov 2017 [botón], <i>R. Fernandez et al. 1199</i> (HOXA, MOL).	tailed woolly monkey ( <i>Lagothrix flavicauda</i> ) at La	440
394		Esperanza, Peru. <i>American Journal of Primatology</i>	441
395	Actualmente existen ocho especies <i>Magnolia</i>	e23032: 1–13.	442
396	subject. <i>Talauma</i> que pueden presentar entre 25 a	<b>Arroyo, F. &amp; A. J. Pérez.</b> 2013. Six new threatened tree	443
397	35 carpelos, todas ellas distribuidas desde Panamá	species of <i>Magnolia</i> (Magnoliaceae). Pp. 497–508. <i>In:</i> E.	444
398	hasta México (Table 2). Por lo tanto, <i>Magnolia</i>	Salcedo-Pérez, E. Hernández-Álvarez, J.A. Vásquez-	445
399	<i>reynelii</i> es la primera especie sudamericana en	García, T. Escoto-García & N. Díaz-Echavarría (eds.),	446
400	este rango de carpelos. Dentro del grupo de	Recursos forestales del Occidente de México: Diversidad,	447
401	especies detalladas en la Table 2, <i>M. reynelii</i> es	manejo, producción, aprovechamiento y conservación.	448
402	morfológicamente afin a <i>Magnolia gloriensis</i>	Serie Fronteras de Biodiversidad, Vol. 4, Tomo II.	449
403	(Pittier) Govaerts y a <i>Magnolia steyermarkii</i> A.	Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de	450
404	Vázquez, pero se diferencia de la primera por	Ciencias Exactas e Ingenierías-Centro Universitario de	451
405	presentar láminas con el nervio principal seríceo	Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Guadalajara,	452
406	abaxialmente (vs. glabro), 9–11 (vs. 10–16)	México.	453
407	nervios secundarios, 8 (vs. 6) pétalos y 81 (vs.	<b>Arroyo, F.</b> 2014. A new species of <i>Magnolia</i> (Magnoliaceae)	454
408	110–120) estambres en 3 (vs. 4) series; mientras	from central Peru. <i>Phytotaxa</i> 167: 220–222.	455
409	que se diferencia de la segunda especie por	<b>Brako, L. &amp; J. Zarucchi.</b> 1993. Catalogue of the flowering	456
410	presentar láminas más pequeñas (12–16.6 × 5.9–	plants and gymnosperms of Peru. <i>Monographs in System-</i>	457
411	8.5 cm vs 20–22.5 × 10–10.5 cm), más hipsófilos	atic Botany from the Missouri Botanical Garden 45: 1–	458
412	(2–4 vs. 1), sépalos más pequeños (4.8–5.2 × 2.8–	1286.	459
413	3.1 cm vs. 6 × 5 cm) y el gineceo con menores	<b>Dillon, M. O. &amp; I. Sánchez-Vega.</b> 2009. A new species of	460
414	dimensiones (23 × 16 mm vs. 35 × 20 mm).	<i>Magnolia</i> (Magnoliaceae) from the Alto Mayo, San Mar-	461
415	Adicionalmente, al grupo de especies	tin, Peru. <i>Arnaldia</i> 16: 7–12.	462
416	analizadas en la Table 2, <i>Magnolia reynelii</i> es	<b>Figlar, R. B. &amp; H. P. Nooteboom.</b> 2004. Notes on	463
417	similar a <i>M. espinalii</i> (Lozano) Govaerts, especie	Magnoliaceae IV. <i>Blumea</i> 49: 87–100.	464
418	endémica de los bosques montanos colombianos	<b>Kim, S., C. W. Park, Y. D. Kim &amp; Y. Suh.</b> 2001. Phyloge-	465
419	(2000–2400 m). Sin embargo, <i>M. espinalii</i> se	netic relationships in family Magnoliaceae inferred from	466
420	diferencia por presentar 14–17 (vs. 9–11) nervios	NDHF sequences. <i>American Journal of Botany</i> 88: 717–	467
421	secundarios, 50–52 (vs. 81) estambres y 17–22	728.	468
422	(vs. 28–33) carpelos.	<b>Kim, S. &amp; Y. Suh.</b> 2013. Phylogeny of Magnoliaceae based on	469
423		ten chloroplast DNA regions. <i>Journal of Plant Biology</i> 56:	470
424		290–305.	471
		<b>Law, Y. W.</b> 1996. Magnoliaceae. <i>In:</i> Flora Reipublicae	472
425	<b>Agradecimientos</b>	<i>Popularis Sinicae</i> 30: 151–194. Science Press, Beijing.	473
426	Agradecemos a Neotropical Primate Conserva-	<b>Lozano-Contreras, G.</b> 1994. <i>Dugandiodendron</i> y <i>Talauma</i>	474
427	tion (NPC) por las facilidades logísticas durante	(Magnoliaceae) en el Neotrópico. <i>Academia Colombiana</i>	475
428	los viajes realizados al bosque "El Toro". A Wil-	de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá.	476
429	der Chuquitucto por su apoyo durante las colectas	<b>Macbride, J. F.</b> 1938. Flora of Peru. <i>Publications of the Field</i>	477
430	botánicas, a Leticia Lajo por las excelentes	<i>Museum of Natural History, Botanical Series</i> 13 (part 2,	478
		no. 3).	479
		<b>Marcelo-Peña, J. L. &amp; F. Arroyo.</b> 2013. <i>Magnolia jaenensis</i>	480
		y <i>M. manguillo</i> , nuevas especies de Magnoliaceae del norte	481
		de Perú. <i>Brittonia</i> 65: 106–112.	482
		<b>Marcelo-Peña, J. L. &amp; M. Tomazello-Filho.</b> 2014. <i>Magnolia</i>	483
		<i>sanchez-vegae</i> , a new species of Magnoliaceae from	484
		northern Peru. <i>Phytotaxa</i> 184: 290–294.	485
		<b>Nie, Z.-L., J. Wen, H. Azuma, Y.-L. Qiu, H. Sun, Y. Meng,</b>	486
		<b>W.-B. Sun &amp; E. A. Zimmer.</b> 2008. Phylogenetic and	487
		biogeographic complexity of Magnoliaceae in the North-	488



## AUTHOR'S PROOF

JrnlID 12228\_ArtID 9607\_Proof# 1 - 20/02/2020

2020]

FERNANDEZ-HILARIO ET AL.: MAGNOLIA (MAGNOLIACEAE)

