LES ASSOCIATIONS POLYSPECIFIQUES CHEZ LES CERCOPITHECIDÆ DU GABON

par J.-P. Gautier et A. Gautier-Hion

Attachés de Recherche au C.N.R.S. *

Historique. — La rencontre des Primates en bandes polyspécifiques a été de nombreuses fois signalée, tant chez les singes du Nouveau-Monde que chez ceux de l'Ancien-Monde. En Amérique, l'exemple familier est celui des bandes mixtes de *Cebus capucinus* et d'*Ateles geoffroyi*, signalé par Bernstein (1964b), Eisenberg et Kuehn (1966) et Oppenheimer (1968). Ce dernier auteur note par exemple, que le mâle du groupe d'Atèles récemment réintroduit dans l'île de Barro Colorado, passe une grande partie de sa journée en déplacement avec les capucins. Moynihan toutefois nous a signalé (communication personnelle) qu'en dehors de cet exemple, les associations polyspécifiques sont peu fréquentes chez les singes du Nouveau-Monde.

Pour l'Ancien Monde, les exemples sont plus nombreux. Jay (1965), lors de son travail sur les langurs (*Presbytis entellus*), note à neuf reprises des rhesus mangeant dans le même arbre que les langurs tandis que Simonds (1965) observe par trois fois des langurs (*P. entellus et P. johni*) mélangés avec des macaques bonnets (*M. radiata*). Bernstein (1967) a fait une étude quantitative dans les forêts de Malaisie sur les interactions existant entre six espèces de Primates comprenant deux macaques (*M. nemestrina* et *M. irus*), deux langurs (*P. obscurus* et *P. melalophus*) et un gibbon (*Hylobates lar.*). Ces interactions vont de la simple rencontre de deux bandes d'espèce différente jusqu'au cas extrême d'une organisation sociale intégrée.

En Afrique, Haddow (1952) note l'existence de bandes mixtes durant la journée, comprenant divers Cercopithecidæ en Uganda. En 1957, A.-H. Booth voit des Colobes (*Procolobus verus*) se nourrissant en compagnie de *Cercopithecus campbelli, C. mona* et *C. petaurista.* C. Booth (1962) observe, quoique rarement, une

* Travail effectué à la Mission Biologique au Gabon, RCP n° 26. (Professeur P.-P. Grassé).

bande de *Cercopithecus æthiops* se déplaçant avec des *Cercopithecus mitis*. Gartlan (cité par Aldrich-Blake, 1968) dénombre beaucoup de groupes mixtes au Cameroun (d'espèces non précisées) tandis que Rowell (même citation) donne l'exemple d'un mâle vervet vivant dans une troupe de *Papio anubis*. Cependant, pour Aldrich-Blake, en Uganda (1968), le comportement de ces bandes mixtes se limite généralement à prendre note des cris d'alarme de l'autre espèce, les individus passant à un mètre les uns des autres, sans interaction.

Un autre type de groupement est signalé par Chalmers (1968), en Uganda, groupements composés de *Cercocebus albigena, Cercopithecus mitis* et *Colobus badius*. Sabater Pi et Jones (1967 et 1968), au Rio Muni, signalent l'existence de multiples types d'associations entre *Cercocebus albigena, Cercocebus torquatus, Cercopithecus cephus, Cercopithecus mona nigripes, Cercopithecus mona grayi, Cercopithecus nictitans, Cercopithecus neglectus, Colobus satanas* et *Miopithecus talapoin*. Parmi ces associations, certaines sont notées comme fréquentes : c'est le cas de l'association de *C. nictitans* avec *C. cephus* tandis que d'autres sont qualifiées d'occasionnelles, telles les diverses associations avec le talapoin.

En dehors du travail de Bernstein (déjà cité) dans les forêts de Malaisie, il n'existe pas, à notre connaissance, d'étude quantifiée de la fréquence de ces associations diverses mais ce phénomène attire de plus en plus l'attention des Primatologistes, du fait des problèmes génétiques aussi bien qu'écologiques qu'il soulève. De plus, les termes d' « associations » ou de « bandes mixtes » semblent avoir été employés dans des sens différents. Il est, en effet, important de ne pas mettre sur le même plan, par exemple, le cas de deux bandes de singes d'espèces différentes qui se croisent au hasard de leurs périgrinations (même si les individus répondent à leurs cris d'alarme réciproque) de celui d'un cas d'intégration sociale complète, comme celle d'une famille de gibbon, cité par Bernstein (1967), qui vivait au milieu d'une troupe de langurs, mangeant, se déplaçant et se reposant avec elle.

Aussi, avons-nous cru bon d'envisager successivement deux problèmes. Les rencontres de bandes mixtes observées sont-elles supérieures à ce qu'on pourrait attendre du hasard, en tenant compte évidemment de l'abondance relative propre à chaque espèce ? En second lieu, quelle est la nature des associations ? S'agit-il simplement d'une rencontre de bandes, d'une juxtaposition ou d'une intégration sociale polyspécifique ? Quelle est d'autre part la durée de ces associations ? Nous n'apporterons pas de réponses définitives à chacune de ces questions, mais les faits acquis suggèrent quelques interprétations. Une étude comparée du répertoire postural et vocal est en cours sur nos espèces

gabonnaises ou sur celles des régions voisines (Gautier au Gabon, Struhsaker et Gartlan au Cameroun) ; elle devrait permettre d'éclairer le grand problème soulevé par l'existence de ces bandes polyspécifiques, à savoir celui de l'isolement reproducteur. Si ces espèces différentes vivent ensemble une grande partie du temps, quels sont les éléments différentiels qui interviennent pour éviter la formation d'hybrides ? Il est en effet frappant de constater que les Cercopithecidæ se croisent assez fréquemment dans les jardins zoologiques et que cette hybridation est quasi inexistante dans la nature (sauf un exemple probable, pour les Cercopithèques africains, cité par Aldrich-Blake (1968), d'un hybride fertile de *Cercopithecus ascanius* et de *Cercopithecus mitis*).

Espèces observées. — Les Cercopithecidæ dont il est question dans ce travail, sont ceux du bassin de l'Ogooué-Ivindo (N.-E. du Gabon). Il s'agit de :

1 — *Miopithecus talapoin,* Talapoin ou singe des palétuviers
2 — *Cercopithecus mona grayi,* Mone de Gray
3 — *Cercopithecus cephus cephus,* Moustac
4 — *Cercopithecus nictitans nictitans,* Pain à cacheter
5 — *Cercopithecus neglectus,* Singe de Brazza
6 — *Cercocebus albigena albigena,* Mangabey à gorge blanche
7 — *Cercocebus galeritus,* Cercocèbe agile
8 — *Colobus polykomos abyssinicus.* Colobe magistrat.

Les données obtenues sur *Colobus abyssinicus* ne sont notées qu'à titre de référence. Ce singe, vivant principalement en grande forêt, se tenant à l'écart des zones habitées, est difficile à voir ; il n'est bien souvent repéré que par ses cris puissants dont l'écho se propage loin dans la forêt ; il n'est pas sûr qu'il soit rare dans notre région mais il y possède une répartition très inégale.

Il faut faire une mention spéciale pour le Cercocèbe agile. Malbrant et Maclatchy (1949) lui donnent une répartition s'étendant sur tout le Haut-Ivindo ; il semble cependant absent de la région Ouest de Makokou ; nous nous trouvons là sans doute à l'extrême limite de sa répartition. En effet, il est présent dans la région de Mékambo (obtenu un spécimen), sur la Djouah (spécimen tué par un chasseur), sur la Ndjaddié (observations personnelles) et il descendrait le long de la Liboumba jusqu'aux environs de Makokou. Il serait donc cantonné sur les affluents de la rive gauche de l'Ivindo. Deux chasseurs expérimentés nous ont cependant dit l'avoir tué sur la Ouah (rive droite) mais ces données n'ont pas été confirmées. Si tel était le cas, il faudrait en déduire une préférence écologique de ce singe pour les petites rivières puisqu'il est absent des rives mêmes de l'Ivindo (fig. 1).

Localités d'étude. — Notre travail a été effectué dans quatre régions de l'Ogooué-Ivindo, différentes d'un point de vue écologique (fig. 1)

a) LA RÉGION DE BELINGA. — C'est exclusivement une région de grande forêt primaire, au sous-bois relativement clair, située à environ 800 m. d'altitude. On n'y trouve ni plantations, ni forêt secondaire ; c'est une zone peu chassée. Les espèces représentées sont: *Cercopithecus mona, Cercopithecus cephus, Cercopithecus*

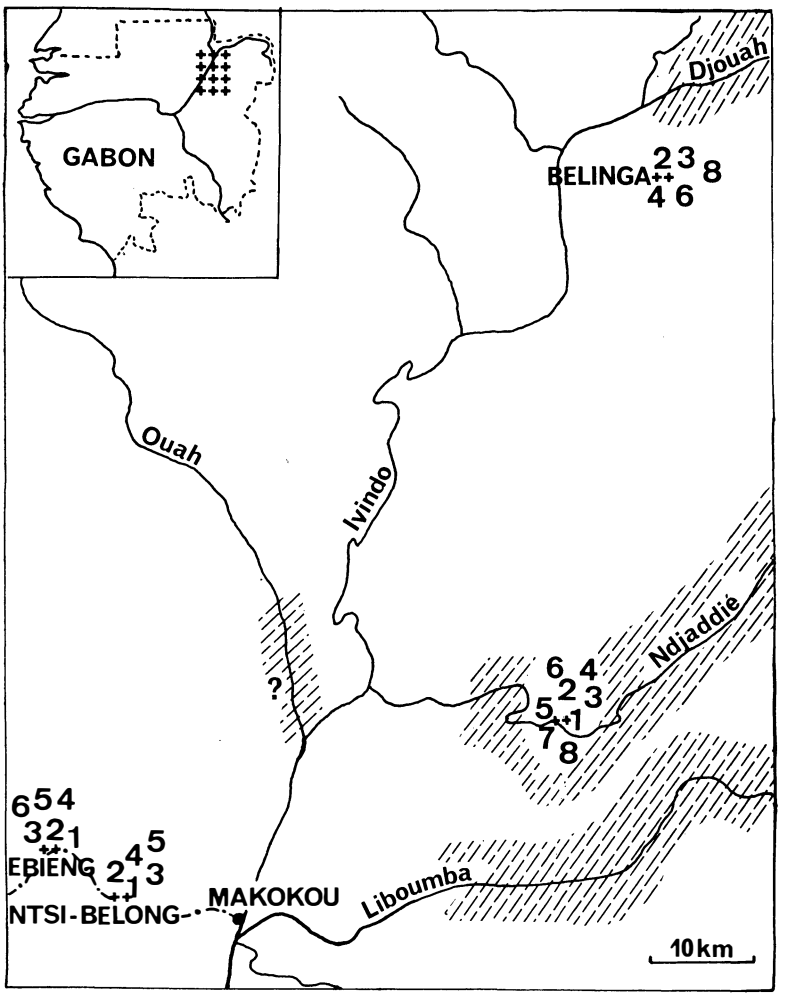


Fig. 1. — Carte du bassin de l'Ivindo, situant les diverses localités d'étude et les espèces (1 à 8) représentées dans chacune d'elles (cf. texte, page 166). En hachuré, les zones habitées par *Cercocebus galeritus*.

nictitans, Cercocebus albigena. Nous n'y avons vu qu'une fois un *Colobus polykomos.*

b) LA RÉGION DE LA NDJADDIÉ. — La partie étudiée est également inhabitée. La forêt est dans l'ensemble haute, à sous-bois exceptionnellement clair, à sol périodiquement inondé. Au bord des petits marigots qui la sillonnent, on trouve des couloirs de végétation plus touffue et basse. La chasse est limitée autour des campements de pêche qui sont surtout nombreux en saisons sèches.

