



HAL
open science

Emission vocale de forte intensité chez *Cercocebus galeritus agilis* : structure, caractéristiques spécifiques et individuelles, modes d'émission

René Quris

► **To cite this version:**

René Quris. Emission vocale de forte intensité chez *Cercocebus galeritus agilis* : structure, caractéristiques spécifiques et individuelles, modes d'émission. *Mammalia*, 1980, 44 (1), pp.35-50. 10.1515/mamm.1980.44.1.35 . hal-01367771

HAL Id: hal-01367771

<https://univ-rennes.hal.science/hal-01367771>

Submitted on 23 Nov 2017

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.

Emission vocale de forte intensité chez *Cercocebus galeritus agilis* : structure, caractéristiques spécifiques et individuelles, modes d'émission

par

R. QURIS

Comme la plupart des autres espèces de Cercopithecidae, *Cercocebus galeritus* possède dans son répertoire vocal un cri de forte intensité, propre aux mâles adultes. Malgré une certaine similarité avec celui de *C. albigena* sympatrique, ce cri de structure complexe est caractéristique de l'espèce. De plus, par la combinaison de ses paramètres de temps et de fréquence, il peut probablement servir de base à une reconnaissance inter-individuelle à distance.

L'émission par un individu augmente la probabilité d'émission par les mâles voisins, ce qui entraîne un phénomène de contagion. Les cris sont émis préférentiellement au cours de la matinée. Mais dans la population de la Njadié, contrairement à celle de la Liboui, chaque émetteur a fréquemment un ou plusieurs voisins et les cris sont pratiquement tous émis par contagion dès le lever du jour.

Ce cri perçu à des distances de l'ordre de 5-600 mètres, véhiculant des informations sur la localisation, l'espèce et probablement l'identité de l'émetteur, est propre à servir dans les mécanismes d'espacement, fonction classiquement reconnue à ce type de cri. Il a d'ailleurs été noté une certaine agrégation des émetteurs qui tendent à rester à portée de voix les uns des autres

INTRODUCTION

L'existence d'émissions vocales, remarquables par leur intensité qui les distingue nettement du reste du répertoire sonore, a été mise en évidence chez la majorité des espèces de Cercopithecidae (cf. revue in Gautier et Gautier, 1977). *Cercocebus galeritus agilis* n'échappe pas à la règle (cri n° 4, Quris, 1973, 1975) ; l'émission vocale décrite chez cette espèce structurellement proche de celle de *C. galeritus galeritus* (Homewood, com. pers.) présente également de nombreux caractères communs avec celles de *C. albigena albigena* (obs. pers.), *C. albigena johnstoni* (« Whoop gobble », Chalmers, 1968 ; Waser 1977) et *C. torquatus torquatus* (« Whoop and rolling call », Struhsaker, 1969 ; obs. pers.).

Lors d'un séjour dans une nouvelle localité d'étude, des données complémentaires ont pu être recueillies sur ce cri du Cercocèbe agile, sa structure sonore, ses caractéristiques spécifiques et individuelles, sa rythmicité journalière et l'existence d'un phénomène de contagion. En outre, quelques informations ont pu être apportées sur la distribution spatiale des émetteurs.

SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODE

Cette étude a été réalisée de juin à août 1976 à proximité de Mekambo (nord-est du Gabon) au bord de la rivière Njadié, à 200 km du précédent site d'étude, c'est-à-dire plus à l'intérieur de l'aire de répartition géographique de l'espèce. Dans cette

région, la Njadié coule au travers d'une zone de forêt inondée large d'environ 2,5 km, dans laquelle le seul moyen de locomotion est la pirogue, le long de trajets navigables tracés pour le besoin de l'étude.

Deux méthodes sont utilisées. Une fois qu'une bande de singes est localisée grâce aux cris, on la suit le plus longtemps possible ; toutefois, l'observateur étant parfois contraint à de longs détours, les contacts visuels sont relativement rares et toujours de brève durée. L'autre méthode consiste, aux premières heures du jour, à écouter d'un point fixe afin de localiser les différents émetteurs ; la poursuite d'une bande particulière est alors retardée d'une ou deux heures.

