

Niche écologique et diversité des espèces sympathiques dans le genre Cercopithecus

Annie Gautier-Hion, Jean-Pierre Gautier

▶ **To cite this version:**

Annie Gautier-Hion, Jean-Pierre Gautier. Niche écologique et diversité des espèces sympathiques dans le genre Cercopithecus. Revue d'Écologie, 1979, 33 (3), pp.493-507. hal-01359454

HAL Id: hal-01359454
https://univ-rennes.hal.science/hal-01359454

Submitted on 6 Sep 2019

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

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

NICHE ECOLOGIQUE ET DIVERSITE DES ESPECES SYMPATRIQUES DANS LE GENRE *CERCOPITHECUS*

par A. GAUTIER-HION et J.-P. GAUTIER

Station biologique de Paimpont, Université de Rennes, 35380 Plélan-le-Grand.

SOMMAIRE

LES ESPECES 494
ZONE ET METHODES D'ETUDE 494
RESULTATS 494
I. *Caractéristiques écologiques* 494
1. Poids corporel et taille 494
2. Habitat et niveaux de fréquentation verticale 496
3. Rythmes d'activité 497
4. Régimes alimentaires 498
Analyse quantitative 498
Analyse qualitative 499
Variations saisonnières 500
Conclusion 501
5. Discussion 502
II. *Structures sociales. Les associations polyspécifiques* 503
CONCLUSION 505
SUMMARY 507
BIBLIOGRAPHIE 507

Si, parmi les sept espèces de Cercopithecinés sympatriques qui habitent le N.-E. du Gabon, certaines d'entre elles ont des niches écologiques bien différenciées (Gautier-Hion, 1978), trois retiennent particulièrement l'attention par l'imbrication étroite de leurs modes de vie qui ne permet pas aisément de les répartir écologiquement à partir des critères habituels retenus pour ce genre d'analyse : habitat, niveau de fréquentation, régimes, etc.

Ces trois espèces constituent ainsi un matériel de choix pour une réflexion sur la notion de niche écologique chez les Primates, et permettent de s'interroger sur le problème de la diversité des espèces sympatriques en milieu équatorial.

LES ESPECES

Elles sont phylogénétiquement proches et appartiennent toutes trois au genre *Cercopithecus*. Leur allure générale est assez comparable avec une stature élancée et une queue atteignant plus de deux fois la longueur du corps, adaptation évidente à la vie arboricole. Leur pelage, et plus encore la coloration des masques faciaux, présentent des différences très contrastées permettant une reconnaissance spécifique immédiate. *C. nictitans nictitans* est surtout remarquable par son nez blanc tranchant sur la face noire. *C. pogonias grayi* a la face ornée de deux épais favoris jaunes et d'une crête frontale noire. *C. cephus cephus* enfin est caractérisé par un museau bleu vif, barré d'une moustache blanche.

ZONE ET METHODES D'ETUDE

La zone d'étude située au N.-E. du Gabon est proche de l'équateur (0°4 N ; 12°5 E). La formation végétale type de la région est la forêt dense humide sempervirente. Du point de vue climatique, on y reconnaît quatre saisons, délimitées par les précipitations : deux saisons sèches et deux saisons humides. La chute annuelle moyenne des pluies est relativement faible (moyenne 1 730 mm) et la température moyenne mensuelle varie de 21 à 24°C.

Les résultats exposés proviennent d'observations faites sur les bandes naturelles de singes lors de divers séjours dans la région de Makokou et plus particulièrement dans la réserve du laboratoire de M'passa (C.N.R.S.). L'analyse des contenus stomacaux ainsi que les mensurations ont été réalisés sur des spécimens tués par les chasseurs gabonais dans un rayon de 50 à 80 km autour de Makokou.

RESULTATS

I. — Caractéristiques écologiques.

1) *Poids corporel et taille.*

Cercopithecus nictitans est l'espèce la plus lourde et celle dont le dimorphisme sexuel est le plus accentué. La différence du poids moyen de *C. pogonias* et *C. cephus*, est faible. Cette dernière espèce est celle dont le dimorphisme sexuel est le moins accentué (Tab. I ; Gautier-Hion, 1975).