Nous y avons rencontré : *Miopithecus talapoin, Cercopithecus mona, C. cephus,* et *C. nictitans, Cercocebus albigena* et *C. galeritus, Colobus polykomos.*

c) LA RÉGION DE NTSI-BELONG. — (11 km de Makokou). Cette zone a été particulièrement choisie pour l'étude écologique du Talapoin et a été décrite précédemment (Gautier-Hion, 1966). Elle est centrée autour d'un village et traversée par une petite rivière. C'est une zone très dégradée et composite ; on y trouve de la forêt primitive inondée à *Macrolobium*, généralement inextricable et basse, des lambeaux de forêt plus haute, de la forêt secondaire de divers stades et des zones cultivées. Cette région a été et est encore extrêmement chassée et la faune des singes y est singulièrement décimée (sauf pour le Talapoin). Les espèces représentées sont : *Miopithecus talapoin, Cercopithecus mona, C. cephus* et *C. nictitans.* Nous y avons entendu une fois un *Cercopithecus neglectus* mais jamais vu de *Cercocebus albigena.*

d) LA RÉGION D'EBIENG. — (18 km de Makokou). Située également auprès d'un village, on y retrouve les mêmes biotopes qu'à Ntsi-Belong avec cependant une zone plus importante de forêt inondée formant la vallée d'un marigot assez large : le Niabaghle. Les espèces représentées sont les mêmes que ci-dessus : le Singe de Brazza, sans être abondant est présent ainsi que le Mangabey.

Les différentes espèces citées n'étant pas également réparties dans ces quatres zones, et les milieux étant différents, nous traiterons séparément des résultats quantitatifs obtenus dans chacune d'entre elles. Il s'en dégagera des conclusions générales sur les biotopes préférentiels de chaque espèce.

Techniques d'étude. — Elles ont légèrement différé suivant les régions. A Ntsi-Belong, le but premier était l'étude du Talapoin et nous nous trouvions sur un domaine connu d'une bande de cette espèce. La zone observée avait une superficie de 4 km² ; à Ebieng, 7 km² ont été parcourus. Dans les deux cas, les voies principales d'accès étaient les rivières ; les bandes de singes, une fois repérées, étaient identifiées et suivies le plus longtemps possible. A Belinga, la voie d'accès était une route de crête, parcourue à pied et permettant un bon repérage des bandes sur les deux flancs de la montagne ; celles-ci étaient alors suivies. La surface d'étude fut de $\pm$ 5 km². A la Ndjaddié, la pirogue à pagaie, lente et silencieuse, nous permettait de repérer les bandes à l'aube, souvent aux cris ; elles étaient ensuite poursuivies à pied, pour identification.

Dans tous les cas, la localisation d'un dortoir le soir était systématiquement exploitée le lendemain matin, permettant ainsi un repérage certain juste avant le réveil des animaux. Dans de très nombreux cas, nous avons simplement pu entendre les singes. Si le repérage et l'identification n'ont pas été possibles, nous

n'avons pas fait état des résultats. En effet, le pain à cacheter, par exemple, a un cri de puissance bien supérieure à celui du moustac ; il est possible que, bien qu'identifié seul à l'oreille, il soit accompagné de cette autre espèce.

Sur la base des rencontres, nous avons déduit :

a) *l'abondance relative des espèces ;*

b) *les divers types de rencontres observés :* individus solitaires, troupes mono et polyspécifiques. Chaque bande mono ou polyspécifique était comptée à chaque rencontre, sauf si nous ne l'avions pas perdue de vue ou si une bande repérée le soir était suivie dès le lendemain et qu'aucun changement n'était intervenu dans sa composition.

c) *la tendance spécifique absolue à l'association,* dont la valeur significative nous est donnée par un test statistique du type χ^2, tenant compte des nombres de rencontres où l'espèce est trouvée seule et en bande mixte, sans considérer les types d'association.

d) *l'affinité entre les diverses espèces.* Partant des données d'observation, on peut, selon la formule de Southwood (1966) dérivée du travail de Fager (1957), définir, pour chaque couple d'espèce, un indice d'affinité variant de 0 (pour une affinité nulle) à 1 (pour une affinité maximale).

$$I_{AB} = \frac{2J}{n_A + n_B}$$

où J = nombre de rencontres des espèces A et B associées
n_A = nombre de rencontres de l'espèce A
n_B = nombre de rencontres de l'espèce B.

Cet indice nous donne une mesure de la fréquence avec laquelle deux espèces sont rencontrées ensemble. La méthode de Fager (1957) nous permet de connaître les valeurs minimales de J qui sont significatives au seuil de probabilité de 5 %, selon une table donnée par l'auteur pour des valeurs de $n_B/n_A < 2$. Pour les autres valeurs, on utilise la formule suivante :

$$t = \left[\frac{(n_A + n_B)\,(2J - 1)}{2\,n_A\,n_B} - 1\right]\left[\sqrt{n_A + n_B - 1}\right]$$

où la valeur significative minimale de t est de 1,645 ($p = 0{,}05$).

STRUCTURE DES BANDES POLYSPECIFIQUES

I. *Résultats quantitatifs suivant les régions.* — Pour chacune des quatre zones étudiées, après avoir calculé l'abondance relative de chaque espèce, nous verrons quels sont les divers types de ren-

contres observés et ce qu'on peut en déduire sur la tendance à l'association des différentes espèces et sur l'affinité existant entre elles.

A — Belinga.

Abondance relative des espèces. — En 44 rencontres, les quatre espèces ont été trouvées 90 fois (tableau I). Les trois espèces du genre *Cercopithecus* sont environ quatre fois plus abondantes que le *Cercocebus albigena*.

Tableau I

Belinga ; abondance relative des espèces.

ESPECES	Nbre de rencontres	Abondance relative en pourcentage
C. nictitans	33	37
C. cephus	26	29
C. mona	23	25
C. albigena	8	9
Total	90	100

Divers types de rencontres. — Le tableau II résume les données numériques recueillies en 1967 et 1968. Dans 66 % des rencontres, nous nous trouvons en présence de bandes polyspécifiques, soit composées de deux espèces (28 %), soit de trois espèces (38 %).

Tableau II

Belinga ; caractéristiques des rencontres de Cercopithecidæ.

Types de rencontres	Espèces composantes	Nbre de rencon.	% des types de rencontres	
Solitaire	*C. mona*	1	2,3	
	C. albigena	1	2,3	
Monospécifique	*C. nictitans*	5	11,5	34
	C. mona	4	9,2	
	C. cephus	3	6,4	
	C. albigena	1	2,3	
Bispécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* ..	9	20,4	
	C. nictitans + *C. mona* ...	2	4,57	
	C. mona + *C. albigena*	1	2,3	
Trispécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona*	12	27,3	66
	C. nictitans + *C. mona* + *C. albigena*	3	6,3	
	C. nictitans + *C. cephus* + *C. albigena*	2	4,57	

Tendance spécifique à l'association. — Si l'on considère les espèces prises une par une, on peut comparer (tableau III) les tendances à l'association manifestées par chacune d'entre elles. En supposant que l'on ait autant de chances de rencontrer des bandes associées que des bandes monospécifiques, on peut calculer la signification de cette tendance à l'association. En dehors du *C. albigena,* pour lequel les données sont insuffisantes, on s'aperçoit que les valeurs obtenues sont hautement significatives, traduisant un haut degré de tendance à la formation de bandes polyspécifiques.

TABLEAU III

BELINGA ; TENDANCE SPÉCIFIQUE A L'ASSOCIATION.

ESPECES	R_p	R_m	T_a	χ^2
C. nictitans	28	5	0,85	16 S
C. cephus	23	3	0,9	15,4 S
C. mona	18	5	0,8	7,4 S
C. albigena	6	2	0,75	— ?

R_p = nombre de rencontres polyspécifiques.
R_m = nombre de rencontres monospécifiques.

$$T_a = \frac{R_p}{R_p + R_m} = \text{tendance à l'association.}$$

χ^2 0,05 = 3,84.

Affinité entre les espèces. — Tous les types de rencontres possibles si l'on associe au hasard les quatre espèces présentes ne sont pas réalisés. Sur six possibilités de rencontres bispécifiques, trois s'observent dans la nature et sur quatre types possibles de rencontres trispécifiques, trois seulement ont été notés. D'autre part, certains types d'association (comme l'association *C. nictitans* + *C. cephus* et *C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona*) sont fréquents. Il doit donc exister un lien préférentiel entre certaines espèces. En testant les espèces deux par deux, on obtient pour chaque couple d'espèce, selon la formule de Southwood, un indice d'affinité I (tableau 4). Pour les six couples ainsi testés, on a une échelle de valeur de la fréquence avec laquelle deux espèces sont rencontrées ensemble. Le test de signification de Fager (tableau IV) permet de dire que seule l'affinité entre *C. nictitans* et *C. cephus* est significative, c'est-à-dire que, bien que toutes les espèces manifestent une tendance à l'association, seuls le Pain à cacheter et le Moustac font preuve d'une discrimination spécifique réellement significative pour la formation de leurs associations.

TABLEAU IV

BELINGA ; AFFINITÉ ENTRE LES ESPÈCES.

ESPECES	Rs	Jo	I	Tests de signification		
				Jp	t	Résult.
C. nictitans .... *C. cephus*	33 26	23	0,78	19	+ **4,2**	S.
C. nictitans .... *C. mona*	33 23	17	0,6	17,5	+ 1,63	NS.
C. cephus ..... *C. mona*	26 23	12	0,5	16	— 0,4	NS.
C. nictitans .... *C. albigena*	33 8	5	0,24	—	— 1,86	NS.
C. mona ..... *C. albigena*	23 8	4	0,26	—	— 2,7	NS.
C. cephus ..... *C. albigena*	26 8	2	0,1	—	— 4,2	NS.

R_s. : nombre total des rencontres de l'espèce envisagée.
J_o. : nombre de rencontres associées.
J_o. : valeur minimale de J_p, pour que l'affinité soit significative.
t : écart réduit de J (avec correction de Yates).
Valeur minimale de t = 1,645 p. 0,05.

L'affinité *C. nictitans* + *C. mona* a une valeur proche de la signification, ce qui n'est pas le cas du couple *C. cephus* + *C. mona*. Il apparait donc que, dans l'association trispécifique fréquente *C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona*, ces deux dernières espèces s'associent autour du *C. nictitans*, sans montrer d'affinité particulière entre elles.

B — NDJADDIÉ.

Abondance relative des espèces. — Les huit espèces ont été dénombrées 24 fois en 14 rencontres (tableau V). Les pourcentages relatifs à *C. nictitans*, *C. cephus*, *C. mona* sont voisins de ceux de Belinga. *C. neglectus* est avec *C. nictitans* le singe le mieux représenté. *C. galeritus*, bien qu'entendu de nombreuses fois et particulièrement recherché n'a été vu qu'à deux reprises.