Les enregistrements sonores sont effectués à l'aide d'un magnétophone Nagra III et d'un micro directionnel Sennheiser MKH 815. Au total, une cinquantaine de cris ont pu être enregistrés, mais seulement une vingtaine d'enregistrements se sont révélés à l'analyse d'une qualité suffisante pour permettre des mesures. L'analyseur de son utilisé est le Sona-graph 6061B (Kay-Elementric Co.). Les analyses ont été réalisées en « Scale magnifier » de 0 à 2000 Hz et en utilisant une bande étroite d'analyse (« Narrow-band ») de 45 Hz.

DONNÉES SOCIO-ÉCOLOGIQUES SUR LA POPULATION

Comme sur les bords de la Liboui (Quris, 1973, 1975), le Cercocèbe agile de la Njadié est strictement inféodé à la forêt primitive inondée. La population observée sur la rive droite d'un bief de 2 km était constituée vraisemblablement de deux bandes et d'au moins trois mâles solitaires.

Les domaines vitaux de ces bandes sont beaucoup moins étirés en longueur que sur la Liboui, car la zone de forêt inondée bordant la Njadié est nettement plus large. Dans les deux populations toutefois, on note un chevauchement partiel des domaines vitaux des bandes voisines.

Les effectifs des bandes ont été évalués approximativement à 15-20 individus. On a entendu ou vu à quatre reprises, avec certitude, deux mâles adultes très proches l'un de l'autre (moins de 100 m), mais on n'a pas pu statuer s'il s'agissait d'une bande à deux mâles, de deux bandes provisoirement jointes ou d'un mâle solitaire temporairement agrégé à une bande.

L'un des éléments les plus nouveaux dans cette population est l'existence de mâles solitaires. On peut certainement attribuer le fait à un taux de prédation plus faible que sur le bord de la Liboui ; en effet, dans la région de Mekambo, il existe chez les Bakota, ethnie la plus représentée, un interdit alimentaire portant sur cette espèce qui n'est, par conséquent, pratiquement pas chassée.

Parmi les autres Cercopithecidae du Gabon, trois espèces seulement cohabitent avec *C. galeritus* dans cette zone ; il s'agit de *C. albigena albigena* assez rarement observé, de *Colobus abyssinicus occidentalis* plus fréquent, et enfin de *Cercopithecus neglectus*, espèce de loin la plus abondante.

A. — CARACTÉRISTIQUES SPÉCIFIQUES DU CRI

1) STRUCTURE PHYSIQUE

On peut distinguer dans ce cri une première composante (A), constituée d'une unité sonore isolée de structure tonale, puis, après un délai moyen de 6,5 secondes

TABLEAU 1. — Caractéristiques générales des diverses composantes du cri de forte intensité de *C. galeritus*.

Composantes Caractéristiques	A		B-I		B-II	
	Structure générale	Cri unitaire		Série de 3 à 5 couples d'unités (a et b)		Série de 2 à 3 couples d'unités (a et b)
Durée totale		Δt (AB) 5,5 à 7 s.	1 à 2 s.	Δt (B-I-B-II) 0 s.		1 à 2 s.
Durée des unités	0,15 - 0,2 s.		a: 0,1 - 0,2 s. b: 0,1 s.		a: 0,1 - 0,2 s. b: 0,15 - 0,3 s.	
Délais entre couples d'unités			0,3 - 0,75 s.		0,6 - 0,8 s.	
Structure sonore des unités	tonale		a: tonales b: tonales		a: bruyantes b: tonales	
Fréquence dominante	200 - 400 Hz		200 - 400 Hz		a: 1000 - 2000 Hz b: 150 - 500 Hz	
Hauteur du fondamental à son maximum	315 - 425 Hz		a: 100 - 200 Hz b: 350 - 450 Hz		b: 150 - 235 Hz	
Harmonique renforcé	F_1		a: F_2 b: F_1		b: F_1, F_2 ou F_3	

(5,5 à 7 s), une deuxième composante plus longue (B), rythmique, que l'on peut subdiviser en deux parties : la première (B-I) constituée uniquement d'unités sonores de structure tonale, la deuxième (B-II) constituée à la fois d'unités tonales et d'unités atonales. On peut donner de l'ensemble la transcription phonétique suivante : « Whoup... ohou-ohou-ohou-ohou-ohou ka-ohr ka-ohr ka-ohr » (fig. 1 ; tabl. 1).