Si l'on range les trois espèces selon une échelle de poids crois-

TABLEAU I

Poids d'animaux adultes (troisième molaire présente)

ESPECES	Poids ♂A, g n	moyenne	Poids ♀A, g n	moyenne	Poids $\frac{♂A+♀A}{2}$ n	moyenne	Poids ♀ % ♂
C.nictitans	16	6600±318	9	4217±441	25	5408	63,88
C.pogonias	4	4500±345	6	3025±592	10	3762	67,22
C.cephus	8	4087±202	10	2883±358	18	3485	70,51

sant, en distinguant le poids moyen des mâles adultes de celui des femelles, on voit (fig. 1) :

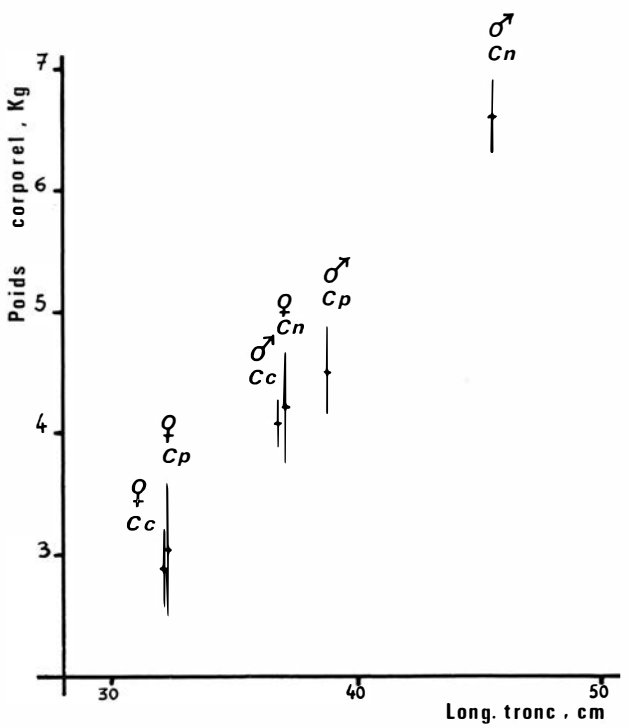


Figure 1. — Répartition des espèces, par classe de sexe, selon l'échelle de poids.

— que pour chacune des espèces, le critère de poids sépare les mâles des femelles adultes et regroupe, dans des classes adjacentes, des individus d'espèces différentes ;

— que les intervalles de confiance de la moyenne se recouvrent largement dans plusieurs cas, permettant de distinguer trois classes d'animaux : une classe « légère » comprenant les femelles *C. cephus* et *C. pogonias* ; une classe « moyenne » regroupant les mâles *C. cephus,* les femelles *C. nictitans* et les mâles *C. pogonias* ; enfin une classe « lourde » isolant les mâles *C. nictitans.*

Ainsi, sur ces seules bases pondérales, qui traduisent des capacités différentes à se mouvoir selon la taille des supports, on peut postuler par exemple, qu'une femelle *C. nictitans* va se trouver, à priori, plus en compétition avec les mâles *C. cephus* et *C. pogonias* qu'avec un mâle de son espèce ; il en est de même d'une part entre les mâles, d'autre part entre les femelles *C. pogonias* et *C. cephus.*

2) *Habitat et niveaux de fréquentation verticale.*

Les trois espèces se rencontrent préférentiellement dans la forêt primaire de terre ferme, plus rarement dans la forêt secondaire et dans la forêt périodiquement inondable. La nuit, comme durant les deux grandes périodes journalières de collecte des fruits (matin et soir), elles choisissent la forêt stratifiée haute, dont la voûte culmine à 20-30 m et où la visibilité dans le sous-bois est supérieure à 15 m. En dehors de ces périodes, soit aux heures les plus chaudes de la journée, une tendance à rechercher des endroits plus bas et plus denses, non stratifiés et où la visibilité est inférieure à 10 m, s'observe, principalement chez *C. cephus.*

L'étude de l'utilisation des différents niveaux de végétation a été faite sur une même zone de 1 km sur 1 km pour les trois espèces, toutes activités confondues (fig. 2 ; Gautier-Hion et Gautier,

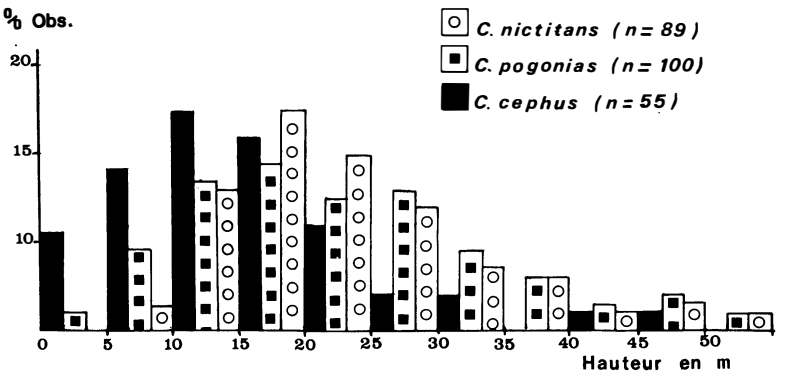


Figure 2. — Utilisation des différents niveaux de végétation par *C. nictitans, C. pogonias* et *C. cephus,* toutes activités confondues.