TABLEAU V

NDJADDIÉ ; ABONDANCE RELATIVE DES ESPÈCES.

ESPECES	Nbre de rencontres	Abondance relative en pourcentage
M. talapoin	1	4,17
C. nictitans	6	25
C. cephus	3	12,5
C. mona	2	8,33
C. neglectus	5	20,84
C. albigena	2	8,33
C. galeritus	2	8,33
C. polykomos	3	12,5
Total	24	100

Divers types de rencontres. — Le tableau VI résume les données obtenues. Dans 35,7 % des cas, nous observons des bandes mixtes (contre 66 % à Belinga). Ce faible pourcentage semble dû à l'abondance du *C. neglectus*, espèce qui, dans notre région, ne se mêle pas aux autres. Notons l'existence d'un grand rassemblement composé de cinq espèces différentes.

TABLEAU VI

NDJADDIÉ ; CARACTÉRISTIQUES DES RENCONTRES DE CERCOPITHECIDÆ.

Types de rencontres	Espèces composantes	Nbre de rencon.	% des types de rencontres	
Monospécifique	*M. talapoin*	1	7,14	64,3
	C. nictitans	1	7,14	
	C. neglectus	5	35,14	
	C. polykomos	2	14,3	
Bispécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* ..	2	14,3	35,7
Trispécifique	*C. nictitans* + *C. mona* + *C. albigena*	1	7,14	
	C. nictitans + *C. polykomos* + *C. galeritus*		7,14	
Pentaspécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona* + *C. albigena* + *C. galeritus*	1	7,14	

Tendance spécifique à l'association. — Les données obtenues sont insuffisantes ; malgré celà les pourcentages sont comparables à ceux de Belinga. Le calcul de la tendance à l'association pour *C. nictitans* donne une valeur de 0,82 (Belinga : 0,85). Pour *C. neglectus,* la tendance est nulle.

Affinité entre les espèces. — Seuls ont été testés les couples *C. nictitans* + *C. cephus ; C. nictitans* + *C. mona* et *C. cephus* + *C. mona.* Les indices d'affinité (tableau VII) bien qu'inférieurs, ont une échelle de valeur tout à fait comparable à celle de Belinga à savoir une affinité maximale entre *C. nictitans* + *C. cephus.* Aucune de ces affinités, cependant, n'est significative.

TABLEAU VII

NDJADDIÉ ; AFFINITÉ ENTRE LES ESPÈCES.

(Même légende que le tableau IV)

ESPECES	Rs	Jo	I	Tests de signification		
				Jp	t	Résult.
C. nictitans ... *C. cephus*	6 3	3	0,6	—	+ 0,7	NS p = 0,05
C. nictitans ... *C. mona*	6 2	2	0,5	—	0	NS
C. cephus ..... *C. mona*	3 2	1	0,4	—	— 1,08	NS

C — NTSI-BELONG.

Abondance relative des espèces. — La zone étudiée constituant le domaine vital (home range) d'une bande de talapoins, la densité relative de ceux-ci est forcément très importante (tableau VIII). Elle n'exclut pas cependant la présence des autres espèces ; c'est une autre raison qui explique la diminution de l'abondance du *C. nictitans* et la disparition du *Cercocebus albigena* que l'on trouve très près de là. Cela est dû, comme nous le verrons plus loin, à la pression de chasse.

Tableau VIII

Ntsi-Belong ; abondance relative des espèces.

ESPECES	Nbre de rencontres	Abondance relative en pourcentage
M. talapoin	43	59,7
C. nictitans	3	4,16
C. cephus	17	23,6
C. mona	8	11,15
C. neglectus	1	1,39
Total	72	100

Divers types de rencontres. — Le tableau IX met en évidence les divers types de rencontres effectuées. 54 % des bandes rencontrées sont monospécifiques ; parmi celles-ci, 88 % sont des troupes de talapoins. Dans la majorité des cas où *C. cephus* et *C. mona* empiètent sur le domaine des talapoins, ils s'associent à ces derniers.

Tableau IX

Ntsi-Belong; caractéristiques des rencontres de Cercopithecidæ

Types de rencontres	Espèces composantes	Nbre de rencon.	% des types de rencontres	
Monospécifique	*M. talapoin*	22	47,5	54
	C. cephus	0	0	
	C. mona	1	2,2	
	C. nictitans	1	2,2	
	C. neglectus	1	2,2	
Bispécifique	*M. talapoin* + *C. cephus* ..	12	26,1	46
	M. talapoin + *C. mona* ...	2	4,4	
	M. talapoin + *C. nictitans* .	2	4,4	
Trispécifique	*M. talapoin* + *C. cephus* + *C. mona*	5	11	

Tendance spécifique à l'association. — C'est à nouveau *C. cephus* qui fait preuve de la plus grande tendance à l'association suivi de *C. mona* alors que *M. talapoin* montre une tendance assez faible, et non significative (talbeau X).

TABLEAU X

NTSI-BELONG ; TENDANCE SPÉCIFIQUE A L'ASSOCIATION.
(Même légende que le tableau III)

ESPECES	R_p	R_m	T_a	χ^2
C. nictitans	2	1	0,66	— ?
C. cephus	17	0	1	17 S
C. mona	7	1	0,82	— ?
M. talapoin	21	22	0,49	0,02 NS

Affinité entre les espèces. — Seule l'affinité entre *M. talapoin* et *C. cephus* est significative (tableau XI). Ici, de même qu'à Belinga, aucun lien préférentiel n'est mis en évidence entre *C. mona* et *C. cephus*, lesquels, dans les groupements trispécifiques *M. talapoin* + *C. cephus* + *C. mona* se réunissent sans doute autour du Talapoin.

TABLEAU XI

NTSI-BELONG ; AFFINITÉ ENTRE LES ESPÈCES.
(Même légende que le tableau IV)

ESPECES	R_s	J_o	I	Tests de signification		
				J_p	t	Résult.
M. talapoin	43	17	0,68	—	+ 2,69	S
C. cephus	17					p = 0,05
M. talapoin	43	7	0,27	—	— 0,318	NS.
C. mona	8					
C. cephus	17	1	0,08	—	— 0,843	NS.
C. mona	8					

D — EBIENG.

Abondance relative des espèces. — En 42 rencontres, les six espèces ont été vues 67 fois (tableau XII). Ici nous trouvons le Mangabey et nous observons une augmentation de l'abondance relative du Pain à cacheter. Ebieng étant une zone plus éloignée de Makokou que Ntsi-Belong, on observe une diminution de la pression de chasse. D'autre part, notre étude n'étant pas « centrée »

sur le Talapoin, nous avons exploré des zones plus éloignées des villages et par conséquent moins dégradées.

TABLEAU XII

EBIENG ; ABONDANCE RELATIVE DES ESPÈCES.

ESPECES	Nbre de rencontres	Abondance relative en pourcentage
M. talapoin	13	19,5
C. nictitans	18	27
C. cephus	13	19,5
C. mona	17	25
C. neglectus	1	1,5
C. albigena	5	7,5
Total	67	100

Divers types de rencontres. — Quatre types de rencontres ont été observés ; le tableau XIII en donne la composition et le nombre. La proportion des bandes mixtes atteint 37,8 % des cas, dont 14,1 % avec le talapoin.

TABLEAU XIII

EBIENG ; CARACTÉRISTIQUES DES RENCONTRES DE CERCOPITHECIDÆ.

Types de rencontres	Espèces composantes	Nbre de rencon	% des types de rencontres	
Monospécifique	*M. talapoin*	7	16,8	62,2
	C. nictitans	7	16,8	
	C. cephus	4	9,6	
	C. mona	6	14,4	
	C. albigena	1	2,3	
	C. neglectus	1	2,3	
Bispécifique	*M. talapoin* + *C. cephus* ..	2	4,7	37,8
	M. talapoin + *C. mona* ...	2	4,7	
	M. talapoin + *C. nictitans* .	2	4,7	
	C. nictitans + *C. cephus* ..	1	2,3	
	C. nictitans + *C. mona* ...	2	4,7	
	C. mona + *C. albigena*	1	2,3	
Trispécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona*	3	7,32	
Quadrispécifique	*C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona* + *C. albigena* ..	3	7,32	

Tendance spécifique à l'association. — *C. cephus* est à nouveau le singe qui s'associe le plus, suivi de *C. mona* et *C. nictitans* (tableau XIV). De même qu'à Ntsi-Belong (T_a = 0,49) *M. talapoin* est l'espèce qui a le moins tendance à s'associer (T_a = 0,46). Aucune des valeurs obtenues à Ebieng n'est significativement différente d'une distribution moyenne où les troupes polyspécifiques se rencontreraient aussi souvent que les monospécifiques.

TABLEAU XIV

EBIENG ; TENDANCE SPÉCIFIQUE A L'ASSOCIATION.
(Même légende que le tableau III)

ESPECES	R_p	R_m	T_a	χ^2
M. talapoin	6	7	0,46	0,08 NS
C. nictitans	11	7	0,61	0,9 NS
C. cephus	9	4	0,7	2 NS
C. mona	11	6	0,65	1,5 NS
C. albigena	4	1	0,8	— ?

Affinité entre les espèces. — L'indice d'affinité entre les trois couples d'espèces de *C. nictitans* + *C. cephus* + *C. mona* suit la même échelle de valeur que dans les trois zones précédemment étudiées. Mais on ne retrouve de lien préférentiel significatif entre aucune de ces espèces (tableau XV).

TABLEAU XV

EBIENG ; AFFINITÉ ENTRE LES ESPÈCES.
(Même légende que le tableau IV)

ESPECES	R_s	J_o	I	Tests de signification		
				J_p	t	Résult.
C. nictitans	18	7	0,45	11	— 0,8	NS.
C. cephus	13					
C. nictitans	18	8	0,46	12	— 0,8	NS.
C. mona	17					
C. cephus	13	6	0,4	10,6	— 1,4	NS.
C. mona	17					

II. *Taille des bandes.* — Les dénombrements complets sont difficiles à obtenir. Dans toutes les régions étudiées, nous avons à faire à des animaux qui craignent l'homme et ne se laissent pas aisément approcher ; suivre une bande équivaut souvent à la poursuivre. Ceci est particulièrement vrai pour les Cercopithèques (talapoins exclus) des régions très chassées. Dans la zone de Belinga, les animaux sont moins craintifs; malgré cela, il est difficile d'obtenir un comptage complet d'une bande de singes dispersés dans des arbres souvent hauts et sur un front atteignant plusieurs dizaines de mètres. En ce qui concerne les talapoins, le problème est différent ; ils colonisent un milieu touffu et dense, ils sont nombreux et petits, de teinte verdâtre ; même s'ils ne fuient pas loin de l'homme, il suffit qu'ils s'en éloignent d'une dizaine de mètres pour que l'on n'en aperçoive plus un seul. Nous n'avons tenu compte, dans le tableau XVI, que des dénombrements les plus précis.