- ern Hemisphere inferred from three nuclear data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1027–1040.
- 491 **Nooteboom, H.** 1984. *Dugandiodendron* (Magnoliaceae) erroneously described. *Taxon* 33: 696–698.
- 492
- 493 **Payne, W.** 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30: 239–255.
- 494
- 495 **Serna, M., C. Velásquez & A. Cogollo.** 2009. Novedades taxonómicas y un nuevo registro de Magnoliaceae para Colombia. *Brittonia* 61: 35–40.
- 496
- 497
- 498 **IUCN.** 2012. Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- 499
- 500
- 501 **Vázquez-García, J. A., M. A. Muñoz-Castro, E. De Castro-Arce, R. Murguía, A. T. Nuño & M. Cházaro-Basáñez.** 2012. Twenty new Neotropical tree species of *Magnolia*. Pp. 91–130. *In*: E. Salcedo-Pérez, E. Hernández-Alvarez, J.A. Vázquez-García, T. Escoto-García & N. Díaz-Echavarría (eds.), Recursos forestales del Occidente de México: Diversidad, manejo, producción, aprovechamiento y conservación. Serie Fronteras de Biodiversidad, Vol. 4, Tomo I. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Exactas e Ingenierías-Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Guadalajara, México.
- 502
- 503
- 504
- 505
- 506
- 507
- 508
- 509
- 510
- 511
- 512
- 513 **Vázquez-García, J. A., M. E. Véliz-Pérez, E. Tribouillier-Navas & M. Muñoz-Castro.** 2013a. *Magnolia quetzal* and *Magnolia mayae*, a new species and a new record, respectively, for the flora of Guatemala. *Phytotaxa* 76: 1–6.
- 514
- 515
- 516
- 517 **Vázquez-García, J. A., M. A. Muñoz-Castro, F. Arroyo, A. Pérez, M. Serna, R. Cuevas, R. Domínguez-Yescas, E. De Castro-Arce & C. M. Gurrola-Díaz.** 2013b. Novelty in Neotropical *Magnolia* and an addendum proposal to the IUCN Red List of Magnoliaceae. Pp. 461–496. *In*: E. Salcedo-Pérez, E. Hernández-Alvarez, J.A. Vázquez-García, T. Escoto-García & N. Díaz-Echavarría (eds.), Recursos forestales del Occidente de México: Diversidad, manejo, producción, aprovechamiento y conservación. Serie Fronteras de Biodiversidad, Vol. 4, Tomo II. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Exactas e Ingenierías-Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Guadalajara, México.
- 518
- 519
- 520
- 521
- 522
- 523
- 524
- 525
- 526
- 527
- 528
- 529
- 530
- 531 **Vázquez-García, J. A., D. A. Neill & M. Asanza.** 2015. *Magnolia vargasiana* (Magnoliaceae), a new Andean species and a key to Ecuadorian species of subsection *Talauma*, with notes on its pollination biology. *Phytotaxa* 217: 26–34.
- 532
- 533
- 534
- 535
- 536 **Vázquez-García, J. A., D. A. Neill, M. Asanza, A. J. Pérez, F. Arroyo, A. Dahua-Machoa & R. E. Merino-Santi.** 2016a. Magnolias de Ecuador: en riesgo de extinción. Universidad Estatal Amazónica, Universidad de Guadalajara-CUCBA, Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Universidad Nacional Agraria La Molina, Puyo, Ecuador.
- 537
- 538
- 539
- 540
- 541
- 542 **Vázquez-García, J. A., D. A. Neill, F. Recalde & M. Asanza.** 2016b. *Magnolia llanganatensis* (Subsect. *Talauma*, Magnoliaceae), una especie nueva de Tungurahua y clave para las especies de *Magnolia* de Ecuador. *Botanical Sciences* 94: 593–602.
- 543
- 544
- 545
- 546
- 547 **Vázquez-García, J. A., D. A. Neill, M. Asanza, A. J. Pérez, A. Dahua-Machoa, E. Merino-Santi, A. F. Delgado-Chaves & S. M. Urbano-Appaez.** 2017. *Magnolia mindoensis* (subsect. *Talauma*, Magnoliaceae): Una especie nueva del Chocó biogeográfico premontano en Colombia y Ecuador. *Brittonia* 69: 197–208.
- 548
- 549
- 550
- 551
- 552
- 553 **Vázquez-García, J. A., D. A. Neill, V. Shalisko, F. Arroyo & E. Merino-Santi.** 2018. *Magnolia mercedesiarum* (subsect. *Talauma*, Magnoliaceae): a new Andean species from northern Ecuador, with insights into its potential distribution. *Phytotaxa* 348: 254–268.
- 554
- 555
- 556
- 557

## 9.5 Distinction entre *Dendropanax umbellatus* et *Gilibertia pavonii*

### Annexe 5

#### Redescription and typification of *Dendropanax umbellatus* (Araliaceae)

ROBIN FERNANDEZ-HILARIO<sup>1,2</sup>, ROSA VILLANUEVA-ESPINOZA<sup>2</sup> & VINCIANE FACK<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Herbario Forestal MOL, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina, Av. La Molina s/n, La Molina, Lima, Perú; e-mail [rfernandez@lamolina.edu.pe](mailto:rfernandez@lamolina.edu.pe)*

<sup>2</sup> *División de Ecología Vegetal, Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI), Lima, Perú.*

<sup>3</sup> *Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Service d'Anthropologie et Génétique humaine CP.192, Brussels, Belgium.*

#### Abstract

The relationship between *Dendropanax umbellatus* and *Gilibertia pavonii* has been remained uncertain for more than one hundred years, causing the second to be considered a synonym of the first one. In order to provide nomenclature and taxonomic clarity, we herein discuss the history of both species and do the necessary typifications.

**Key words:** *Gilibertia*, Neotropics, Pavón, Perú, Ruiz

#### Introduction

*Dendropanax* Decne. & Planch. (1854: 107) is one of the largest genera of family Araliaceae, with estimates of species number between 50 to almost 100 from tropical and subtropical Asia and Central to South America (Plunkett *et al.* 2004, Fiaschi 2005, Plunkett *et al.* 2018). *Dendropanax* shows an amphipacific disjunct distribution with the greatest species diversity in the Neotropics (up to 70 sp.) where members are best represented in southern Mesoamerica, Jamaica, northwestern South America and Eastern Brazilian (Frodin & Govaerts 2003, Fiaschi 2006).

Frodin & Govaerts (2003) recognized nine Peruvian species of *Dendropanax*; one of them is *Dendropanax umbellatus* (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr. (1959: 42) that has been erroneously associated with *Gilibertia pavonii* Marchal (1878: 248) in different catalogues and taxonomic treatments (Brako & Zarucchi 1993; Frodin & Govaerts 2003; Macbride 1959; Vásquez *et al.* 2010). “*Revision of the natural order Hederaceae*” by Seemann (1868) is the oldest reference which relates *Gilibertia pavonii* to *Dendropanax umbellatus*. Seemann, in his treatment about the genus *Aralia* L. (1753:273) excluded *Aralia umbellata* Pav. for considering it as a wrong synonym of *Gilibertia umbellata* Ruiz & Pav. *Aralia umbellata* is actually a herbarium name found among Hipólito Ruiz and Jose Pavón material collected during expeditions to the Viceroyalty of Peru from 1778 to 1788 (see González & Rodríguez 2002), and that would serve as the basis for the publication of *Gilibertia pavonii*.