1974). *C. cephus* montre une préférence pour les niveaux situés entre 5 et 15 m de hauteur : 55 % des animaux observés se meuvent en dessous de 15 m. Au contraire, *C. pogonias* comme *C. nictitans,* utilisent préférentiellement les strates entre 10 et 25 m et plus de la moitié des animaux s'observent au-dessus de 20 m. La seule différence dans l'utilisation verticale du milieu par ces deux espèces semble être que *C. pogonias* a tendance à s'approcher plus près du sol tout en colonisant autant les hautes strates que *C. nictitans.*

Il y a donc une large superposition des niveaux de végétation utilisés par les trois espèces, notamment dans la strate des 10 à 20 m et la différence n'est globalement nette qu'entre l'espèce *C. cephus* et les deux autres.

Le gradient d'utilisation de ces niveaux fait en outre appel à des différences liées au sexe et à l'âge des animaux. Pour les trois espèces, les mâles adultes sont les individus qui s'observent les plus hauts, sur des supports souvent dégagés et forts. Cette position est à relier au rôle de sentinelle et de défense qu'ils assurent à l'égard de leurs bandes. Par ailleurs, la fréquentation du sous-bois aux supports fins souvent entrelacés par des réseaux de lianes, est plus particulièrement le fait des animaux les plus légers et notamment des jeunes.

Ainsi les limitations imposées à chacune des trois espèces par leurs préférences écologiques d'habitat et de niveaux de hauteur ne permettent pas de les isoler dans tel ou tel type de végétation. Seules certaines zones inondables basses et denses des rives ne semblent pas favorables à l'espèce *C. nictitans,* très certainement en raison du poids élevé des mâles.

3) *Rythmes d'activité.*

Aucune différence fondamentale n'existe dans les rythmes d'activité des trois espèces de singes. Le réveil des bandes s'effectue juste avant le lever du jour, soit entre 5 h 45 et 5 h 50 et l'activité locomotrice débute vers 6 h. Quelle que soit l'espèce, la journée se partage alors globalement en trois périodes : une première de fort déplacement locomoteur, entrecoupée d'arrêts alimentaires dans les arbres fruitiers ; une seconde période de moindre activité, située aux heures chaudes de la journée, dominée par le repos, la chasse aux insectes et les échanges sociaux ; enfin une troisième période débutant vers 14-15 h, pendant laquelle l'activité locomotrice reprend progressivement, la capture des insectes se poursuit, mais qui est surtout caractérisée par la collecte des fruits. Vers 18 h 30, l'activité locomotrice cesse petit à petit et, à 19 h, le repos est total (Gautier-Hion et Gautier, 1974).

De ce fait, il n'existe pas entre les espèces,de décalage évident pour l'accomplissement d'une même activité, et notamment pour

la collecte des fruits, susceptible de minimiser la compétition interspécifique.

4) *Régimes alimentaires.*

Analyse quantitative.

Elle a été réalisée sur 214 estomacs prélevés sur dix ans, grâce à la collaboration de plusieurs collègues (1). Les résultats sont exprimés en pourcentage de poids sec (2). Les pourcentages annuels moyens ont été calculés d'une part à partir des pourcentages individuels, d'autre part à partir des moyennes saisonnières (tab. II). Les différences entre les deux chiffres sont suffisamment faibles pour préjuger d'une bonne répartition des échantillons au cours du cycle annuel (une analyse détaillée des résultats, incluant l'étude des variations saisonnières, est en préparation).

TABLEAU II

Composition moyenne annuelle des régimes (en % du poids sec) : a/ calculée à partir des valeurs individuelles ; b/ calculée à partir des moyennes saisonnières

ESPECES	N	FRUITS-GRAINES		FEUILLES-FIBRES		MAT.ANIMALES	
		a	b	a	b	a	b
C.nictitans	100	72,85	72,10	17,17	18,84	9,98	9,06
C.cephus	62	80,87	80,28	6,25	8,24	12,88	11,48
C.pogonias	52	82,53	82,28	1,17	1,39	16,30	16,33

Seules ont été retenues pour cette comparaison générale les trois catégories suivantes : fruits et graines ; feuilles et fibres ; matières animales. Ces trois catégories correspondent en effet à plus de 99 % du régime de *C. pogonias* et à plus de 96 % de ceux de *C. nictitans* et *C. cephus*.