a) Composante A

C'est un son pur de brève durée (0,15-0,2 s) présentant une modulation de fréquence plus ou moins accentuée, entre 150 et 425 Hz. L'énergie est concentrée entre 200 et 400 Hz, si bien que seul le son fondamental (F_1) dans sa partie centrale est renforcé (autour de 300 Hz). Quand la modulation est importante, les parties les plus hautes du fondamental sont peu intenses.

b) Composante B

— Séquence B-I.

Cette sous-composante est constituée de 3 à 5 couples d'unités sonores respectivement notées a et b.

Paramètres de temps. — La durée totale est bien sûr fonction du nombre d'unités constitutives (1 à 2 s). Le rythme de la séquence s'accélère au cours de l'émission, le délai entre les couples d'unités peut diminuer de moitié du début à la fin (ex. : 0,74 à 0,31 s). La durée des unités est difficile à mesurer en raison de l'écho qui diminue

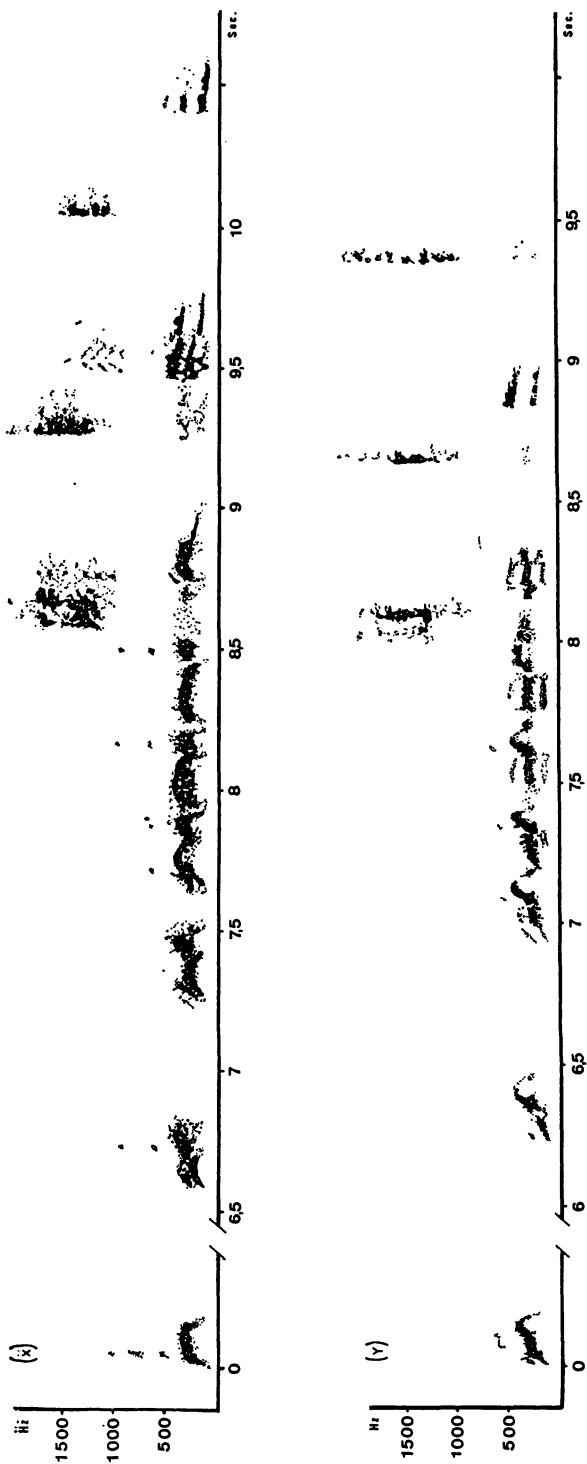


FIG. 2

Fig. 1. — Représentation schématique du cri de forte intensité de *C. galeritus*, nomenclature pour chaque unité sonore, transcription phonétique.