Although *D. umbellatus* and *G. pavonii* were published during the 19<sup>th</sup> century, it is still unclear which type is indicated to each species. In this publication, we clarify the historical relationships

between these names and carry out the necessary lectotypifications. In addition we designated an epitype accompanied by a redescription for *D. umbellatus*.

## Materials and methods

We reviewed the descriptions and type information in the protologues. Subsequently, we examined the type specimens from herbaria BC, HAL, MA and MO available through JSTOR- Global Plants Initiative portal (<https://plants.jstor.org>). For the rest of the type specimens, the digital collections of P (<https://science.mnhn.fr>) and BR (<http://www.botanicalcollections.be>) were consulted. Each possible specimen type was examined in detail to find evidence its relationship with the corresponding protologues. The lectotypes and epitype here designated were chosen in correspondence with the rules of the International Code of Nomenclature (ICN) (Turland *et al.* 2018). The detailed redescription is based on specimens deposited in the herbaria HOXA, HSP, CPUN, MOL, UFV and USM. The morphological terminology and Herbarium acronyms follow Beentje (2016) and Thiers (2019), respectively.

## Results

*Dendropanax umbellatus* (Ruiz & Pav.) J. F. Macbr. (1959: 42) (Fig. 1–3)

Basionym: *Gilibertia umbellata* Ruiz & Pav. (1802: 75)

*Wangenheimia umbellata* (Ruiz & Pav.) F. Dietr. (1810: 537)

*Ginannia umbellata* (Ruiz & Pav.) F. Dietr. (1817: 483)

Type: –PERU. Muña, Ruiz & Pavón *s.n.* (Lectotype, designated here, BC872843 [digital image!]; Isolectotypes MA814084 [digital image!], MA814085 [digital image!], MA814086 [digital image!], MA814087 [digital image!], MA817192 [digital image!], MA817193 [digital image!], MO1612993 [digital image!]).

Type: –PERU. Amazonas: Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, bosques aledaños al río Imaza, 1530 m, 18 M 170946; 9373408, 11–12 Ene 2019 (fl.), R. Fernandez, R. Villanueva, W. Chuquitucto & A. Wong 1646 (Epitype, designated here, MOL; Isoepitypes BRLU, CPN, HOXA, HSP, MOL, USM).

**Tree** up to 15 m tall; outer bark lenticellate and slightly fissured, whitish-brown to white-colored; inner bark slightly aromatic. **Terminal twigs** circular in transversal sections, 5–7.5 mm. diam., striate longitudinally and gray-colored when dry, glabrous; intrapetiolar stipules reduced up to 1.5 mm long. **Leaves** alternate, spirally arranged, sometimes subopposite; petioles terete, (1-) 4.8–12.2 (-21.3) cm. long; leaf blades plane, coriaceous, 9.5–18.1 (-32) × 5.6–14.2 (-22.5) cm., ovate to elliptic, often slightly asymmetric, apex acuminate to acute, base obtuse to rounded (rounded to subcordate in young leaves), margin entire to minutely dentate (distinctly dentate in young leaves), concolorous, venation pinnate and abaxially prominent, the first pair suprabasal, originating up to 7 mm from leaf base, brochidodromous, the distal pairs eucamptodromous to brochidodromous, with 4 to 7 secondary veins, tertiary veins finely reticulated abaxially and adaxially, glabrous, presence of pellucid dots, lustrous and dark brown when dry. **Inflorescences** a simple umbel, sometimes compound, terminal, erect; main axis in simple umbel 2.3–4 cm long, 2.5–3 cm in diameter at middle (3–5 mm in fructification), in compound umbel 4.2–9.1 cm long, 3–4 mm in diameter at middle, with whorled and triangular bracts near the base, 4–10 mm long; (4-) 6–8 (-12) primary branches, (1.7-) 3–4.5 (-7.2) cm long, umbellately or racemously arranged, each subtended by a triangular bract 5–10 mm long, branches with 1–4 triangular bracts sparse

to opposite; umbels (9-) 21–40-flowered. **Flowers** actinomorphic; the pedicels (1.2-) 2–3 cm long, 1.5–2 mm in diameter; hypanthium 5–6.5 mm long, 4.5–6 m in diameter; calyx lobes reduced, minutely denticulate; petals (6-) 8–9 (-10), 3.5 mm long, 2–2.5 mm wide at base, triangular, apex cucullate, white; stamens (6-) 8–9 (-10), the filaments 3 mm long, the anthers versatile, ca. 1.5 mm long, ca. 1 mm wide; styles 8-9, 0.5-1 mm long. **Fruits** spherical, (10-) 15–18 mm long, (10-) 17–22 mm in diameter; the styler column 1.5–3 mm high; fruiting pedicels 1.7–2.5 cm long, 1.5-ca. 2 mm in diameter; pyrenes 8, 7–12 mm long.

**Distribution and habitat.** *Dendropanax umbellatus* is a tree endemic to montane forests in Peruvian Andean (Depts. Amazonas, Cajamarca and Pasco) between 1530 to 2000 m in elevation, growing on slight slopes and riparian zones.

**Phenology.** Flowering takes place from December to February and fruiting, January to November.

**Additional specimens examined: PERÚ. Amazonas:** Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, bosques aledaños al río Imaza, 1530 m, 18 M 170946; 9373408, 11-12 Ene 2019 (fr.), *R. Fernandez et al. 1647* (BRLU!, MOL!, HOXA!, HSP!), *R. Fernandez et al. 1648* (BRLU!, MOL!, HOXA!, HSP!), *R. Fernandez et al. 1649* (BRLU!, CPUN!, MOL!, HOXA!, HSP!, USM!); Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, bosques adyacentes a los caminos, 1900 m, 18 M 172316; 9373695, 12 Ene 2019 (fl.), *R. Fernandez et al. 1684* (BRLU!, CPUN!, MOL!, HOXA!, HSP!, UFV!, USM!); Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, área de conservación de la ONG NPC y bosque de la comunidad campesina conocido como “El Toro”, 2000 m, 18 M 177147; 9374152, 26-29 Nov 2018 (sterile), *R. Fernandez & W. Chuquitucto 1744* (MOL!, UFV!); Prov. Bongará, Dist. Yambrasbamba, bosques propiedad de Wilder Chiquitucto, 1530 m, 18 M 170946; 9373408, 01 Dic 2018 (fl. bud), *W. Chuquitucto 1* (HSP!, MOLx2!, UFV!, USM!); Prov. Bongará, Dist. Valera, inmediaciones de catarata Gocta, 2000 m, 6°1′52.95″S 77°53′1.42″W, 21-30 Ene 2014 (sterile), *R. Fernandez 528* (MOL!, HSP!); Prov. Bongará, Dist. Valera, Cocachimba cerca a la catarata Gocta, 1600 m, 3 Sep 2013 (fr.), *A. Daza 5706* (MOL!); Prov. Luya, Dist. Carropendo, Anexo Tullanya, 1700-2000 m, 26 Nov 1996 (fr.), *Campos et al. 3022* (MO, MOL!). **Cajamarca:** Prov. San Ignacio, Dist. San José de Lourdes, selva andina, 1650 m, 5°00′43″S 78°54′09″W, 14 Feb 2000 (fl., fr.), *J. Campos & R. Vásquez 6383* (MOL!). **Pasco:** Prov. Oxapampa, Dist. Huancabamba, Parque Nacional Yanachaga-Chemillén, sector Tunqui, zona de amortiguamiento, 1780 m, 24 Oct 2007 (fr.), *A. Monteagudo et al. 15575* (AMAZ, HOXA, HUT, MO, MOL!, USM).