Si l'on considère successivement les trois espèces *C. nictitans*, *C. cephus* puis *C. pogonias*, on voit (tab. II) que la frugivorie et l'insectivorie croissent et que la folivorie décroît. Ainsi, à un extrême, nous avons une espèce frugivore-folivore, *C. nictitans*, et à l'autre, une espèce frugivore-insectivore, *C. pogonias*. Pour chacune des catégories observées *C. cephus* occupe une position intermédiaire. Toutefois, le pourcentage moyen de fruits absorbés

(1) Des résultats partiels ont été publiés à partir de l'analyse de 74 estomacs (Gautier-Hion, 1978). Les légères différences observées pour les moyennes générales tiennent à l'échantillonnage qui, avec 214 spécimens, couvre mieux le cycle annuel.

(2) Pour la méthode, voir Gautier-Hion, 1978.

annuellement par cette espèce ne diffère pas significativement de celui de *C. pogonias* et la distinction s'opère surtout sur la balance feuilles - matières animales.

Analyse qualitative.

L'analyse qualitative permet de préciser les différences. Pour ce qui concerne l'alimentation en fruits, 68 % des 93 espèces reconnues dans les estomacs ou identifiées sur le terrain, sont consommées par les trois singes, ce qui correspond respectivement à 89 %, 74 % et 94 % des régimes de *C. nictitans, C. cephus* et *C. pogonias* (tab. III). En outre 4 espèces végétales (soit 4 %) sont

TABLEAU III

Données qualitatives sur l'alimentation en fruits (communes 3 = consommées par les trois espèces de singes, etc...)

FRUITS / SINGES	Nb.espèces identifiées	Nb.espèces communes 3	Nb.espèces communes 2	Nb.espèces "spécifiques"
C.nictitans	71	63 *89%*	3 *4%*	5 *7%*
C.cephus	85	63 *74%*	4 *5%*	18 *21%*
C.pogonias	67	63 *94%*	1 *1.5%*	3 *4.5%*
TOTAL	93	63 *68%*	4 *4%*	26 *28%*

consommées par deux espèces de singes. Ainsi 7 % du régime frugivore de *C. nictitans* lui serait spécifique *vs* 21 % de celui de *C. cephus* et 4,5 % seulement de celui de *C. pogonias.* La plus grande diversité des espèces de fruits consommés par *C. cephus* semble résulter de la fréquentation par cette espèce de strates peu élevées dans lesquelles *C. nictitans* et *C. pogonias* s'aventurent peu.

Pour la catégorie feuilles-fibres, les divergences sont bien marquées. L'espèce folivore *C. nictitans* consomme surtout des « vraies » feuilles (limbes et pétioles), tandis que *C. pogonias* (moins de 1,5 % de folivorie en moyenne) consomme presque exclusivement des fibres provenant de tiges ou de l'aubier. *C. cephus* prélève à la fois des feuilles et des fibres.

Des différences qualitatives existent également pour la nature des proies consommées. L'espèce la plus insectivore, *C. pogonias,* capture surtout des proies souvent cryptiques mais mobiles comme les Orthoptères, les Coléoptères et les papillons, plus rarement des proies plus sédentaires comme des chenilles ou des larves diverses.

L'espèce la moins insectivore, *C. nictitans*, s'attaque essentiellement à des proies sédentaires et est, en tout premier lieu, un prédateur de chenilles. A nouveau, *C. cephus* est en position intermédiaire, consommant chenilles, fourmis, et araignées, ainsi que des proies plus mobiles.

Variations saisonnières.

Ainsi, du point de vue de la composition globale des régimes, la différence entre les trois espèces est surtout évidente, tant du point de vue quantitatif que qualitatif, entre *C. pogonias* et *C. nictitans*. Mais ces différences sont plus ou moins accentuées selon la période de l'année et l'importance des fluctuations saisonnières de la composition des régimes rendent peu significatives les

TABLEAU IV

Variations saisonnières de la composition moyenne des régimes en saison d'abondance (I : 15-XII au 15-III) et en saison critique (II : 15-V au 15-VIII). Les résultats sont exprimés en pourcentage du poids sec. N représente le nombre d'estomacs examinés.