TABLEAU XVI

TAILLE DES BANDES DE CERCOPITHECIDÆ AU N.-E. DU GABON

Localités	Bandes monospécifiques						Bandes polyspécifiques
	M. talapoin	*C. nictitans*	*C. cephus*	*C. mona*	*C. neglectus*	*C. albigena*	
Belinga	—	20	—	—	—	—	—
	—	19	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	9	—
	—	—	14	—	—	—	—
	—	—	9	—	—	—	—
	—	—	7	—	—	—	—
	—	15	12	12	—	—	39
Ndjaddié	—	—	—	—	5	—	—
	—	—	—	—	3	—	—
Ntsi-Belong	150	—	7	—	—	—	157
Ebieng	+ 60	—	—	—	—	—	—
	—	—	5	—	—	—	—
	—	—	—	11	—	—	—

Le Talapoin se différencie des autres espèces par la taille de ses groupements qui sont toutefois plus faibles dans les zones

inhabitées par l'homme (Gautier-Hion, en prép.). *C. neglectus* semble vivre en famille ; nous avons observé pendant plusieurs jours, un groupe composé d'un mâle, d'une femelle et de son jeune de l'année. Par trois fois, nous avons repéré la nuit des singes de Brazza dormant au bord de l'eau : il s'agissait à chaque fois d'individus isolés. Ce singe craintif, peu social même en captivité, paraît avoir une biologie tout à fait particulière. Des solitaires ont également été observés dans la journée pour *C. nictitans* (un mâle adulte revu pendant un mois), *Cercocebus albigena* (une observation), *Cercopithecus mona* (une observation) et *M. talapoin* (plusieurs observations, toutes de mâles adultes).

La taille moyenne des bandes de mones et de moustacs est d'environ 10 individus, sauf en ce qui concerne les moustacs des zones chassées, tandis que celle des pains à cacheter est de 18. L'association entre ces deux ou trois espèces fait doubler ou tripler l'effectif du groupe ; il n'en est pas de même dans les associations avec le Talapoin où l'adjonction d'une dizaine de mones par exemple n'apporte évidemment pas grand changement à la taille de la bande.

Discussion. — La figure 2 nous montre l'abondance des espèces dans chaque région étudiée. Le Pain à cacheter est le singe le plus commun, suivi du Moustac et de la Mone. Dans les zones très dégradées, il tend cependant à disparaître alors que le Talapoin y prend une grande importance ; le Mangabey fait de même et nous ne le trouvons plus à Ntsi-Belong alors qu'il existe encore à quelques kilomètres de là. Cette tendance se manifeste d'autant plus que l'on se rapproche de Makokou, seule concentration humaine importante de la région ayant entraîné une profonde dégradation du milieu.

C'est dans la forêt primaire de Belinga, milieu homogène où l'intervention humaine peut être considérée comme nulle d'un point de vue botanique (Hallé, Le Thomas, Gazel, 1967) et réduite d'un point de vue zoologique que nous trouvons le plus grand nombre de bandes polyspécifiques (66 % des cas). Dans celle de la Ndjaddié, d'autres études sont nécessaires pour pouvoir établir des comparaisons mais nous avons vu que le pourcentage réduit des associations provient de la présence du Singe de Brazza ; si l'on exclut cette espèce, le pourcentage d'association passe de 35,7 % à 55,65 %. Il atteint même 80 % si l'on ne tient compte que des quatre espèces présentes à Belinga.

A Ntsi-Belong et à Ebieng, le problème est différent. Dans le premier cas, nos observations ont été faites dans un rayon de deux kilomètres autour du village ; dans cette zone, le Pain à cacheter, la Mone et le Moustac ont toujours été vus associés aux talapoins ; quant aux troupes monospécifiques (excepté pour le Talapoin), elles ont été observées dans un zone située à plus de

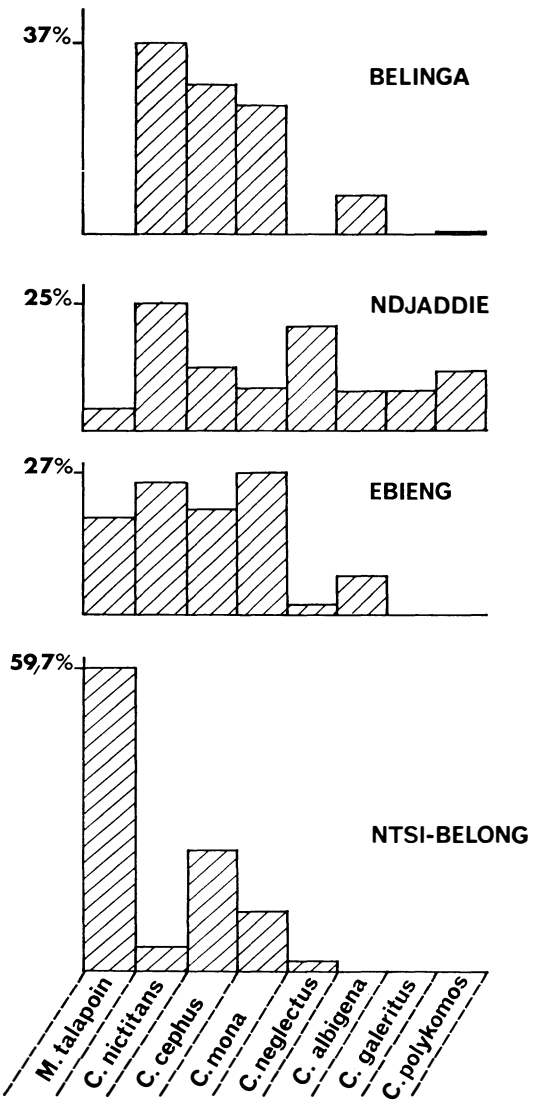


Fig. 2. — Abondance respective des diverses espèces dans les quatre localités d'étude.

deux kilomètres du village. A Ebieng, les observations ont été poussées à sept kilomètres de l'agglomération ; elles montrent que:

— les troupes bispécifiques associant le Talapoin à un autre Cercopithèque se rencontrent dans une zone allant de 200 à 1 500 m du village ;

— les troupes monospécifiques (sauf une) de *C. nictitans, C. cephus, C. mona* et *C. albigena* s'observent dans un rayon de 1 à 7 km ;

— les groupes mixtes réunissant deux, trois ou quatre espèces ne se rencontrent qu'à 4 km et plus du village (sauf une exception dont nous reparlerons), c'est-à-dire dans une zone moins dégradée et moins chassée.

Toutes les espèces ne présentent pas la même tendance à l'association ; cela apparaît clairement si l'on additionne les données obtenues dans nos quatre zones d'étude (tableau XVII). *C. cephus, C. nictitans, C. mona* et *Cercocebus albigena* montrent

TABLEAU XVII

CLASSIFICATION DES ESPÈCES PAR TENDANCE DÉCROISSANTE A L'ASSOCIATION, POUR LES QUATRE LOCALITÉS D'ÉTUDE.

(Même légende que le tableau III)

ESPECES	*C. cephus*	*C. albigena*	*C. nictitans*	*C. mona*	*M. talapoin*	*C. neglectus*
R_p	52	12	46	38	27	0
Rm	7	3	14	12	30	5
Ta	*0,88*	*0,8*	*0,76*	*0,76*	*0,47*	*0*
χ^2 0,05	S	S	S	S	NS	

tous une forte tendance à l'association, bien supérieure à ce qu'on pourrait attendre du hasard. On ne relève pas de différence significative entre chacune de ces espèces. *M. talapoin,* qui se rencontre aussi souvent seul qu'associé, ne présente pas de tendance à l'association interspécifique de valeur significative et les résultats obtenus sont statistiquement très différents de ceux des genres *Cercopithecus* et *Cercocebus.*

C. neglectus ne montre apparemment aucune affinité pour

l'association interspécifique, cependant nos données sont insuffisantes pour l'affirmer définitivement.

HABITATS PREFERENTIELS DES DIFFERENTES ESPECES

1) *Belinga.* — Le milieu y est homogène : une forêt de grands arbres atteignant 40 à 50 m avec un sous-bois assez clair. Les déplacements orientés des singes se font généralement au sommet des arbres, en utilisant les branches maîtresses. Durant ces déplacements, toute la bande est concentrée à une même hauteur. Il en va différemment lorsque l'on surprend une troupe en déplacement alimentaire lent ; l'étagement va alors de 5 m jusqu'à la cîme des arbres. Ce sont principalement les animaux de taille moyenne (juvéniles et sub-adultes) que l'on observe aux plus faibles hauteurs ; les gros adultes se trouvent sur les grands arbres, souvent sur des branches dégagées. Ceci est vraisemblablement en liaison avec leur rôle de « guetteurs » mais aussi avec leur poids qui leur rend plus difficile la circulation en végétation basse. Le Mangabey a été observé une fois à six mètres de hauteur ; dans tous les autres cas, il a été vu dans la voûte. *C. nictitans, C. mona* et *C. cephus* ont tous été observés au sol, soit pour manger des fruits d'*Aframomum,* soit pour traverser une piste ; cela semble toutefois assez peu fréquent. Aucune réelle stratification n'a été mise en évidence entre l'habitat de *C. nictitans, C. cephus* et *C. mona.* Ces trois espèces, de même que *Cercocebus albigena,* établissent leur dortoir dans les grands arbres à des hauteurs supérieures à 10 m.

2) *Ndjaddié.* — Les observations sont les mêmes pour ce qui concerne les espèces citées précédemment. *C. neglectus* se trouve essentiellement dans les couloirs de végétation dense qui suivent les rivières. Nous ne l'avons jamais repéré dans les parties claires de la forêt ; il a été observé au sol, une fois où une mère est venue y chercher son enfant. Ce singe ne fuit pas devant l'homme mais se cache dans les arbres touffus en se plaquant contre les branches et il y reste parfaitement silencieux. Dans un cas, 30 mn d'affût sous un arbre ne nous a pas permis de repérer les trois singes qui s'y étaient réfugiés et que l'on entendait remuer de temps à autre.

Le Cercocèbe agile semble lié à la forêt inondée mais se déplace dans des zones claires. Il descend fréquemment et spontanément au sol (observations *in natura*). L'étude de deux contenus stomacaux d'individus tués par les africains a montré qu'ils contenaient tous deux de l'herbe. De plus, à la Ndjaddié, ce singe est réputé comme dénicheur des nids de crocodile (*Crocodilus*

osteolemus) qui sont fréquents à certaines saisons sur les rives des petits affluents de cette rivière.

Nous ne connaissons pas la situation élective du dortoir de *Cercocebus galeritus* et de *Colobus polykomos*. *Cercopithecus neglectus*, dans tous les cas observés, dort au bord de l'eau, sur les arbres bordant les petits marigots ou les rivières (entre 2 et 10 m de hauteur).

3) *Ntsi-Belong et Ebieng.* — Le Talapoin colonise tous les milieux rencontrés. On le trouve dans de vieilles plantations ne dépassant pas quatre mètres de hauteur (dans 14,6 % des cas d'observations) ; il y circule à deux mètres au-dessus du sol mais le lacis de petite végétation le rend indécelable, sinon à l'oreille. On le trouve également en forêt secondaire (dans 21,4 % des cas) et il peut circuler dans la voûte des lambeaux de grande forêt. Son milieu favori est cependant la forêt inondée (64 % des observations) où il se maintient entre quatre et dix mètres de hauteur. Il descend assez fréquemment au sol, notamment au niveau des marigots pour y chercher le manioc (Gautier-Hion, 1966). Son dortoir est, sans exception, situé au bord des marigots ou rivières, sur les branches surplombant l'eau (on l'y trouve entre 2 et 15 m de hauteur) et son emplacement peut être le même pendant plusieurs années.