**Notes.** Ruiz and Pavón (1794: 50) established the genus *Gilibertia* in their “*Florae Peruvianae et Chilensis Prodrum*”, without describing some species or designating some type specimen. They presented only the generic description and an illustration. However, both matched *Gilibertia umbellata* Ruiz & Pav. (1802: 75), which was described as the only representative of *Gilibertia* in the third volume of the “*Flora Peruviana et Chilensis*”. Therefore, it should be considered as the type species of the genus. Though collections of *G. umbellata* has not been mentioned in its protologue, eight specimens of Ruiz & Pavón collection exist in the Herbaria BC, MA and MO. The specimen BC872843 contains flowers with a fully developed hypanth and pedicels in incomplete inflorescences, while, the other specimens from MA and MO just show sterile twigs or incomplete inflorescences with flower buds. For the mentioned above, we designate as the lectotype the sheet BC872843 following the Art. 8.1 of the ICN (Turland *et al.* 2018). This specimen arrived in Barcelona as a result of sales made by Pavón to the Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona in 1836 (Ibáñez *et al.* 2006). In addition, an epitype is designated according to the Art. 9.9 of the ICN (Turland *et al.* 2018) which has fully developed flowers and complete inflorescences.



Nevertheless, Ruiz & Pavón (1794: 50) indicated that flowers of *Gilibertia umbellata* are 7-merous, and even 7-9 merous flowers with long pedicels are distinguished in the iconography of the species (see Fig. 1), Macbride (1959) considered that this species also showed 5-merous flowers. Among the collections examined by Macbride (1959: 42) for his revision of Araliaceae in “*Flora of Peru*”, negatives of two type specimens were found. The first one regards to a probably destroyed specimen of *Gilibertia pavonii* in B [F.M. Neg. 3547, <http://emuweb.fieldmuseum.org/web/objects/common/webmedia.php?irn=25112>] and the second, to a specimen MA 814084 with floral buds of *Gilibertia umbellata* [F.M. Neg. 29224, <http://emuweb.fieldmuseum.org/web/objects/common/webmedia.php?irn=1786092>]. This may be the reason why Macbride describes *D. umbellata* as: “(...) pedicels 5-7 mm. long; calyx 7-9-dentate in type, or 5-dentate (...)” and “(...) drupe about 5 mm. across, globose-ovoid, little narrowed above, shallowly 5-sulcate (...)”. Though Macbride correctly verified the number of floral parts in MA814084, he could not recognize the dimensions of the fully developed pedicels and fruits of *Dendropanax umbellatus*. Therefore, Macbride assigned both names *Dendropanax umbellatus* and *Gilibertia pavonii* as the same species, this confusion would be kept in later publications (see Brako & Zarucchi 1993; Frodin & Govaerts 2003; Vásquez *et al.* 2010).

*Dendropanax umbellatus* can be variable in leaf blade size, even, young or sterile individuals show margins distinctly dentate (Figure 2B) and dimensions of up to 32 cm long and up to 22.5 cm wide (Fernandez 528 and Fernandez & Chuquitucto 1744). *Dendropanax umbellatus* is similar to the Ecuadorian species *Dendropanax macrophyllum* Cuatrec. (1951: 308) but it differs by having 14–16 flowers per umbel, 6-merous flowers and pedicels 3–6 mm long. In addition, *Dendropanax globosus* M.J. Cannon & Cannon (1989: 14) distributed from Costa Rica to Colombia, is a species with an outline very similar to *Dendropanax umbellatus*, however, the first is distinguished by the absence of pellucid dots, pedicels 6–10 mm long and fruits of 4–6 × (6-) 7 mm (see Table 1).

*Gilibertia pavonii* Marchal in C. F. P. von Martius (1878: 248)

*Dendropanax pavonii* Pav. ex Decne. & Planch. (1854: 107) *nom. nud.*

*Aralia umbellata* Pav. *nom. herb.*

Type: –PERU. Peruvia, *Pavon s.n.* (Lectotype, designated here, P02441658 [digital image!]).

Type: –PERU. Pano and Chinchao, *Ruiz s.n.* (Syntypes, BR0000005630776 [digital image!], HAL0117717 [digital image!], P02441657 [digital image!]), cuchero, *Poeppig 1524* (Syntypes missing); BRAZIL. Brasiliae, *Sello s.n.* (Syntypes, BR0000005793877 [digital image!]).

**Notes.** When “*Esquisse d’une monographie des Araliacées*” was published by Decaisne & Planchon (1854: 107), they stated that there was a difference among what they considered *Dendropanax*, a group of plants with 5-merous flowers “(...) le calice à 5 dents aiguës (...)” and the genus *Gilibertia* which were characterized by having 7-merous flowers “(...) à pétales assez nombreux (généralement 7) (...)”. In the same publication, Decaisne & Planchon showed a list of species of *Dendropanax* including *Dendropanax pavonii* which was alluded to a Pavon collection (“*Aralia umbellata* Herb. Pav.”). This clarifies that the concept of Decaisne & Planchon corresponding to *Dendropanax pavonii* was different from *Gilibertia umbellata*. Also, Decaisne & Planchon (1854: 107) just mentioned a collection of Pavon without providing a description, for this reason, the name of *Dendropanax pavoni* is considered a *nomen nudum* following the Art. 38.1 of the ICN (Turland *et al.* 2018). Later, Marchal in his treatment of

*Gilibertia* for “*Flora Brasiliensis*” (von Martius 1878: 248) provided a diagnosis, as consequently, the species was validly published under the name of *Gilibertia pavonii*.

Currently, an unpublished iconography from expedition of Ruiz and Pavón which contains the following annotation “*Aralia umbellata*” along with the corresponding herbarium material are found at MA (available on JSTOR). However, we designate the specimen P02441658 as lectotype, conforming to the Art. 8.1 of the ICN (Turland *et al.* 2018) because it bears an original note (“*Peruvia. Herb. Pavon.*”) referring to private collections of Pavón acquired by Edmond Boissier in 1841 (Rodríguez 1994, 1995) and afterwards, it was donated to the Muséum National d'Histoire Naturelle in 1845 (O. Poncey pers. comm.). This collection is probably the original material revised by Decaisne & Planchon (1854) for their work “*Esquisse d'une monographie des Araliacées*”.