Fig. 2. — Spectres sonographiques des cris de forte intensité de deux individus (X et Y).

Fig. 3. — Schéma comparatif des séquences sonores B-1 des émetteurs X et Y : Mise en évidence de la différence de hauteur entre les harmoniques renforcés des unités a et b de chaque couple, et de la différence dans le délai entre les couples d'unités B-1-2 et B-1-3.

la netteté des tracés sonographiques ; elle est de l'ordre du 1/10^e de seconde. D'une manière générale, les unités de type a sont plus longues que celles de type b, leur durée d'ailleurs augmente au cours de la séquence pour pratiquement doubler (ex. : 0,12 à 0,2 s).

Paramètres de fréquence. — Bien qu'il ne soit pas toujours aisé d'en déterminer la structure sur les sonogrammes, les unités de la composante B-I sont globalement tonales. Elles présentent une modulation de fréquence plus ou moins marquée. La hauteur du fondamental à son maximum est plus faible pour les unités de type a (150-200 Hz) que pour celles de type b (325-450 Hz). La répartition de l'énergie est approximativement la même que dans la composante A : une bande de fréquence entre 200 et 400 Hz est renforcée, si bien que l'harmonique le plus intense est le fondamental (F1) pour les unités de type b et l'harmonique F2 pour celles de type a. On note, surtout pour les unités de type a, une augmentation de la hauteur au cours de la séquence.

L'existence d'une fréquence dominante qui renforce tantôt le fondamental, tantôt l'harmonique F2, semble mettre en évidence l'action d'un résonateur particulier, qui pourrait être le sac vocal extra-laryngé (Gautier, 1971).

— Séquence B-II.

Cette sous-composante est constituée de 2 à 3 couples d'unités, dont la première (a) est bruyante et la seconde (b) tonale.

Paramètres de temps. — La durée totale, là encore, est fonction du nombre d'unités (1 à 2 s). Le délai entre les deux premiers couples d'unités est toujours plus faible qu'entre les deux derniers (0,6 vs. 0,8 s). La durée des unités de type a (0,1 à 0,2 s) est en général plus brève que celle des unités de type b (0,15 à 0,3 s).

Paramètres de fréquence. — Les unités bruyantes ont leur maximum d'énergie situé entre 1 000 et 2 000 Hz. Les unités tonales sont parfois compliquées de transitoires. Leur fondamental est situé entre 150 et 235 Hz, le maximum d'énergie étant réparti entre 150 et 500 Hz, fondamental et harmoniques F2 et F3 peuvent être renforcés.

Remarque. — Les couples d'unités (a et b) de la séquence B-II, pris isolément, sont tout à fait comparables à l'émission sonore n° 3 (Quris, 1973) qui est émise dans les situations d'alarme.

2) AUDIBILITÉ DES DIVERSES COMPOSANTES. LOCALISATION DU CRI

Le cri est audible à environ 500-600 mètres (quelquefois plus si le son se propage en terrain découvert le long d'un bras de rivière) ; mais les diverses composantes n'ont pas la même portée. Déjà à 200-300 mètres, la séquence B-II devient partiellement ou totalement inaudible : ses unités bruyantes (a) ayant une fréquence dominante (1 000-2 000 Hz) relativement plus élevée sont sans doute plus rapidement atténuées par le milieu que le reste du cri (cf. Chapuis, 1971 ; Waser, sous presse) ; quant à ses unités tonales (b), elles sont certainement émises avec moins d'intensité que celle de la séquence B-I. Cette dernière, bien que déformée, reste audible aux distances de l'ordre de 500-600 mètres. Il en est de même de la composante A qui cependant n'est pas toujours perçue, car, émise isolément, elle se perd plus facilement dans le bruit de fond de la forêt.

Pour l'oreille humaine, c'est par les émissions rythmiques de la séquence B-II que l'on peut le plus aisément localiser la source du cri ; la séquence B-I permet également une bonne détermination ; quant à la composante A, elle est assez peu directionnelle, sauf à courte distance, par contre, elle met l'observateur en éveil, ce qui permet par la suite, grâce au reste du cri, de localiser l'émetteur.