Cercopithecus mona et *C. cephus*, tant à Ebieng qu'à Ntsi-Belong, ont été observes en forêt primitive inondée ou dans les lambeaux de grande forêt (dans 90 % des observations pour *C. mona* et 70 % pour *C. cephus*). Le reste des rencontres a eu lieu en forêt secondaire (10 % des observations pour *C. mona* et 30 % pour *C. cephus*). *C. nictitans* et *Cercocebus albigena* ont été vus dans tous les cas en forêt primitive inondée haute et dans la vieille forêt secondaire.

La Mone et le Moustac associés aux talapoins circulent aux mêmes hauteurs que ces derniers. En forêt secondaire celle-ci varie de 5 à 15 m, tandis que dans les zones basses de forêt inondée il est courant de les voir se déplacer à 5 m de hauteur. Dans un tel milieu, nous avons observé deux *Cercopithecus cephus* jouant sur un vieux tronc tombé au sol pendant 10 mn. *C. nictitans* et *Cercocebus albigena* n'ont jamais été rencontrés dans ces forêts très basses. Ils ne semblent pas non plus s'adapter aux zones forestières très dégradées. De ce fait, ils s'approchent peu des villages et établissent leurs dortoirs dans les grands arbres. *Cercopithecus cephus* et *C. mona* associés aux talapoins, établissent parfois leurs dortoirs dans les mêmes zones que ceux-ci. c'est-à-dire au bord de l'eau (observé 13 fois pour *C. cephus* et 8 fois pour *C. mona*).

4) *Remarques.* — Le tableau XVIII récapitule les différentes

Tableau XVIII

Récapitulation des données écologiques

(C = zone chassée ; NC = zone non chassée.)

ESPECES	Taille des bandes	Forêt primaire	Forêt primaire inondée		Forêt second.	Plantations	Situation du dortoir	Associations
			basse	haute				
M. talapoin ..	40 à 100		+	+	+	+	surplomb de l'eau	*C. nictitans* + *C. mona* + *C. cephus.*
C. mona	11,5	+	+	+	+		grands arbres ; bord de l'eau quelquefois	*M. talapoin* + *C. cephus* + *C. nictitans* + *C. albigena* + *C. galeritus*
C. cephus	NC 10,5 C 6	+	+	+	+		grands arbres ; bord de l'eau quelquefois	*M. talapoin* + *C. nictitans* + *C. mona* + *C. albigena* + *C. galeritus.*
C. nictitans ..	18	+		+	+		grands arbres	*M. talapoin* + *C. cephus* + *C. mona* + *C. albigena* + *C. galeritus* + *C. polykomos.*
C. neglectus ..	4	?	+	+			bord de l'eau	
C. albigena ...	9	+		+	+		grands arbres	*C. mona* + *C. cephus* + *C. nictitans* + *C. galeritus*
C. galeritus ..	?	?	+	+			?	*C. mona* + *C. cephus* + *C. nictitans* + *C. albigena* + *C. polykomos.*
C. polykomos .	?	+		+			?	*C. nictitans* + *C. galeritus.*

données écologiques obtenues pour l'ensemble des espèces. Ces données sont à mettre en parallèle avec celles de Sabater Pi et Jones au Rio Muni (1967). L'étagement traditionnel des singes arboricoles indiquant le Talapoin comme animal de basse végétation, puis *C. mona, C. cephus, C. nictitans* colonisant les zones supérieures, tandis que la cime des arbres serait le lieu de prédilection du *Cercocebus albigena* et surtout du *Colobus polykomos* est valable *si l'on considère un milieu homogène (forêt primitive inondée pour le talapoin, forêt primaire pour les autres). Mais les régions dégradées par l'homme, qui montrent tous les stades régressifs et progressifs de la forêt, mettent bien en évidence les possibilités d'adaptation écologique de chaque espèce.* Là où la forêt primaire a totalement ou partiellement disparu, les couloirs de forêt inondée sont devenus des passages électifs de pénétration des singes. Des espèces comme la Mone et le Moustac y sont adaptés à des voies de circulation beaucoup moins hautes que d'ordinaire et qui sont tout à fait comparables à ce que l'on observe chez le Talapoin. Le Pain à cacheter et le Mangabey évitent par contre ces régions basses : cela peut être en rapport avec leur poids, leur alimentation ou encore avec la chasse intense dont ils sont l'objet. De la même façon, la jeune forêt secondaire est principalement colonisée par la Mone, le Moustac et le Talapoin. Là intervient encore le problème de la chasse, qui éloigne de ces zones dégradées, proches des villages, des proies de choix comme le Mangabey ou le Pain à cacheter.

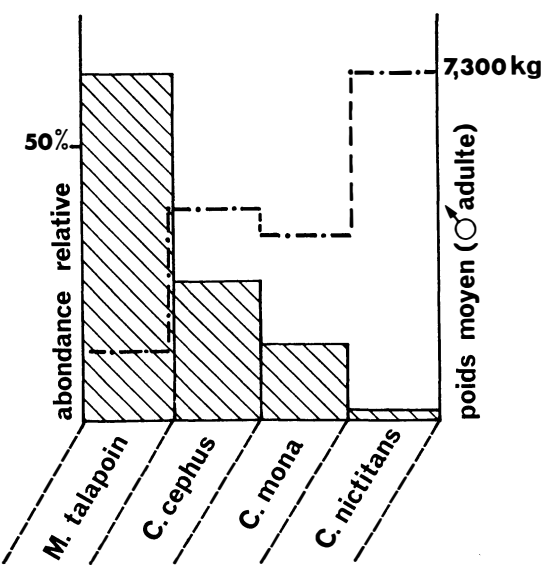


Fig. 3. — Abondance relative des diverses espèces, en fonction du poids des mâles adultes, en zone chassée.

L'importance de la pression de chasse apparaît bien dans la figure 3. L'abondance relative des espèces près des villages (tant à Ebieng qu'à Ntsi-Belong) est inversement proportionnelle à leur poids moyen (nous avons considéré le poids moyen du mâle adulte qui est le plus fréquemment tué). Plus on s'approche des villages et plus les singes de grande taille se raréfient.

COMPORTEMENT DES BANDES POLYSPECIFIQUES

1) *La rencontre des bandes.* — La rencontre entre des bandes d'espèces différentes a été observée quelques fois le soir, lors de l'arrivée au dortoir ; elle a lieu sans agressivité : à l'approche des deux bandes, on entend des cris d'espacement émis par le leader de chacune d'entre elles ; les deux bandes s'installent alors à proximité l'une de l'autre pour dormir. Une seule rencontre de bandes a pu être observée dans la journée. Ainsi à Ntsi-Belong, le 7 mars 1967, après avoir suivi pendant deux heures la troupe de talapoins, nous avons assisté à la jonction d'une bande de moustacs. Ces derniers furent d'abord repérés par un cri puissant émis par l'un d'eux, suivi d'un fort bruit de branches. Vingt minutes plus tard, deux *C. cephus* arrivent à sept mètres de nous, s'arrêtent, se mordillent, se poursuivent, suivis par deux talapoins. Le mélange des deux bandes s'est effectué sans agressivité d'aucune part et sans que l'on entende les émissions sonores liées aux bagarres interindividuelles.

Ces dernières ne semblent pas courantes dans les bandes polyspécifiques ; une fois seulement, nous avons observé des phénomènes d'agression mettant en jeu plusieurs *C. cephus,* une femelle *C. nictitans* et son enfant, puis deux mâles *C. nictitans* adultes.

2) *La juxtaposition des bandes.* — Les associations entre bandes se limitent dans certains cas à une juxtaposition de deux ou plusieurs bandes voisines ; celles-ci se suivent, sont étroitement accolées, mais il n'y a pas mélange des individus d'espèces différentes. C'est le cas notamment lors des déplacements orientés ou des rassemblements au dortoir. C'est le cas aussi lors des associations multiples du type de celles obervées à la Ndjaddié.

— *En déplacement orienté :* à Belinga (6 février 1968) nous repérons une bande de singes dont nous n'identifions tout d'abord qu'un seul individu ; il s'agit d'une Mone adulte s'alimentant à 40 m de hauteur. Dix minutes plus tard, après l'émission d'un cri puissant d'un *C. mona.* les animaux se mettent en déplacement dans une même direction. Douze mones passent alors suivies, par deux voies superposées, de huit *C. nictitans* et de douze *C. cephus*

qui terminent le groupe. Durant ce déplacement rapide et orienté, les trois espèces étaient regroupées entre elles et ont utilisé des passages différents.

— *Pour les regroupements au dortoir,* les différentes espèces gardent souvent entre elles une distance minimum ; les emplacements de sommeil sont contigus mais ont leur individualité. C'est le cas observé couramment pour la Mone, qui se juxtapose aux dortoirs des pains à cacheter et des moustacs sans qu'il y ait mélange des individus. Il y a un ajustement spatial qui tend à rendre tangents les périmètres habités mais les sous-groupes de sommeil d'une même espèce sont regroupés entre eux.

3) *Le mélange des bandes.* — Le mélange complet des individus d'espèce différente peut également s'observer ; il est surtout fréquent durant les périodes de déplacement réduit, lié à la quête alimentaire et il peut également se voir dans les dortoirs.

— Les observations de mélange d'individus d'espèces différentes durant les périodes alimentaires sont fréquentes. Dans le cas précis du 6 février 1968, à Belinga, après avoir vu passer les 12 mones suivies des pains à cacheter et des moustacs, nous les avons retrouvées neuf minutes plus tard. Les singes avaient alors cessé leur déplacement et s'étaient répartis sur un large front, à des hauteurs variant de 5 à 40 m. Il n'existait plus alors aucune ségrégation spécifique et nous avons notamment pu observer sur une branche trois *C. nictitans* (dont une femelle et son enfant) s'alimentant en compagnie de trois *C. cephus*. Quand elles mangent, les espèces sont totalement mélangées et la ségrégation spécifique n'intervient plus.

— Un tel mélange s'observe aussi au dortoir, principalement entre *C. nictitans* et *C. cephus*. Il est courant également dans les dortoirs de talapoins où la bande de *C. cephus* peut se trouver au cœur de la troupe de talapoins. Dans un cas, nous avons observé un contact encore plus étroit : au milieu d'une bande de talapoins se trouvait un sous-groupe composé d'une femelle de cette espèce avec son jeune et une femelle mone portant également son enfant dormant contre elle. Ce cas est extrême. Habituellement, il y a mélange de sous-groupes d'espèces différentes situés à quelques mètres les uns des autres, sans contact, l'ensemble formant une seule grande bande plus ou moins étalée.

4) *Existence d'interactions sociales interspécifiques.* — Tout détail de comportement est difficile à observer dans la forêt où nous travaillons, car les animaux nous fuient dès qu'ils nous aperçoivent ou, dans le meilleur des cas, cessent toute activité. Nous avons peu de données pour affirmer qu'il existe ou non des interactions sociales entre individus d'espèces différentes dans les troupes polyspécifiques. Même dans les associations que nous

avons pu étudier le mieux, comme celles de Moustacs et de Talapoins, peu d'interactions ont pu être mises en évidence si ce n'est les jeux dont nous avons déjà parlé, entre deux *C. cephus* et deux *M. talapoin*. Il est probable que de telles interactions (par exemple le « grooming ») sont des phénomènes rares.