When Marchal validly published the name of *Gilibertia pavonii*, he cited three additional collections (*Poeppig 1524*, *Ruiz s.n.* and *Sello s.n.*) which are considered as syntypes. Regarding the collection of *Ruiz s.n.*, we only consider as syntypes the specimens purchased to Pavón by Aylmer Bourke Lambert between 1816 and 1824 (Rodríguez 1994). These specimens are deposited today in three herbaria (BR, HAL and P) with the annotation “*Ruiz legit ex herbario Lamberti*”. We have this consideration because specimen BR0000005630776 bears a note “*E. Marchal - Monogr. Araliac. Brasil*” indicating to be part of material revised for “*Flora Brasiliensis*”.

The type collection of *Gilibertia pavonii* differs from *Dendropanax umbellatus* by its pedicels 5–7 mm long in fruit and drupes 5 mm. across with five pyrenes. Therefore, *Gilibertia pavonii* should be merged with *Dendropanax arboreus*, as it was suggested before by other authors (see Macbride 1959; Frodin’s annotation on HAL0117717).

## References

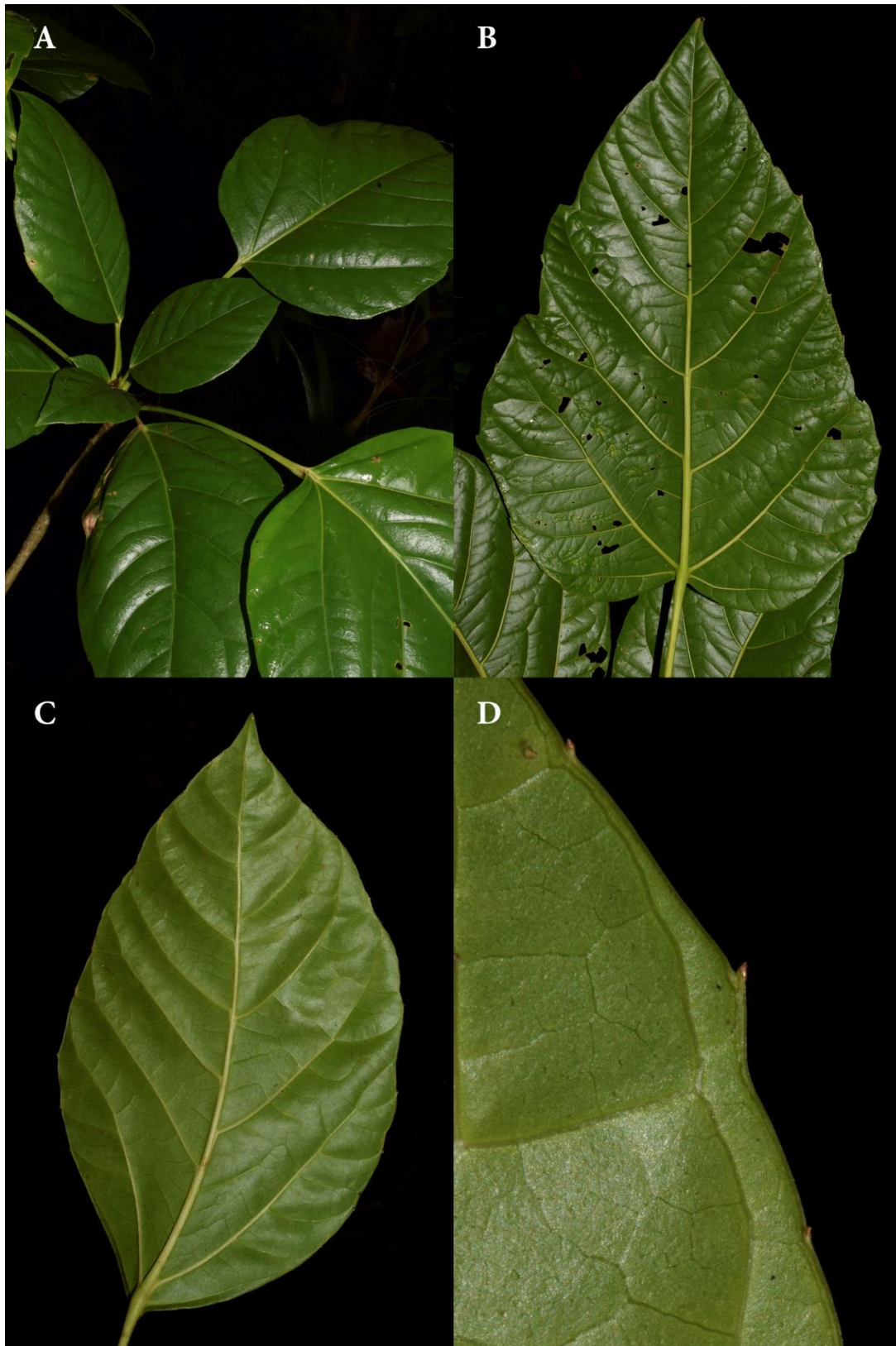
- Beentje, H. (2016) *The Kew plant glossary, an illustrated dictionary of plant terms*, 2nd ed. Kew Publishing, Kew, 184 pp.
- Brako, L. & Zarucchi, J.L. (1993) Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden** 45: xi + 1286 pp.
- Decaisne, J. & Planchon, J.E. (1854) *Esquisse d'une monographie des Araliacées*. **Revue Horticole série** 4, 3: 104–109.
- Dietrich, F. (1810) *Vollständiges Lexicon der Gärtnerei und Botanik oder alphabetische Beschreibung vom Bau, Wartung und Nutzen aller in- und ausländischen, ökonomischen, officinellen und zur Zierde dienenden Gewächse: Thlaspi bis Zygophyllum, Band 10*. Gädicke, 654 pp.
- Dietrich, F. (1817) *Vollständiges Lexikon der Gärtnerei und Botanik. 2. Aufl: Band 13*. Gädicke, 716 pp.
- Fiaschi, P. (2005) Three new species of **Dendropanax** (Araliaceae) from the state of Bahia, Brazil. **Brittonia** 57: 240–247.
- Fiaschi, P. (2006) A new species of *Dendropanax* (Araliaceae) from the state of Espírito Santo, Brazil. **Novon** 16: 480–482.
- Frodin, D.G. & Govaerts, R. (2003) **World Checklist and Bibliography of Araliaceae**. The Royal Botanic Gardens, Kew, 444 pp.