ESPECES	FRUITS & GRAINES		FEUILLES & FIBRES		MATIERES ANIMALES	
	I	II	I	II	I	II
C.nictitans N=26: N=24	84.07	54.08	2.66	40.87	13.27	5.05
C.cephus N=14; N=5	83.47	69.68	3.50	23.04	13.02	7.28
C.pogonias N=15; N=10	75.83	85.05	0.26	2.13	23.91	12.82

TABLEAU V

Significativité des différences interspécifiques pour chaque catégorie alimentaire, pendant les deux saisons (Test U de Mann Whitney ; S^{***} : $p < 0.001$; S^{**} : $p < 0.01$; S^{*} : $p < 0.05$. Les espèces sont testées par paire.)

ESPECES	FRUITS & GRAINES		FEUILLES & FIBRES		MATIERES ANIMALES	
	I	II	I	II	I	II
C.nictitans/ C.cephus	NS	S^{**}	NS	NS	NS	NS
C.nictitans/ C.pogonias	NS	S^{***}	S^{***}	S^{***}	S^{*}	S
C.cephus/ C.pogonias	NS	S^{*}	S^{*}	S^{*}	S^{*}	NS

moyennes annuelles. Sans entrer ici dans les détails, disons que, pendant les périodes où fruits et insectes abondent, les divergences interspécifiques des régimes sont minimes. Ainsi, en petite saison sèche (mi-décembre à mi-mars), il y a peu de différences quantitatives dans la composition moyenne des régimes (tab. IV). Aucune différence significative n'est mise en évidence entre *C. nictitans* et *C. pogonias* quelle que soit la catégorie d'aliment concerné ; les trois espèces ne diffèrent pas significativement entre elles pour la consommation en fruits (tab. V).

Au contraire, de mi-mai à mi-août, période pendant laquelle la production en fruits et en insectes passe par un minimum, les divergences alimentaires entre les espèces sont très marquées, notamment entre *C. nictitans* et *C. pogonias* pour les trois catégories d'aliments, et entre *C. cephus* et *C. pogonias* pour les fruits et les feuilles (tabl. IV et V).

Conclusion.

La séparation écologique entre nos trois espèces sur la base des régimes repose donc :

— Sur la quantité et plus encore la nature des proies animales. Ainsi, pour cette catégorie d'aliments, la séparation entre *C. nictitans* et *C. pogonias,* espèces exploitant les mêmes niveaux de végétation, est quasi totale (proies mobiles *vs* proies sédentaires). Quant à *C. cephus,* qui, par la nature des proies qu'il prélève, entre en compétition avec les deux autres espèces, des observations récentes ont montré qu'il chasse en fait principalement dans des niveaux de végétation allant de 5 à 10 m (Gautier et Quris, *in prep.*), c'est-à-dire à des niveaux rarement utilisés par les autres espèces.

— Sur la quantité de feuilles consommées : en saison critique, c'est surtout en consommant plus de feuilles que *C. cephus* et, plus encore, *C. nictitans* s'écartent du régime de *C. pogonias* (tabl. IV).

— Sur la quantité de fruits ingérés. En fait, seule l'espèce *C. pogonias* maintient, quelle que soit la saison, un taux de consommation en fruits élevé, tandis que celui de *C. cephus* et surtout celui de *C. nictitans* fluctuent très fortement (tab. IV).

Par contre, la séparation écologique des espèces ne semble pas pouvoir se faire sur la nature des fruits ingérés (tab. III). D'ailleurs si, globalement, *C. cephus* colonise surtout les niveaux de végétation allant de 5 à 15 m, nous avons pu montrer que pendant les périodes de collecte de fruits, les niveaux habités sont principalement situés entre 15 et 25 m, soit dans les strates habitées par *C. nictitans* et *C. pogonias.*

Consommant les mêmes espèces, les singes ne semblent pas non plus pouvoir se différencier par leur choix de fruits de taille

TABLEAU VI

Rapports de poids et de longueur de la tête entre espèces, selon le sexe, par classe de taille adjacente.

RAPPORTS / ESPECES	Poids corporel	Long. Tête
C.nictitans ♂ / C.pogonias ♂	1,47	1,13
C.pogonias ♂ / C.nictitans ♀	1,07	1,01
C.nictitans ♀ / C.cephus ♂	1,01	1,03
C.cephus ♂ / C.pogonias ♀	1,35	1,06
C.pogonias ♀ / C.cephus ♀	1,05	1,05

ou de dureté différentes. Le tableau VI donne les rapports de longueur de la tête entre les espèces classées selon le sexe, par classe de taille adjacente, c'est-à-dire les rapports entre individus potentiellement compétiteurs à un même niveau de végétation. Cette mesure peut rendre compte grossièrement du degré d'ouverture de la bouche et des capacités masticatoires. Les valeurs sont étonnamment faibles et toutes inférieures au rapport moyen de longueur défini empiriquement par Hutchinson (1959), soit 1,3 comme distance minimale pour que deux espèces coexistent à un même niveau trophique en se différenciant sur la base de la taille de la nourriture.