3) SPÉCIFICITÉ

Il existe une grande parenté entre les cris entendus dans la même localité chez *C. galeritus* et *C. albigena*. Leur schéma temporel est globalement le même : émission unitaire — pause — émission rythmique. Les composantes unitaires (A) des cris des deux espèces sont très proches et probablement pas ou peu spécifiques ; sur le terrain, la confusion entre les deux par l'observateur est totale. Par contre, les composantes rythmiques (B) sont nettement différentes ; celle de *C. albigena* est une succession de sons peu tonaux, assimilables à des grognements, alors que celle de *C. galeritus* est une séquence composite de sons plus ou moins purs et de sons bruyants qui présentent dans leur ensemble une certaine modulation. Sur le terrain, la discrimination entre les deux a toujours pu être faite sauf dans un ou deux cas où le cri était à la limite de l'audibilité.

Quant aux cris de forte intensité des autres espèces de Cercopithecidae sympatriques, ils ne présentent, par leurs structures sonores générales et leurs patterns temporels, aucun caractère commun avec celui du Cercocèbe agile.

B. — CARACTÉRISTIQUES INDIVIDUELLES

Etant donnée la grande complexité de ce cri, il semble intéressant de rechercher les paramètres physiques susceptibles de caractériser individuellement chaque émetteur. Pour cela, on a effectué une comparaison des structures des cris de deux individus distincts appelés X et Y, pour lesquels on possède respectivement 13 et 4 enregistrements de bonne qualité.

1) COMPARAISON DES CRIS DE DEUX ÉMETTEURS (fig. 2)

Caractéristiques communes.

Les composantes B-I des émissions des deux individus considérés comprennent le même nombre d'unités sonores (5, plus rarement 4). Dans la composante B-II de l'individu Y manquent l'unité B-II-3-b (4 fois sur 4) et l'unité B-II-3-a (3 fois sur 4), mais ceci ne constitue pas obligatoirement une caractéristique individuelle car ces unités moins intenses que les autres n'ont peut-être pas été enregistrées, l'émetteur étant trop loin ; ces mêmes unités manquent d'ailleurs quelquefois sur les enregistrements de l'émetteur X (3 fois sur 13).

Les fréquences dominantes sont globalement les mêmes pour les cris des deux individus, ce qui leur confère à l'oreille humaine la même hauteur.

TABLEAU 2. — Comparaison des délais (en secondes) entre différentes unités des cris des deux émetteurs X et Y. Sous la moyenne en gros caractères figurent en italiques les valeurs extrêmes et l'effectif sur lequel a été faite la mesure. L'astérisque signale le paramètre pour lequel les valeurs mesurées pour les deux émetteurs ne se chevauchent pas.

	Délai A/B	Délai B-I-1/B-II-1	Délai B-I-1/B-I-2	Délai B-I-2/B-I-3	Délai B-I-3/B-II-1	Délai B-II-1/B-II-2	Délai B-II-2/B-II-3
X	6,61 <i>(6,1-7,1)</i> n = 8	2,00 <i>(1,79-2,17)</i> n = 10	0,68 <i>(0,59-0,75)</i> n = 13	0,38 <i>(0,32-0,50)</i> n = 11	0,94 <i>(0,88-1,03)</i> n = 8	0,65 <i>(0,58-0,74)</i> n = 9	0,74 <i>(0,68-0,82)</i> n = 7
Y	6,19 <i>(5,40-6,85)</i> n = 4	1,82 <i>(1,58-1,97)</i> n = 4	0,69 <i>(0,52-0,75)</i> n = 4	0,23 <i>(0,10-0,25)</i> n = 4	0,90 <i>(0,83-1)</i> n = 4	0,66 <i>(0,61-0,72)</i> n = 4	0,71 n = 1

*

TABLEAU 3. — Comparaison des hauteurs (en Hz) pour chaque unité des cris des deux émetteur. X et Y. Pour l'unité de type A, deux mesures ont été faites l'une au milieu, l'autre au maximum. Pour les unités de type B, les mesures ont toutes été faites au maximum. Sous la moyenne en gros caractères figurent en italiques les valeurs extrêmes et l'effectif sur lequel a été faite la mesure. L'astérisque signale les paramètres pour lesquels les valeurs mesurées pour les deux émetteurs ne se chevauchent pas.