- González, A. & Rodríguez, R. (2002) Crónica de la Expedición. *In*: Muñoz Garmendía, F. (Eds.) **La botánica al servicio de la Corona. La expedición de Ruiz, Pavón y Dombey al virreinato del Perú (1777-1831)**. Barcelona, Lunwerg, pp. 50–98.
- Ibáñez, N., Montserrat, J.M. & Soriano, I. (2006) Collections from the Royal Spanish Expeditions to Latin America in the Institut Botànic de Barcelona (BC), Spain. *Willdenowia* 36(1): 595–599. <https://doi.org/10.3372/wi.36.36156>
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Salvius, Stockholm, 1200 pp.
- Macbride, J.F. (1959) Araliaceae. Flora of Peru. **Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series** 13(5/1): 8–44.
- Marchal, E. (1878) Hederaceae. *In*: Martius, C.F.P. von & Eichler, A.G. (Eds) **Flora Brasiliensis** 11(1). Fleischer, Leipzig, pp. 229–258, tab. 66–71.
- Plunkett, G.M., Wen, J. & Lowry II, P.P. (2004) Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (trnL-trnF) sequence data. *Plant Systematics Evolution* 245: 1–39. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0101-3>
- Plunkett, G.M., Wen, J., Lowry II, P.P., Mitchell, A.D., Henwood, M.J. & Fiaschi, P. (2018) Araliaceae. *In*: Kubitzki, K., Rohwer, J.G. & Bittrich, V. (Eds.) *The families and genera of vascular plants, Vol. XV: Flowering Plants: Apiales, Gentianales (except Rubiaceae)*. Springer, Berlin, pp. 413–446. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5>
- Rodríguez, R. (1994) Las colecciones americanas generadas por las expediciones botánicas de la España ilustrada: un análisis de su dispersión. *LLULL* 17: 403–436.
- Rodríguez, R. (1995) La Oficina Botánica (1788–1835): una institución dedicada al estudio de la Flora Americana. *Asclepio* 47(2): 169–183.
- Ruiz, H. & Pavón, J. (1794) **Flora Peruviana et Chilensis prodromus**. Imprenta de Sancha, Madrid, 153 pp., 37 pl.
- Ruiz, H. & Pavón, J. (1802) **Flora Peruviana, et Chilensis, sive descriptiones, et icones plantarum Peruvianarum, et Chilensium**, Vol. III. Typis Gabrielis de Sancha, Madrid, 95 pp.
- Seemann, B. (1868) Revision of the natural order Hederaceae. *Journal of Botany* 6: 129–146.
- Thiers, B. (2019 [continuously updated]) **Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff**. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <https://sweetgum.nybg.org/ih/> (accessed 01 July 2019).
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J. & Smith, G.F. (2018) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Vásquez, R., Rojas, R. & van der Weff, H. (Eds.) Flora del Río Cenepa, Amazonas, Perú. Vol.1: Introducción, Pteridophyta, Gimnospermae, Angiospermae (Aceraceae-Fabaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden** 114: 1–756.



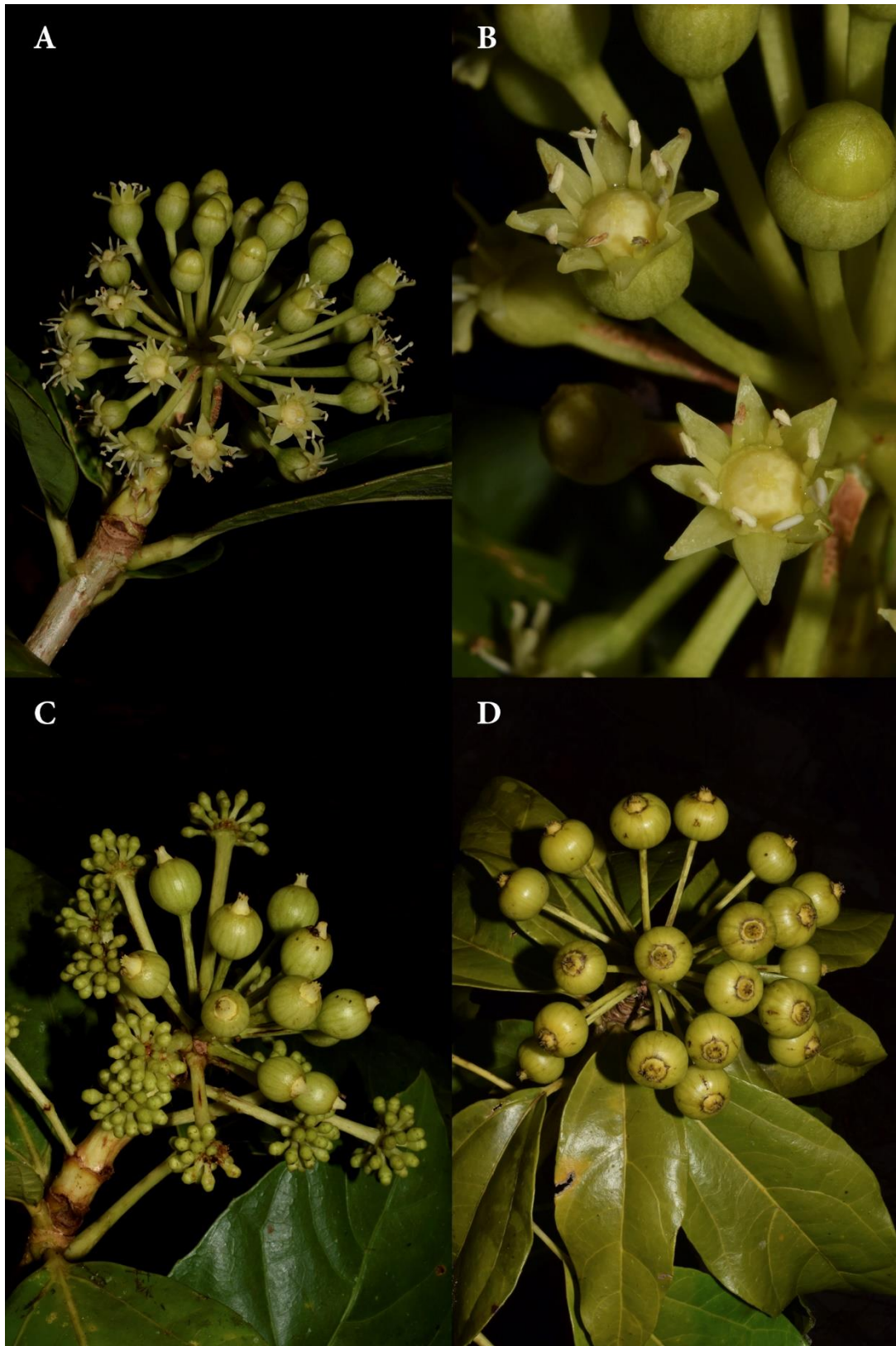
**FIGURE 1.** *Dendropanax umbellatus*. Flora Peruviana et Chilensis, Icon. CCCXII (Ruiz & Pavón 1802).





**FIGURE 2.** *Dendropanax umbellatus*. **A.** Terminal twig. **B–C.** Leaves. **D.** Margin minutely dentate. Photographs by Robin Fernandez, based on *Fernandez & Chuquitucto 1744* (**A** and **B**) and *Fernandez et al. 1648* (**C** and **D**).





**FIGURE 3.** *Dendropanax umbellatus*. **A.** Inflorescence. **B.** Flowers. **C.** Inflorescence compound with immature fruits. **D.** Mature fruits. Photographs by Robin Fernandez, based on *Fernandez et al. 1646* (**A** and **B**), *Fernandez et al. 1648* (**C**) and *Fernandez et al. 1647* (**D**).