Quant aux rapports de poids, ils n'ont de valeur significative qu'entre les mâles *C. nictitans* et *C. pogonias* et entre le mâle *C. cephus* et la femelle *C. pogonias*. En fait, seuls les mâles adultes, quelle que soit l'espèce, peuvent se trouver avantagés à l'égard de certains fruits à coque, en raison de la plus grande taille de leurs canines (Gautier-Hion, 1975).

5) *Discussion.*

Considérant les cinq paramètres retenus pour caractériser la niche écologique des trois espèces de singes considérés, on peut en déduire :

— Qu'en ce qui concerne *C. nictitans* et *C. pogonias,* l'utilisation des critères de poids ne permet d'isoler que les mâles *C. nictitans,* tandis que les préférences pour l'habitat ou des niveaux de colonisation de la végétation sont essentiellement comparables pour les deux espèces. En fait, seules les différences de régimes, portant sur la qualité et la quantité des divers aliments, peuvent être prises en compte pour séparer écologiquement ces deux singes. L'espèce la plus lourde est largement folivore en période critique et montre une spécialisation assez étroite de son insectivorie ; l'autre, la plus légère, est significativement plus insectivore et spécialisée dans la capture de proies mobiles et cryptiques.

— Que la séparation écologique de *C. cephus* repose sur plusieurs critères, mais toujours de façon subtile. Ainsi, l'espèce montre une légère préférence pour les milieux denses et les basses strates, mais elle colonise néanmoins les mêmes milieux et souvent les mêmes niveaux que les autres espèces. Par ailleurs, son régime est moins spécialisé, notamment dans le choix des catégories « feuilles » et « matières animales », mais ces dernières sont capturées à des hauteurs différentes de celles couramment utilisées par les deux autres singes. Notons enfin que pendant certains mois de l'année, ce singe se rapproche de façon très étroite soit du régime de *C. nictitans,* soit de celui de *C. pogonias.*

III. — Structures sociales - Les associations polyspécifiques.

Les trois espèces vivent en bandes stables ; les plus petites sont celles de *C. cephus* avec 10-15 individus ; celles de *C. pogonias* atteignent de 15 à 20 têtes et celles de *C. nictitans* jusqu'à 20-30. Selon leur taille, ces bandes comprennent un ou plusieurs mâles adultes, mais un seul assure le *leadership social.* Les domaines vitaux annuels des bandes de *C. cephus* couvrent de 20 à 50 ha selon la taille des bandes. Ceux de *C. pogonias* et *C. nictitans* ont des superficies en moyenne deux fois plus importantes.

Un phénomène très répandu vient rendre plus complexe cette imbrication des niches des trois espèces, c'est celui des associations polyspécifiques. Sur cent rencontres fortuites avec ces trois cercopithèques, 80 % en moyenne concernent des bandes regroupant soit les trois espèces, soit *C. nictitans* et *C. pogonias,* soit *C. nictitans* et *C. cephus* (Gautier et Gautier-Hion, 1969).

Dans ces troupes mixtes, la synchronisation des activités entre tous les individus est totale et les différences interspécifiques tendent à être masquées. Chaque espèce exploite journellement la même superficie, selon un rythme identique, ce qui conduit par exemple une bande de *C. cephus* qui, périgrinant seule, couvre journellement 800 m en moyenne, à parcourir 1 500 m si elle s'associe (Gautier-Hion et Gautier, 1974). Ainsi entraînée, cette même bande peut, aux heures chaudes de la journée, délaisser les endroits

bas et denses qu'elle affectionne. Par ailleurs des individus des trois espèces s'observent couramment ensemble dans un même arbre à fruits.

L'explication la plus souvent donnée à de tels regroupements est d'ordre alimentaire. On a, soit des regroupements d'espèces frugivores et insectivores, soit de frugivores là où la disponibilité en fruits est momentanément abondante. Dans la majorité des cas, ces regroupements d'espèces sont temporaires. Nous avons donc cherché à savoir si, parallèlement aux fluctuations des régimes alimentaires, les taux d'association variaient au cours de l'année. Pour ce faire, une bande mixte de *C. nictitans* et *C. pogonias,* occasionnellement associée à une bande de *C. cephus* a été suivie pendant 70 h en petite saison sèche (période de moindre divergence des régimes), puis pendant 165 h en grande saison sèche (période critique de divergence maximale des régimes). Pour ces deux saisons, les taux d'association se sont maintenus constants, soit 97 % du temps pour *C. nictitans* et *C. pogonias,* et 40 % pour *C. cephus.*

Les trois espèces ne répondent donc pas aux fluctuations saisonnières des disponibilités alimentaires par un éclatement des associations qui autoriserait une recherche alimentaire autonome mais tendent, quelle que soit la saison, à maintenir la vie commune. Pour cela, la composition moyenne des régimes diverge notablement en période critique entre les trois espèces, minimisant ainsi les risques d'une éventuelle compétition interspécifique.