A			B-I										B-II		
milieu	max.	1		2		3		4		5		1	2	3	
		a	b	a	b	a	b	a	b	a	b				
X	315	315	115	350	135	360	175	370	195	375	190	380	175	230	165
	<i>(305-325)</i> n=4	<i>(305-325)</i> n=4	<i>(95-130)</i> n=13	<i>(325-370)</i> n=14	<i>(130-160)</i> n=14	<i>(340-385)</i> n=14	<i>(145-190)</i> n=8	<i>(350-395)</i> n=8	<i>(180-205)</i> n=7	<i>(350-390)</i> n=8	<i>(180-200)</i> n=8	<i>(350-410)</i> n=7	<i>(160-190)</i> n=8	<i>(205-235)</i> n=6	<i>(150-180)</i> n=6
Y	315	425	155	425	135	430	145	435	150	435	380	155	225	—	
	<i>(300-325)</i> n=3	<i>(405-435)</i> n=3	<i>(145-180)</i> n=3	<i>(420-430)</i> n=3	<i>(125-140)</i> n=4	<i>(420-445)</i> n=3	<i>(130-155)</i> n=4	<i>(430-445)</i> n=4	<i>(145-155)</i> n=4	<i>(430-445)</i> n=4	<i>(145-180)</i> n=4	n=1	<i>(150-180)</i> n=3	<i>(215-235)</i> n=3	—

*

*

*

*

*

*

*

*

*

*

*

*

Différences dans les paramètres de temps (tabl. 2).

Les patterns temporels d'émission sont assez semblables ; cependant, on note que la séquence B-I de l'individu X est légèrement plus longue que celle de l'individu Y, la fin étant émise plus lentement. La différence majeure réside dans le délai entre les couples d'unités B-I-2 et B-I-3 ; pour ce paramètre, même sur le petit échantillon considéré, les différences sont significatives ($P < 1\%$, test U de Mann et Whitney), de plus les valeurs extrêmes observées ne se recouvrent pas.

Différences dans les paramètres de fréquence (tabl. 3).

La composante A du cri de l'individu Y présente une modulation de fréquence plus marquée que celle du cri de l'individu X (150-425 Hz vs. 150-315 Hz). Les hauteurs maximales des sons fondamentaux des deux émetteurs diffèrent significative-

ment ($P < 1\%$, test U) et ont des valeurs extrêmes non recouvrantes pour 7 des 10 unités de la séquence B-I.

Il n'a été considéré ici que quelques-uns des nombreux paramètres que l'on pourrait définir pour ce cri complexe; ils suffisent à montrer que chez ces deux émetteurs, la variation inter-individuelle dépasse la variation individuelle.

2) AUTRES DIFFÉRENCES INTER-INDIVIDUELLES OBSERVÉES

Un troisième émetteur (Z) a été entendu plus rarement (3 fois), permettant seulement deux enregistrements médiocres. Cependant, on met en évidence sur les sonogrammes : 1) que la fréquence dominante est plus élevée que celle des cris entendus le plus fréquemment (350 à 475 Hz); 2) que ce cri ne comporte que 3 unités dans la séquence B-I et probablement que 2 dans la séquence B-II.

3) POSSIBILITÉ D'UNE RECONNAISSANCE INTER-INDIVIDUELLE

La reconnaissance des cris entre individus n'a pas été démontrée. Sur le terrain, l'observateur pouvait sur le moment discriminer deux émissions vocales rapprochées, mais il n'a pas pu, même à la fin de l'étude, reconnaître les différents émetteurs grâce à leurs cris. Au laboratoire, par contre, avec un peu d'entraînement, la reconnaissance des individus X, Y et Z est possible à l'écoute des meilleurs enregistrements, effectués à moins de 200 mètres. Par exemple, l'émission de l'individu Y a pour l'oreille humaine une sonorité générale plus modulée que celle de l'individu X, en raison des différences de hauteur entre les unités a et b de chaque couple de la séquence B-I. Les différences dans le rythme de cette même séquence sont également nettement perceptibles (fig. 3).