Il en va différemment des intercommunications vocales qui sont plus aisément repérables dans un milieu forestier. Ce point précis constituant plus particulièrement le travail de l'un d'entre nous ne sera pas exposé en détail ici. Nous nous bornerons à noter :

— que *Cercopithecus mona, C. cephus* et *C. nictitans* possèdent chacun un « cri d'espacement » (Gautier, in prep.). Ce cri est émis par un seul individu, principalement le matin et le soir. Ces cris sont totalement différents en structure et tonalité chez les trois espèces, mais sont parfaitement compris par chacune d'elles et provoquent des réponses interspécifiques.

— que l'on observe chez tous les Cercocithèques arboricoles étudiés ici de grandes parentés dans les familles de cris et qu'il existe notamment un cri d'alarme aigu comportant des composantes communes à toutes les espèces du genre *Cercopithecus* (sauf *C. neglectus*).

— qu'il existe enfin une parenté si grande dans les vocalisations de *C. nictitans* et *C. cephus* que certaines d'entre elles sont difficiles à distinguer à l'oreille.

5) *Problème de l'organisation des bandes.* — On peut se demander si, dans ces bandes mixtes, un certain individu n'exerce pas un rôle particulier dans l'organisation du groupement, Dans les associations trispécifiques de *C. nictitans, C. cephus* et *C. mona* le *C. cephus* ne paraît jamais avoir un rôle de leader ; il n'est jamais en tête des déplacements orientés, mais suit *C. mona* ou *C. nictitans*. Lors de la série d'émissions de cris d'espacement, *C. mona* ou *C. nictitans* émettent les premiers ; ce n'est jamais le cas pour *C. cephus* qui émet généralement tout de suite après *C. nictitans* (et quelquefois au cours de l'émission de ce dernier). Plusieurs fois, bien que sa présence ait été décelée, il n'a pas répondu aux émissions des deux autres. On peut donc penser que *C. cephus* ne joue pas de rôle prédominant dans ces associations ; il est, dans ses émissions sonores comme dans sa position étroitement lié au *C. nictitans*, mais le suit.

Lors des déplacements, les positions relatives de *C. nictitans* et *C. mona* sont moins nettes. Dans certains cas, c'est la mone qui mène l'ensemble des bandes, comme le montre l'exemple du 6 février 1968 à Belinga, où les trois espèces se sont mises en route après la seule émission d'un cri puissant par *C. mona*, les mones passant en tête. Bien souvent cependant, *C. mona* se trouve à côté des deux autres, se mettant en marche plus tôt ou plus tard. Il

arrive que le leader *C. mona* émette son cri d'espacement le premier, mais ce peut également être *C. nictitans.*

L'observation des *C. cephus* et *C. mona,* associés avec les talapoins donne des indications comparables. Comme à Belinga, les mones ont généralement une position en retrait des autres espèces, se déplaçant parallèlement à elles, tandis que les moustacs sont le plus souvent étroitement mélangés aux talapoins. Y-a-t-il donc un leader superspécifique dont dépend l'organisation générale de la bande (notamment le sens du déplacement) ? Le problème reste posé. Cependant, si ce leader existe, il semble que le Moustac ne joue jamais ce rôle.

6) *La durée des associations.* — Des observations s'étendant sur plusieurs années nous éclairent sur la durée et la permanence des associations polyspécifiques. Lors d'un campement à Belinga, en juillet 1967 par exemple, nous avons observé pendant huit jours, une troupe composée de *C. nictitans, C. mona* et *C. cephus.* Au même endroit en février 1968, nous avons pu suivre cette même association durant dix jours. A Ntsi-Belong, des observations ont été faites pendant six mois chaque année en 1966, 1967 et 1968. En 1966, les mones ont été vues sept fois associées aux talapoins, les moustacs deux fois. En 1967, les moustacs sont revus plusieurs fois, mais pas les mones. En 1968, l'association talapoins et moustacs est fréquemment rencontrée de février à mai, l'association talapoin et mone, une seule fois ; en juin et juillet nous ne repérons ni les moustacs ni les mones malgré une observation intense.

Du point de vue de la durée des groupes mixtes, une distinction s'impose donc entre les associations du type de celles de Belinga et les associations *Cercopithecus* + *Miopithecus* comme celles de Ntsi-Belong. A Belinga, les groupes polyspécifiques sont stables d'un jour à l'autre et d'une année sur l'autre : les associations sont régulières. A Ntsi-Belong au contraire, l'association entre cercopithèques et talapoins est quelque chose de labile : elle se manifeste de temps à autre, puis manque pendant plusieurs mois. On ne l'observe jamais pendant une semaine entière, quoique les mêmes bandes puissent être revues de temps à autre. Nous avons à faire là à deux types d'associations dont les motivations sont probablement différentes. A Ebieng, les résultats sont tout à fait comparables à ceux de Ntsi-Belong.

7) *Fréquence des associations en fonction de l'heure de la journée.* — Les associations du type de celles de Belinga sont durables d'un jour à l'autre et d'une année sur l'autre mais existe-t-il des variations journalières ? Dans la figure 4 nous avons tenu compte des heures auxquelles ont été rencontrés *Cercopithecus nictitans* et *C. cephus,* soit associés entre eux, soit en troupes monospécifiques. L'aspect général de l'histogramme des associa-

tions bispécifiques traduit, au premier abord, le rythme d'activité des singes. La journée de ces derniers se divise en effet, en deux périodes d'activité (l'une allant de 6 à 10 h., l'autre de 16 à 19 h.) séparées par une période de moindre activité. Or, il est certain qu'une bande de singes en pleine activité est plus facilement repé-

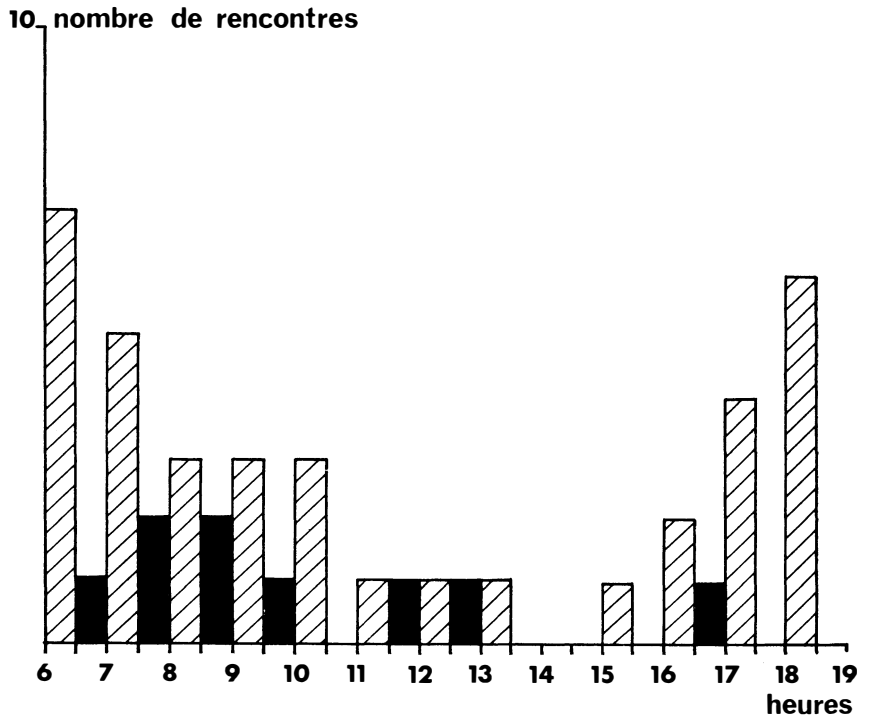


Fig. 4. — Variation du nombre des rencontres en fonction de l'heure. En hachuré, bandes bi-spécifiques de *Cercopithecus nictitans* et *C. cephus* ; en noir, bandes monospécifiques de *C. nictitans* et *C. cephus*.

rable (par les bruits de branches notamment) qu'une bande au repos. Cependant, si les variations obtenues ne traduisaient qu'un biais d'échantillonnage, le maximum des rencontres d'une espèce seule devrait également se situer durant les périodes favorables, le matin et le soir. Or nous observons :

— que le maximum des rencontres monospécifiques est décalé et se situe vers 8 h. ;

— que durant la période d'observation la moins favorable, nous trouvons en nombres presque égaux des troupes mixtes et des groupes monospécifiques ;

— qu'à partir de 16 h., période très favorable à l'observation, nous n'observons plus qu'une seule bande monospécifique pour un maximum de troupes polyspécifiques.

Malgré le nombre assez restreint de données, nous avons testé la signification des différences existant entre les observations du matin (6 à 12 h. 30) et celles de l'après-midi (12 h. 30 à 19 h.) ; elles sont significatives à $p = 0{,}2$. Il importe donc de multiplier les observations ; mais si l'on examine chacune des espèces présentes, il apparaît que l'on observe pour toutes une augmentation de la fréquence des bandes polyspécifiques à partir de 17 h. Cette augmentation conduit à penser que nous avons à faire à un regroupement des espèces pour la nuit. Dans la matinée, il y aurait dissociation partielle des associations avec isolement de bandes monospécifiques. On remarque cependant que cette dissociation n'est pas totale et qu'à toute heure de la journée, on rencontre des troupes polyspécifiques. Le phénomène de regroupement prénocturne n'est pas non plus absolu et il concerne différemment chacune des espèces, rendant compte de leurs tendances spécifiques à l'association. Ce regroupement pré-nocturne est confirmé par plusieurs observations naturelles.

Lors de l'émission, le soir, des cris d'espacement, des bandes peuvent arriver en un même endroit de différentes directions et se situer les unes par rapport aux autres. Cela a été observé pour des bandes d'espèces différentes et également pour deux bandes de même espèce (*C. nictitans*). Le regroupement pré-nocturne de bandes de même espèce a été signalé par Hall (1965) pour les babouins chez lesquels il peut y avoir ainsi concentration de 750 individus à la tombée de la nuit. Le matin au réveil, nous avons également assisté à des dissociations : ainsi une bande de *C. nictitans,* arrivée la veille au dortoir avec une bande de *C. cephus* part seule le lendemain matin (7 février 1968).

DISCUSSION GENERALE

Les associations polyspécifiques ont donc des caractères différents suivant les localités et les espèces. En forêt primaire, où l'homme est absent et la chasse réduite, ces associations sont fréquentes et durables, les mêmes bandes étant rencontrées ensemble dans un même endroit d'une année à l'autre. C'est le cas de l'association typique *C. nictitans, C. mona* et *C. cephus* dont chaque espèce se rencontre plus souvent associée que seule. Mais il y a des différences spécifiques. Ainsi *C. nictitans* et *C. cephus* montrent une grande affinité entre eux qui se traduit par un mélange spatial complet des deux espèces ; le Moustac est alors si bien

intégré que le leader omet souvent de faire entendre son cri d'espacement. Le cas de *C. mona* est un peu différent ; souvent associée, la bande abandonne rarement son individualité ; le leader émet toujours son cri d'espacement, et l'on devrait plutôt parler de juxtaposition de groupes plutôt que de fusion dans ce cas. D'autre part, les associations semblent se faire principalement autour de *C. nictitans*, l'affinité entre *C. mona* et *C. cephus* n'étant pas significative en elle-même. Toutes ces associations sont la preuve d'une tendance très nette à la sociabilité interspécifique entre ces espèces. Il en va tout autrement chez *C. neglectus* qui ne vit pas en grandes bandes mais en petits groupements familiaux et ne s'associe pas aux autres espèces, du moins dans notre région. Sabater Pi et Jones (1967) notent cependant qu'au Rio Muni, dans quelques sociétés, cette espèce existe avec *C. nictitans*, *C. mona* et *C. cephus*.