**TABLE 1.** Comparison of *Dendropanax globosus*, *D. macrophyllum* and *D. umbellatus*.

	<i>D. globosus</i>	<i>D. macrophyllum</i>	<i>D. umbellatus</i>
Pellucid dots	Absent	?	Present
Floral whorls	(7-) 8-10-merous	6-merous	(6-) 8-9 (-10)-merous
Flowers per umbell	15-60	14-16	(9-) 21-40
Peduncle length (cm)	4-7	1.5-3	2.3-4 or 4.2-9.1
Pedicel length (mm)	6-10	3-6	(12-) 20-30
Fruits (mm)	4-6 × (6-)7	11 × 14-15	(10-) 15-18 × (10-) 17-22

9.6 Guide de terrain « Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla »

Annexe 6

La Esperanza, Bongará, Amazonas - PERÚ 01  
**Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla**

Robin Fernandez-Hilario<sup>1</sup>, Vinciane Fack<sup>2</sup>, Sam Shanee<sup>3</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>2</sup>, Hélène Meunier<sup>4</sup>,  
 Martine Vercauteren<sup>2</sup> & Wilder Chuquitucto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Herbario Forestal MOL, Universidad Nacional Agraria La Molina, PE. <sup>2</sup>Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, BE. <sup>3</sup>Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, PE.  
<sup>4</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, Université de Strasbourg, FR. <sup>5</sup>Comunidad Campesina de Ymbrasbamba, Bongará, PE

Fotos: Vinciane Fack [01-04], Robin Fernandez-Hilario [05-04]  
 © Vinciane Fack [vinciane.fack@gmail.com] & Robin Fernandez-Hilario [rferandez@lamolina.edu.pe]

[fieldguides.feldmuseum.org] version 01 03/2019



01 Bosque "El Toro"  
La Esperanza - BONGARÁ



02 Bosque "El Toro"  
La Esperanza - BONGARÁ



03 *Lagothrix flavicauda*  
ATELIDAE  
"Mono choro cola amarilla"



04 *Lagothrix flavicauda*  
ATELIDAE  
"Mono choro cola amarilla"



05 *Dendropanax* sp. nov.  
ARALIACEAE  
"Palo blanco"



06 *Dendropanax* sp. nov.  
ARALIACEAE  
"Palo blanco"



07 *Dendropanax* sp. nov.  
ARALIACEAE  
"Palo blanco"



08 *Trema micrantha*  
CANNABACEAE  
"Toropate"



09 *Trema micrantha*  
CANNABACEAE  
"Toropate"



10 *Sapium* sp. nov.  
EUPHORBIACEAE  
"Higuerón coco"



11 *Sapium* sp. nov.  
EUPHORBIACEAE  
"Higuerón coco"



12 *Sapium* sp. nov.  
EUPHORBIACEAE  
"Higuerón coco"



13 *Sapium* sp. nov.  
EUPHORBIACEAE  
"Higuerón coco"



14 *Sapium* sp. nov.  
EUPHORBIACEAE  
"Higuerón coco"



# La Esperanza, Bongará, Amazonas - PERÚ

## Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla

02

Robin Fernandez-Hilario<sup>1</sup>, Vinciane Fack<sup>2</sup>, Sam Shane<sup>3</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>2</sup>, Héléne Meunier<sup>4</sup>,  
Martine Vercauteren<sup>2</sup> & Wilder Chuquitcto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Herbario Forestal MOL, Universidad Nacional Agraria La Molina, PE. <sup>2</sup>Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, BE. <sup>3</sup>Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, PE.

<sup>4</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, Université de Strasbourg, FR. <sup>5</sup>Comunidad Campesina de Yambasbamba, Bongará, PE

Fotos: Vinciane Fack [01-04], Robin Fernandez-Hilario [05-04]

© Vinciane Fack (vinciane.fack@gmail.com) & Robin Fernandez-Hilario (rfernandez@lamolina.edu.pe)

(fack@ulb.ac.be)

version 01

03/2019



15 *Alchornea brittonii*  
EUPHORBIACEAE  
"Zapotillo"



16 *Alchornea brittonii*  
EUPHORBIACEAE  
"Zapotillo"



17 *Alchornea brittonii*  
EUPHORBIACEAE  
"Zapotillo"



18 *Nectandra* aff. *maynensis*  
LAURACEAE  
"Roble"



19 *Nectandra* aff. *maynensis*  
LAURACEAE  
"Roble"



20 *Nectandra* aff. *maynensis*  
LAURACEAE  
"Roble"



21 *Nectandra* aff. *maynensis*  
LAURACEAE  
"Roble"



22 *Rhodostemonodaphne*  
*kunthiana*  
LAURACEAE / "Roble"



23 *Rhodostemonodaphne*  
*kunthiana*  
LAURACEAE / "Roble"



24 *Rhodostemonodaphne*  
*kunthiana*  
LAURACEAE / "Roble"



25



26



27



28



29



30 *Magnolia* sp. nov.  
MAGNOLIACEAE  
"Higuerón carachoso"



31



32



33



34



# La Esperanza, Bongará, Amazonas - PERÚ

## Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla

03

Robin Fernandez-Hilario<sup>1</sup>, Vinciane Fack<sup>2</sup>, Sam Shanee<sup>3</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>2</sup>, Hélène Meunier<sup>4</sup>,  
Martine Vercauteren<sup>2</sup> & Wilder Chuquitucto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Herbario Forestal MOL, Universidad Nacional Agraria La Molina, PE. <sup>2</sup>Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, BE. <sup>3</sup>Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, PE.  
<sup>4</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, Université de Strasbourg, FR. <sup>5</sup>Comunidad Campesina de Yambrashamba, Bongará, PE.

Fotos: Vinciane Fack [01-04], Robin Fernandez-Hilario [05-04]

© Vinciane Fack (vinciane.fack@gmail.com) & Robin Fernandez-Hilario (rfernandez@lms.lms.edu.pe)

[flickrimages.flickrmuseum.org]

version 01

03/2019



35 *Miconia punctata*  
MELASTOMATACEAE  
"Juanjil"



36 *Miconia punctata*  
MELASTOMATACEAE  
"Juanjil"



37 *Miconia punctata*  
MELASTOMATACEAE  
"Juanjil"



38 *Ficus americana* subsp.  
*andicola*  
MORACEAE / "Hig. colores"



39 *Ficus americana* subsp.  
*andicola*  
MORACEAE / "Hig. colores"



40 *Ficus americana* subsp.  
*andicola*  
MORACEAE / "Hig. colores"



41 *Ficus americana* subsp.  
*andicola*  
MORACEAE / "Hig. colores"



42 *Ficus cuatrecasiana*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



43 *Ficus cuatrecasiana*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



44 *Ficus cuatrecasiana*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



45 *Ficus cuatrecasiana*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



46 *Ficus loxensis*  
MORACEAE  
"Higuerón cañonazo"



47 *Ficus loxensis*  
MORACEAE  
"Higuerón cañonazo"



48 *Ficus loxensis*  
MORACEAE  
"Higuerón cañonazo"