La disponibilité alimentaire pourrait donc être un facteur limitant en cette période de l'année, mais elle n'est de toute façon pas suffisante pour rompre les associations d'espèces. On peut donc envisager que le désavantage qui peut résulter de la compétition alimentaire soit compensé par d'autres bénéfices mutuels qui peuvent varier entre espèces.

1. — Il peut résulter de l'association une meilleure efficacité dans la recherche de la nourriture. C'est ainsi que le repérage de l'état de maturité des fruits pour des espèces d'arbres poussant isolément et largement dispersées, ne peut être efficace que si le chemin parcouru est suffisant et la surface exploitée vaste. Ces deux conditions sont mieux remplies par une bande regroupant 50 individus que par une bande de 10. Dans cette optique d'ailleurs, l'avantage est surtout évident pour *C. cephus* qui, quand il s'associe, double la surface qu'il exploite chaque jour (à condition, bien entendu, que la dépense énergétique accrue soit compensée par un meilleur succès dans la recherche, une meilleure qualité de nourriture ou un budget-temps plus économique).

De son côté, l'espèce *C. pogonias* et, à un degré moindre, *C. cephus,* bénéficient, dans leur recherche des proies cryptiques qu'elles affectionnent, de l'activité de tous les membres de la bande qui font s'envoler ces proies.

2. — Il résulte de l'association une meilleure efficacité dans la lutte contre les prédateurs. Par l'ampleur de la surface occupée au moment *t* (soit 2 à 3 ha), par la diversité des niveaux de végétation utilisés (5 à 30 m) et par l'augmentation du nombre de paires d'yeux vigilants ($\times$ 2 ou 2,5), le taux de succès dans le repérage des prédateurs par une bande polyspécifique est incontestablement plus élevé. Dans ce repérage d'ailleurs, il y a partage des rôles entre les espèces. Ainsi dans près de 75 % des cas, les prédateurs terrestres (notamment l'homme) sont repérés par l'espèce *C. cephus* qui colonise les plus basses strates, alors que les réactions aux oiseaux de proie sont surtout le fait des *C. pogonias* et *C. nictitans*. Il est peut-être significatif à ce sujet que sur les quatre captures par l'Aigle des singes (dont deux réussies) que nous avons observées sur la même zone d'étude à M'passa, il s'agissait dans tous les cas de *C. cephus* capturés dans une bande monospécifique.

Si cette espèce bénéficie dans l'association d'avantages face à la prédation aérienne, il ne semble pas en être de même pour la prédation par le sol. En effet, la poursuite intensive à découvert par un observateur d'une bande polyspécifique, amène immanquablement sa disjonction par isolement des *C. cephus*. Ceux-ci, au lieu de continuer à fuir devant le « prédateur » à la manière des *C. nictitans* et *C. pogonias* — stratégie bruyante qui permet à l'observateur de rétablir le contact avec les singes — se dissimulent dans le couvert, immobiles et silencieux, laissant les autres singes s'éloigner.

3. — Un troisième hypothèse doit être envisagée : l'association renforcerait le pouvoir compétiteur des espèces. L'étude prolongée pendant cinq ans d'une population de singes en plein développement nous a permis de voir comment une bande polyspécifique comprenant les trois espèces tendait, par augmentation constante de son domaine vital, à repousser progressivement une bande monospécifique de *C. cephus*, dont le domaine était contigu, en chevauchant de plus en plus largement ce domaine et en repoussant la bande dans des zones de forêt plus dégradée où la densité des arbres à fruits était faible.