Les associations avec le Talapoin ont un caractère différent. D'une année à l'autre, on revoit à Ntsi-Belong, la même bande souvent dénombrée de *C. cephus* se joindre aux talapoins ; mais cette association ne dure pas plus d'un jour ou deux, est sporadique et disparaît pendant des mois. Pendant ce temps, la bande de moustacs n'est jamais rencontrée près des villages, zone qu'elle fréquente avec les Talapoins. On a ainsi l'impression que ce n'est qu'associé à ces derniers, que les *C. cephus* s'approchent des zones habitées par l'homme. Ainsi mélangés avec quelque 100 talapoins non chassés, les sept moustacs jouissent sans aucun doute d'une certaine protection. L'association, dans ce cas, n'est pas quelque chose de durable mais un phénomène sporadique qui doit permettre à *C. mona* et *C. cephus* d'exploiter un milieu où ces espèces ne peuvent s'aventurer seules ; tout ceci semble être le résultat de la chasse.

Un troisième type d'association se rencontre également. A Ebieng où la forêt est aussi très dégradée, il subsiste cependant le long du Niabaghle, très près du village, un lambeau de grande forêt pratiquement isolé et entouré de toute part de plantations. On y trouve quelques singes qui ont encore échappé aux chasseurs : cinq *Cercopithecus cephus*, deux *Cercocebus albigena*, quelques *Cercopithecus nictitans* et *C. mona*. Ces singes vivent en association fréquente et il semble que l'on ait à faire là à des bandes vestigiales dont la structure sociale a été complètement modifiée et qui ont, de ce fait, tendance à se regrouper.

Dans les régions tempérées, on sait que deux espèces d'un même genre ne peuvent cohabiter dans un même milieu à moins qu'elles n'aient des régimes ou des cycles d'activité différents. Cette même loi a été appliquée pour les Primates tropicaux terrestres ; Crook et Aldrich-Blake (1968) ont pu dire, dans une étude sur différentes espèces de babouins : « Coexistence of two related species is only possible if their differential exploitation

of the environment maintains competition at a minimum ». On peut se demander si ce concept est également applicable aux singes arboricoles de forêt tropicale.

Puisque nous n'avons pas observé de compétition interspécifique ni lors de la rencontre des bandes, ni durant leurs déplacements mutuels il faudrait donc conclure que les diverses espèces en cause exploitent le milieu de façon différente. Or, cela ne paraît pas être le cas : en forêt primaire, nous n'avons pas trouvé de différences dans la stratification verticale entre *C. nictitans, C. cephus* et *C. mona*. Quand ils mangent, ces singes le font là où la nourriture est disponible ; si, dans la zone fréquentée se trouve un *Pseudospondias microcarpa* en fruits (arbre de plus de 15 m), les trois espèces s'y rassembleront. Les fruits du « raisin de brousse » *Trycoscypha ferruginea* dont les singes sont très friands, seront également exploités par tous, bien qu'ils poussent sur le tronc d'un arbre qui ne dépasse pas sept mètres de haut. Nos animaux profitent aussi des fruits d'*Aframomum* (abondants le long des pistes) qui poussent à la base de la tige.

Il ne semble pas y avoir non plus de compétition en ce qui concerne les dortoirs, parmi les espèces du genre *Cercopithecus* étudiées par nous. Ceux-ci sont établis dans les grands arbres et les emplacements choisis n'ayant pas de caractéristiques bien particulières paraissent surabondants dans la forêt.

Il faut cependant reconnaître que le régime alimentaire des différentes espèces *in natura* est mal connu. Pour tenter de combler cette lacune nous avons examiné quelques contenus stomacaux de singes tués par les chasseurs autochtones (tableau XIX). Nous avons ajouté à nos propres résultats ceux de Hladik (1967) qui a travaillé dans la même région que nous. Pour *C. nictitans, C. mona* et *C. cephus*, on voit que les régimes alimentaires sont très voisins ; toutefois le Moustac serait plus folivore que les deux autres. Quant à *Cercocebus albigena*, Hladik lui trouve un régime encore nettement plus folivore se rapprochant de celui du *Colobus polykomos*. *Miopithecus talapoin* est, de toute évidence, plus insectivore. C'est peut-être aussi le cas de *C. mona* mais nos données sont insuffisantes.

La présence de *Cercocebus* et de *Colobus polykomos* à des hauteurs plus élevées que les autres se justifie par leur régime folivore. Pour le genre *Cercopithecus*, il ne paraît pas y avoir une exploitation différentielle bien marquée entre les espèces ; toutes sont essentiellement frugivores et exploitent ensemble les mêmes arbres fruitiers. En zone dégradée, *C. cephus* et *C. mona*, associés aux talapoins, profitent des mêmes fruits que ce soit en forêt inondée (exploitation intensive du *Uapaca* sp) ou en forêt secondaire (exploitation intensive de *Musanga cecropioides*). Une différence essentielle cependant est à noter : le Moustac et la Mone n'exploitent jamais la source de nourriture importante à laquelle

Tableau XIX

Contenus stomacaux de quelques Cercopithecidæ du N.-E. gabonnais.

Espèces	N°	Feuilles, jeunes pousses	Fruits, graines	Insectes, proies	Herbes	Données de Hladik 1967
M. talapoin	T_1		+++++	++++		
	T_2	+	++++++	++		
	T_3	++	++++	+++		
	T_4	+	+++++	+++		
C. mona	M_1		++++++	+++		
	M_2	+	++++++	++		
C. cephus	C_1	++	++++++	+		
	C_2	+++++	++++			
	C_3	+++	++++++			
	C_4	++++++	+++			
C. nictitans	P_1	++	++++++	+		
	P_2	+++	++++++			
	P_3		++++++++	+		
C. neglectus	B_1	++	+++++++			
	B_2		++++++++	+		
C. galeritus	Cg_1		++++	++	+++	
	Cg_2		+++++		++++	
C. albigena						
C. polykomos						

Le nombre de croix indique l'abondance relative des divers types d'aliments. Dans la colonne de droite, sont reproduits les diagrammes de Hladik (1967).

sont inféodés les talapoins, à savoir le manioc qui trempe dans les marigots. La raison première en est sans doute que ces zones à manioc sont près des villages et aussi se trouvent au sol où seul le talapoin s'aventure facilement. Dans l'ensemble, et pour les espèces le plus fréquemment associées, l'exploitation alimentaire du milieu est donc assez semblable et il ne semble pas en résulter de compétition interspécifique. Deux raisons peuvent expliquer ce phénomène :

— Ou bien cette compétition alimentaire n'existe réellement pas parce que le milieu forestier produit une quantité de nourriture surabondante pour les singes. Cette question ne sera vraiment résolue que lorsque des botanistes auront mesuré les fluctuations de production primaire de la forêt équatoriale ; il sera alors intéressant de voir si les associations varient en fonction des saisons de fructification. A Ntsi-Belong, au cours de l'étude du Talapoin, nous avons identifié 45 espèces végétales

mangées par cet animal (Gautier-Hion, in prep.) et nous avons constaté qu'il existait des variations saisonnières de la quantité de fruits disponibles. Mais nous n'avons pas pu, pour l'instant, trouver de lien précis entre ces variations et celles des associations de moustacs, de mones et de talapoins.

— Ou bien encore la compétition alimentaire qui pourrait exister est compensée ou annulée par le fait que les individus qui se regroupent, bénéficient d'un avantage supérieur au désavantage qui pourrait provenir de la compétition alimentaire. Quel peut être cet avantage ? Nous avons vu qu'à Belinga par exemple, il existe un regroupement pré-nocturne des espèces et la première idée qui vient à l'esprit est que les groupements polyspécifiques fournissent aux espèces qui y prennent part une sécurité nocturne supérieure à celle des bandes monospécifiques. Plusieurs traits comportementaux des Cercopithèques arboricoles conduisent à penser que la chute du jour produit chez ces animaux très « visuels » un certain état d'insécurité. Celle-ci se manifeste notamment par des émissions sonores ; ainsi chez le Talapoin, la Mone, le Moustac et le Pain à cacheter, il y a recrudescence des émissions d'interlocation à partir de 17 h. 30. Ces mêmes émissions apparaîssent lorsque le ciel s'obscurcit avant un orage et sont donc bien liées à la chute d'intensité lumineuse. Des expériences nous ont, par ailleurs, montré que la quantité des émissions d'interlocation varie de façon inversement proportionnelle à la chute d'intensité lumineuse, mesurée au luxmètre, pour s'arrêter à la nuit tombée. Ces émissions d'interlocation provoquent un regroupement des individus comparable à celui qui intervient après une fuite provoquée par un danger. La chute du jour a donc sur les Primates diurnes un effet que l'on peut rapprocher de celui d'un danger imminent. En captivité, des singes élevés à l'extérieur montrent des réactions semblables : émissions de cris de cohésion, rapprochement progressif du lieu de sommeil et regroupement des individus, sans distinction d'espèce, à la tombée de la nuit. Dans nos élevages, seuls deux *Cercopithecus neglectus* dorment isolément depuis que l'un d'eux est mature. Ce fait est particulièrement intéressant puisque ces singes ont été également observés seuls, la nuit, dans la Nature.

Les deux solutions adoptées, d'un côté par les pains à cacheter, les mones et les moustacs, de l'autre par le Singe de Brazza, ne sont d'ailleurs pas contradictoires d'un point de vue « efficacité ». Les premiers, par regroupement de plusieurs bandes, forment une super-bande où l'augmentation du nombre d'individus renforce la sécurité. En effet, plus il y a d'animaux, plus la chance de détecter un prédateur est grande, d'autant plus que le cri d'alarme de chaque espèce est compris par les autres. D'autre part, cette augmentation numérique favorise peut-être un état psycho-physiologique de sécurité (ce qui est bien connu chez les Primates humains). De son côté, le Singe de Brazza en

s'isolant pour la nuit, bénéficie d'une part du comportement de dissimulation très efficace dont nous avons déjà parlé, et choisit d'autre part un lieu de sommeil privilégié, en surplomb de l'eau dans laquelle il peut plonger et fuir en cas d'alerte.

Mais pourquoi y a-t-il regroupement entre espèces ? En effet, il existe une alternative qui serait la formation de grandes bandes par regroupement de groupes différents appartenant à une même espèce, comme le font les troupes de Babouins savanicoles ou les drills forestiers. La première explication qui vient à l'esprit est que les Cercopithèques forestiers arboricoles, chez lesquels il semble bien que la hiérarchie sociale soit peu développée par rapport à celle des animaux de savanne, ne peuvent, de ce fait, vivre en grandes troupes monospécifiques. Cependant le cas du Talapoin reste posé, bien que l'existence de grandes bandes (de plus de 100 individus) semble limitée aux forêts « secondaires » proches des villages.

Dans ces zones dégradées, les regroupement interspécifiques sont également liés à la notion de sécurité ; l'association des moustacs et des mones avec le talapoin leur procure la possibilité d'exploiter un milieu qui leur est normalement hostile tout en bénéficiant d'une certaine protection, le Talapoin n'étant pas chassé dans notre région.