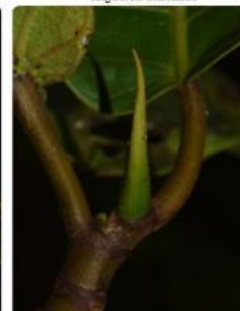
49 *Ficus loxensis*  
MORACEAE  
"Higuerón cañonazo"



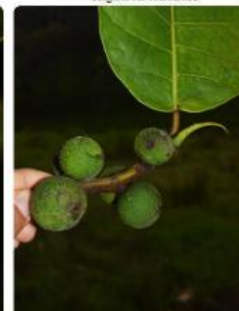
50 *Ficus loxensis*  
MORACEAE  
"Higuerón cañonazo"



51 *Ficus macbride*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



52 *Ficus macbride*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



53 *Ficus macbride*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



54 *Ficus macbride*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



# La Esperanza, Bongará, Amazonas - PERÚ

## Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla 04

Robin Fernandez-Hilario<sup>1</sup>, Vinciane Fack<sup>2</sup>, Sam Shanee<sup>3</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>2</sup>, Hélène Meunier<sup>4</sup>,  
Martine Vercauteren<sup>2</sup> & Wilder Chuquituto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Herbario Forestal MOL, Universidad Nacional Agraria La Molina, PE. <sup>2</sup>Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, BE. <sup>3</sup>Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, PE.  
<sup>4</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, Université de Strasbourg, FR. <sup>5</sup>Comunidad Campesina de Yamborabamba, Bongará, PE

Fotos: Vinciane Fack [01-04], Robin Fernandez-Hilario [05-04]  
© Vinciane Fack [vinciane.fack@gmail.com] & Robin Fernandez-Hilario [rfernandez@lamolina.edu.pe]

[fieldmuseums.org]

version 01

03/2019



55 *Ficus mutisii*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



56 *Ficus mutisii*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



57 *Ficus mutisii*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



58 *Ficus mutisii*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



59 *Ficus mutisii*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



60 *Ficus sp.*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



61 *Ficus sp.*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



62 *Ficus sp.*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



63 *Ficus sp.*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



64 *Ficus sp.*  
MORACEAE  
"Higuerón bolo"



65 *Morus insignis*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



66 *Morus insignis*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



67 *Morus insignis*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



68 *Morus insignis*  
MORACEAE  
"Higuerón colores"



69 *Hieronyma macrocarpa*  
PHYLLANTHACEAE  
"Chupe"



70 *Hieronyma macrocarpa*  
PHYLLANTHACEAE  
"Chupe"



71 *Hieronyma macrocarpa*  
PHYLLANTHACEAE  
"Chupe"



72 *Guettarda hirsuta*  
RUBIACEAE  
"Conchana"



73 *Guettarda hirsuta*  
RUBIACEAE  
"Conchana"



74 *Guettarda hirsuta*  
RUBIACEAE  
"Conchana"

# La Esperanza, Bongará, Amazonas - PERÚ

## Plantas consumidas por el mono choro cola amarilla 05

Robin Fernandez-Hilario<sup>1</sup>, Vinciane Fack<sup>2</sup>, Sam Shanee<sup>3</sup>, Régine Vercauteren Drubbel<sup>1</sup>, Hélène Meunier<sup>4</sup>,  
Martine Vercauteren<sup>2</sup> & Wilder Chuquituto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Herbario Forestal MOL, Universidad Nacional Agraria La Molina, PE. <sup>2</sup>Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, BE. <sup>3</sup>Asociación Neotropical Primate Conservation Peru, PE.  
<sup>4</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Adaptatives, Université de Strasbourg, FR. <sup>5</sup>Comunidad Campesina de Yambirabamba, Bongará, PE

Fotos: Vinciane Fack [01-04], Robin Fernandez-Hilario [05-04]

© Vinciane Fack [vinciane.fack@gmail.com] & Robin Fernandez-Hilario [rfernandez@lamolina.edu.pe]

[fickhuides.fickhuides.com]

version 01

03/2019



75 *Ladenbergia riveroana*  
RUBIACEAE  
"Cascarilla"



76 *Ladenbergia riveroana*  
RUBIACEAE  
"Cascarilla"



77 *Ladenbergia riveroana*  
RUBIACEAE  
"Cascarilla"



78 *Psychotria carthagenensis*  
RUBIACEAE  
"Patinegro"



79 *Psychotria carthagenensis*  
RUBIACEAE  
"Patinegro"



80 *Psychotria carthagenensis*  
RUBIACEAE  
"Patinegro"



81 *Psychotria carthagenensis*  
RUBIACEAE  
"Patinegro"



82 *Pourouma montana*  
URTICACEAE  
"Sangre de grado blanco"



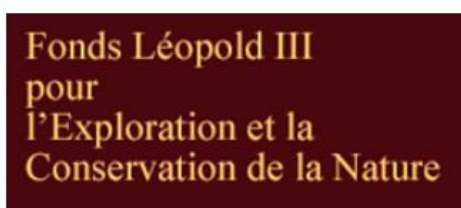
83 *Pourouma montana*  
URTICACEAE  
"Sangre de grado blanco"



84 *Pourouma montana*  
URTICACEAE  
"Sangre de grado blanco"



Investigación financiada por:



## 9.7 Extrait des données météo du 4/09/2017 au 8/09/2017

### Annexe 7

Date	Jour	Heure	T (°C)	Humidité (%)	Pression (hPa)	Pluviométrie (mm)
4.9.17	Lundi	12:00	18,7	78	1011	0
		15:00	20,3	73	1012	1
		18:00	14,4	88	1012	1
		21:00	12,5	90	1010	1
5.9.17	Mardi	00:00	17,5	85	1011	1
		03:00	19,4	78	1014	1
		06:00	24,5	57	1014	1
		09:00	20,9	74	1010	1
		12:00	17,5	84	1010	1
		15:00	20,9	74	1010	1
		18:00	17,5	84	1010	1
		21:00	18,3	79	1013	1
		6.9.17	Mercredi	00:00	14,2	88
03:00	13,2			90	1010	1
06:00	17,8			77	1011	1
09:00	18,6			77	1014	1
12:00	20,2			72	1013	1
15:00	20,3			68	1012	1
18:00	16,3			85	1010	4
21:00	16,9			80	1011	4
7.9.17	Jeudi	00:00	13,6	88	1011	4
		03:00	11,4	90	1009	4
		06:00	20,1	72	1011	4
		09:00	19,5	78	1013	4
		12:00	23	67	1013	4
		15:00	23,7	61	1012	4
		18:00	18,8	83	1009	4
		21:00	20,1	74	1011	4
8.9.17	Vendredi	00:00	15,8	87	1010	4
		03:00	15,1	89	1009	5
		06:00	20,9	71	1010	5
		09:00	20,8	78	1012	5
		12:00	23,8	62	1013	5
		15:00	20,4	73	1010	5
		18:00	23,8	72	1008	5
		21:00	17,4	80	1010	5

---