CONCLUSION

Ainsi, la répartition écologique des trois espèces affines et sympatriques du genre *Cercopithecus* fait appel à des distinctions subtiles des différents caractères considérés et leurs niches écologiques sont loin d'être tranchées. Les modes d'occupation et d'utilisation de l'habitat forestier semblent devoir être mieux décrits en termes d'intercomplémentarité des stratégies qu'en termes classiques de compétition. C'est ce qui ressort des différents gradients mis en évidence :

1) gradient de poids (qui va de 400 g à 7 kg si on inclut les jeunes animaux) qui autorise, à un même niveau de végétation et de manière interspécifique, l'utilisation de tous les types de support, depuis les lianes les plus fines jusqu'aux gros troncs ;

2) gradient d'occupation verticale du milieu qui serait probablement mieux analysé en termes de classes de poids que d'espèces ;

3) enfin gradient des régimes alimentaires, tant du point de vue quantitatif que qualitatif.

Cette complémentarité des stratégies ne peut s'envisager que comme le résultat d'une coévolution des espèces. L'association constituerait un bel exemple de coopération dans lequel chaque espèce ne bénéficie pas automatiquement des mêmes avantages que la voisine, mais pourrait compenser un désavantage subi pour un facteur donné par des avantages dans d'autres domaines.

Mais la question se pose de savoir pourquoi l'on rencontre au même endroit deux ou trois espèces pouvant vivre en bandes relativement petites ou, au contraire, former des bandes polyspécifiques stables de grande taille, et non pas une seule espèce formant de grandes bandes monospécifiques (Gautier-Hion et Gautier, 1974).

L'explication la plus plausible nous semble être la suivante : au sein d'un grand groupe monospécifique, il y aurait probablement une augmentation des situations agonistiques provoquées notamment par la compétition pour l'accès aux femelles et à la nourriture. Cette augmentation nécessiterait l'existence d'une organisation sociale de type hiérarchique visant à contrôler ces interactions ; le résultat en serait un accroissement des dépenses énergétiques.

Au sein d'une troupe polyspécifique, la probabilité d'apparition d'échanges agonistiques est moindre : ces derniers ne peuvent en aucun cas concerner l'accès aux femelles ; par ailleurs la compétition alimentaire est sans aucun doute réduite par la spécialisation des régimes des espèces participantes.

Trois espèces associées dans une grande bande constituent donc un système plus économe en énergie qu'une seule espèce formant une bande de même taille. Si l'on admet en outre que la forêt équatoriale n'est pas ce milieu homogène que l'on imaginait autrefois, mais bien une mosaïque de microhabitats, il est aisé de concevoir que trois espèces étroitement complémentaires comme celles que nous venons de décrire sont susceptibles de répondre de façon énergétiquement plus efficace à un tel type de milieu.

SUMMARY

It is difficult to separate the ecological niches of three sympatric species of *Cercopithecus* living in North-East Gabon on the basis of the niche parameters usually studied by primatologists : their habitats are very similar, their activity rhythms are the same and the vegetation layers they frequent overlap broadly.

The three species have a very similar diet at the times of the year when food is readily available. The inter-specific differences in diet only become apparent during the " lean season ". At that critical period of the yearly cycle, the two species (*C. nictitans* and *C. pogonias*) whose habitat is the most similar, are also those whose diet is the most different. Food preferences between *C. nictitans* and *C. cephus* on one side, *C. pogonias* and *C. cephus* on the other side are not so marked, but *C. cephus* tends to forage in the lowest layers of the forest vegetation and in the areas where foliage density is the highest.

The three sympatric *Cercopithecus* species appear to feed upon the same kinds of fruits. They differ however in their preferred animal prey.

The three *Cercopithecus* species concerned also frequently live in " mixed groups " in the same area. Such an inter-specific association does not appear to reduce the niche breadth of the participating species, and no competition was observed. The formation of mixed groups of sympatric forest monkeys might then be considered as an adaptative strategy to optimize the utilization of available forest resources, three closely related but complementary species being more efficient resource-users than a single " generalist " one.

BIBLIOGRAPHIE

GAUTIER, J.-P. et GAUTIER-HION, A. (1969). — Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *Terre et Vie,* 23 : 164-201.

GAUTIER-HION, A. (1975). — Dimorphisme sexuel et organisation sociale chez les Cercopithecinés forestiers africains. *Mammalia,* 39 : 365-374.

GAUTIER-HION, A. (1978). — Food niche and coexistence among sympatric Primates in Gabon. *Recent advances in Primatology.* Vol. I. Edited by D.J. Chivers and J. Herbert, *Cambridge,* Academic Press, London, pp. 269-286.

GAUTIER-HION, A. et GAUTIER, J.-P. (1974). — Les associations polyspécifiques de cercopithèques du plateau de M'passa, Gabon, *Folia primat.,* 22 : 134-177.

HUTCHINSON, G.E. (1959). — Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals ? *Amer. Natur.,* 93 : 145-159.