Ces impératifs de sécurité ne sont qu'un des aspects des associations ; ils expliquent peut-être le regroupement des bandes au dortoir et l'association, en milieu chassé, de « gibiers » comme la Mone et le Moustac avec le Talapoin, mais ils ne rendent pas compte du mélange intime que l'on observe en plein jour entre les espèces. S'il n'y avait que regroupement nocturne ou effet de foule sur les lieux d'alimentation, on ne voit pas pourquoi des liens préférentiels se manifesteraient parmi les espèces. Le cas du Moustac est particulièrement intéressant ; on le trouve associé dans 86,6 % des cas de rencontres, que ce soit en zones de chasse ou ailleurs. Si le Pain à cacheter est présent, c'est lui qui focalise l'association et l'association Mone-Moustac se fait en sa présence ; s'il est peu abondant ou absent, mais que le Talapoin est représenté, c'est ce dernier qui devient le centre de l'association, l'association Mone-Moustac se faisant alors avec lui (bien qu'elle se manifeste quelquefois en tant que telle). Il existe en fait, pour chacune des espèces de Cercopithecidae, une tendance spécifique à l'association très variable : nulle chez le Singe de Brazza elle devient impérieuse chez le Moustac. Cette tendance s'accompagne en outre de préférences spécifiques, ce qui aboutit à la notion d' « affinité » entre espèces différentes, toutes les possibilités d'association ne se rencontrant pas également.

L'existence de ces affinités soulève des problèmes évolutifs et génétiques complexes qui pourront s'éclairer par l'étude des espèces voisines de celles étudiées ici. Quelles sont par exemple,

au Cameroun, les affinités entre le *C. erythrotis* (qui prend la place du *C. cephus*) avec le *C. nictitans martini* ? L'étude de la répartition géographique au niveau des zones frontières mettra peut-être en évidence des phénomènes intéressants.

On remarque que les associations les plus fréquentes sont celles qui mettent en jeu des animaux très différents sur le plan morphologique. Le *C. nictitans* pèse près de deux fois le poids d'un *C. cephus*, ce dernier, ainsi que *C. mona*, atteignant trois fois le poids d'un Talapoin.

La Mone et le Moustac, tous deux brillamment colorés et de taille assez voisine montrent peu d'affinité. Il est probable que ce sont principalement ces différences morphologiques qui empêchent la formation d'hybrides. Car hormis cette différentiation, il est troublant de voir la parenté qui existe, par exemple entre un Moustac et un Pain à cacheter, tant du point de vue émissions sonores que dans certains éléments posturaux ; c'est ainsi que le Moustac manifeste des comportements posturaux voisins du hochement de tête du Pain à cacheter traditionnellement appelé le « Hocheur ». Mais aucune confusion n'est évidemment possible entre le masque bleu barré de blanc d'un Moustac et la tête noire au nez blanc d'un Pain à cacheter. Sans doute a-t-on à faire chez le jeune à des phénomènes visuels d'empreinte.

Les associations interspécifiques posent également le problème de l'innéité des émissions sonores. Si la possibilité d'apprentissage vocal des espèces était étendue, on devrait observer des similitudes étroites dans les émissions spécifiques. Certes les répertoires vocaux du *C. nictitans* et du *C. cephus* ont des parentés évidentes; cependant chacun possède des vocalisations qui lui sont propres. Quant à *C. mona*, ses émissions vocales sont tout à fait différentes, sauf en ce qui concerne le cri d'alarme aigu ; quant au Talapoin il n'a aucune vocalisation commune avec l'une ou l'autre des espèces précédentes. L'origine des multiples espèces de Cercopithecidae africains est ainsi rendue encore plus complexe par ces phénomènes d'association qui font vivre ensemble des animaux bien différenciés morphologiquement mais qui ont adopté des modes de vie au premier abord très semblables sur des domaines vitaux qui se superposent. Le travail actuel de l'un d'entre nous est précisément de comparer les différents répertoires comportementaux qui aideront à connaître ce qui est vraiment spécifique à chacune des espèces vivant en association.

***

RESUME

Au N.-E. du Gabon, certaines espèces de Cercopithecidae se rencontrent plus souvent associées entre elles qu'en bandes mono-

spécifiques. Nous avons étudié ces associations entre espèces dans 4 régions différentes : une région de forêt primaire et une de forêt primitive inondée, toutes deux constituant des zones peu chassées, et deux régions de forêt dégradée situées près des villages africains où la pression de chasse est intense.

Les résultats ont été exploités statistiquement selon la méthode de Fager (1957), qui permet de tester l'affinité existant entre deux espèces. *Cercopithecus cephus* apparaît comme le singe le plus souvent associé (86,6 % des cas de rencontres) ; il s'associe principalement en forêt primaire avec *C. nictitans* et en milieu dégradé avec *Miopithecus talapoin*. La tendance à l'association se manifeste également chez *Cercocebus albigena, Cercopithecus nictitans* et *C. mona*. Le *Talapoin* se rencontre aussi souvent associé que seul. Quant à *C. neglectus*, il ne manifeste, dans nos régions, aucune tendance à s'associer avec d'autres espèces.

Les associations sont de divers types, allant de la juxtaposition de deux (et jusqu'à 5) bandes d'espèces différentes jusqu'à leur mélange complet. En zones non chassées, elles sont durables d'un jour à l'autre et également d'une année sur l'autre ; elles montrent toutefois des variations au cours de la journée, le maximum de bandes mixtes se rencontrant le matin et le soir. Il semble qu'il y ait regroupement des espèces pour la nuit. En zone dégradée les associations avec le Talapoin apparaissent en partie comme une conséquence de la chasse, cette espèce n'étant pas considérée comme un gibier par les Africains et assurant ainsi une certaine protection aux espèces chassées qui s'associent avec elle.

Les comportements agonistiques semblent absents entre les espèces différentes bien qu'elles exploitent apparemment le même milieu (observations directes et étude des contenus stomacaux). C'est cette absence de compétition, liée sans doute à l'abondance de nourriture dans ce milieu, qui rend possible ces associations. Les animaux en retirent une sécurité plus grande, l'augmentation du nombre d'individus permettant un repérage meilleur des dangers éventuels. Mais cette notion de sécurité n'est pas suffisante pour expliquer les préférences entre espèces que l'on observe dans ces associations.

SUMMARY

In North East Gabon, certain species of Cercopithecidæ are more often found in mixed troops than in monospecific bands. We have studied these interspecific associations in four different regions: two tropical rain forest regions (of which one was periodically flooded) subject to low hunting pressures, and two degraded forests bordering native villages where intensive hunting took place.

The results were analyzed statistically according to Fager's method (1957) which tests interspecific affinities. *Cercopithecus cephus* appears to be the species most often involved in associations (86.6 % of observed cases). In rain forests, it associates mostly with *C. nictitans*, while in a degraded environment, it joins *Miopithecus talapoin*. This association tendency is also found in *Cercocebus albigena*, *Cercopithecus nictitans* and *C. mona*. Talapoins are found as often associated as alone. In our study area, *C. neglectus* was never observed in a mixed group.

Different types of associations exist, ranging from a parallel existence of two (up to five) separate troops to a complete intermingling. In non-hunted zones, these associations are stable from one day to the next as well as over the years. Daily fluctuations occur however, most polyspecific troops being observed in the morning and evening. At nightfall monospecific bands tend to join and mingle with other species for the night. In degraded zones, the associations with the Talapoin seem to be a result of its « hunt-free » status. Native hunters do not hunt this monkey and therefore, any other « game » species associating with it benefit by its presence.

Intraspecific agonistic behaviour appears to be absent even though the polyspecific groups share the same food habits (direct observation and stomach content analysis). It is this absence of competition, linked no doubt with the local abundance of available food, which probably makes these associations possible. An increase in troop size means a decrease in predator approaches going unnoticed and, consequently, the monkeys benefit from these associations. But this safety-in-numbers hypothesis may not explain satisfactorily the intraspecific association preferences which have been observed.

BIBLIOGRAPHIE

ALDRICH-BLAKE, F.-P.-G. (1968). — A fertile hybrid between two *Cercopithecus* spp. in the Budongo forest, Uganda. *Folia Primat.*, *9* : 15-21.

BERNSTEIN, J.-S. (1967). — Intertaxas interactions in a Malayan Primate community. *Folia Primat.*, 7 : 198-207.

BOOTH, A.-H. (1957). — Observations on the natural history of the Olive Colobus monkey, *Procolobus verus*. *Proc. Zool. Soc. London*, *129* : 421-430.

BOOTH, C. (1962). — Some observations on the behaviour of *Cercopithecus* monkeys. *Ann. N-Y Acad. Sci.*, *102* : 477-487.

CROOK, J., ALDRICH-BLACKE F.-P.-G. (1968). — Ecological and behavioral contrats between sympatric ground dwelling Primates in Ethiopia. *Folia Primat.*, *8* : 192-227.

EISENBERG, J.-F., KUEHN R.-E. (1966). — The behavior of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smith. Misc. Coll.*, *151*, nº 8 : 1-63.

FAGER, E.-W (1957). — Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology, 38* : 586-595.

GAUTIER, J.-P. (1967). — Emissions sonores liées à la cohésion du groupe et aux manifestations d'alarmes dans les bandes de talapoins (*Miopithecus talapoin*). *Biol. gabon., 2* : 17-30.

GAUTIER-HION A. (1966). — L'écologie et l'éthologie du talapoin (*Miopithecus talapoin*). *Biol. Gabon., 4* : 311-329.

HADDOW, A.-J. (1952). — Field and laboratory studies on an african monkey *Cercopithecus ascanius schmidti* Matschie. *Proc. Zool. Soc. London,* 122 : 297-394.

HALL, K.-R.-L. (1965). — Social organization of the Old World Monkeys and Apes. *Symp. Zool. Soc. London, 14* : 265-289.

HALLÉ, N., LE THOMAS, A., GAZEL, M. (1967). — Trois relevés botaniques dans les forêts de Belinga (N.-E. du Gabon). *Biol. Gabon., 3* : 3-16.

HLADICK, C.-M. (1967). — Surface relative du tractus digestif de quelques primates, morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire *Mammalia, 31* : 120-147.

JAY, Ph. (1965). — The common langurs in North India. In : *DeVore, Primate Behavior,* pp. 196-249.

JONES, C., SABATER PI, J. (1968). — Comparative ecology of *Cercocebus albigena* (Gray) and *Cercocebus torquatus* (Kerr) in Rio Muni, West Africa, *Folia Primat., 9* : 99-113.

MALBRANT, R., MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'équateur africain français.* Paris, Lechevalier, *Encyclopédie biologique, 35,* vol. 2. *Mammifères.* II + 323 p.

OPPENHEIMER, J.-R. (1968). — Behavior and ecology of the White-faced monkey *Cebus capucinus,* on Barro Colorado Island, C. Z. *Ph. D. Thesis,* unpublished.

SABATER PI, J., JONES C. (1967). — Notes on the distribution and ecology of the higher Primates of the Rio Muni, West Africa. *Tulane studies in Zoology, 14* : 101-109.

SIMONDS, P.-E. (1965). — The Bonnet Macaque in South India. in : *DeVore, Primate Behavior,* pp. 175-196.

SOUTHWOOD. T.-R.-E. (1966). — *Ecological methods.* Methuen & Co Ltd London.