On peut donc postuler que ce cri, par la combinaison de ses paramètres (temps et fréquence), puisse caractériser un individu particulier et donc servir de base à une reconnaissance inter-individuelle à distance.

C. — NATURE DES ÉMETTEURS

Les émetteurs de cris de forte intensité sont rarement vus au moment où ils émettent; cependant, il y a lieu de penser qu'il s'agit typiquement des mâles adultes vivant en bande ou solitaires. Chez *C. galeritus* comme chez *C. albigena*, *C. torquatus* et divers *Cercopithecus sp.*, on constate en effet, sur des animaux maintenus en élevage, que ce type de cri apparaît dans le répertoire sonore des mâles au moment où ceux-ci atteignent la maturité sexuelle (Gautier-Hion et Gautier, 1976).

Toutefois, dans notre élevage, une femelle adulte *C. torquatus* émet occasionnellement un cri puissant ressemblant beaucoup à celui du mâle *C. galeritus*, bien que moins intense et plus aigu. Chalmers (1968) signale également ce fait chez une femelle *C. albigena* captive. Il n'est donc pas totalement exclu que, parmi les émetteurs entendus sur le terrain, l'émetteur Z, qui produit un son nettement plus aigu que les autres, soit une femelle; mais il peut s'agir également d'un mâle adulte jeune et/ou de moins grande taille.

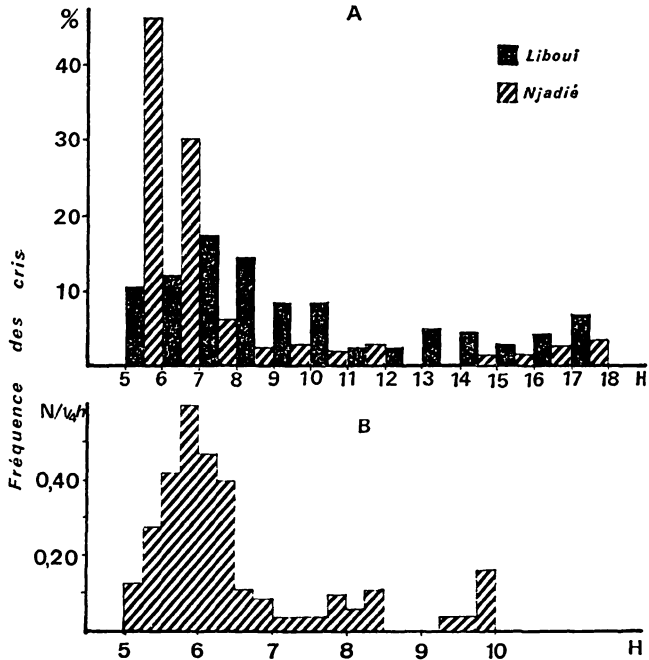


Fig. 4. — Rythmicité journalière des émissions sonores de forte intensité.

A) En hachuré : observations de 1976 sur le bord de la Njadié. En noir : observations de 1973, pour la même période de l'année, sur le bord de la Liboui. Les fréquences horaires de cris sont données en pourcentage du nombre moyen de cris émis par jour.

B) Fréquence des cris par quart d'heure et par groupe de singes entre 05 h et 10 h (Njadié, 1976).

D. — RYTHMICITÉ JOURNALIÈRE

La distribution journalière des fréquences d'émission du cri révèle une rythmicité nettement monophasique, avec un maximum très accentué le matin (50% des cris entre 5 h 30 et 6 h 30) (fig. 4). La même rythmicité a déjà été notée pour la population de la Liboui (Quris, 1975), mais elle y est moins marquée, les cris étant répartis sur presque toute la matinée.

Dans les deux populations, on peut estimer que le nombre moyen de cris par jour et par émetteur est du même ordre de grandeur, soit 3 ou 4.

E. — EXISTENCE D'UN PHÉNOMÈNE DE CONTAGION

Au cours des écoutes effectuées entre 5 h 30 et 6 h 30, il a semblé à l'observateur que les différents émetteurs avaient tendance à se répondre, sinon immédiatement, au moins dans les quelques minutes qui suivent l'émission (fig. 5). Cette hypothèse a été testée : on considère pour chaque cri entendu une période consécutive de

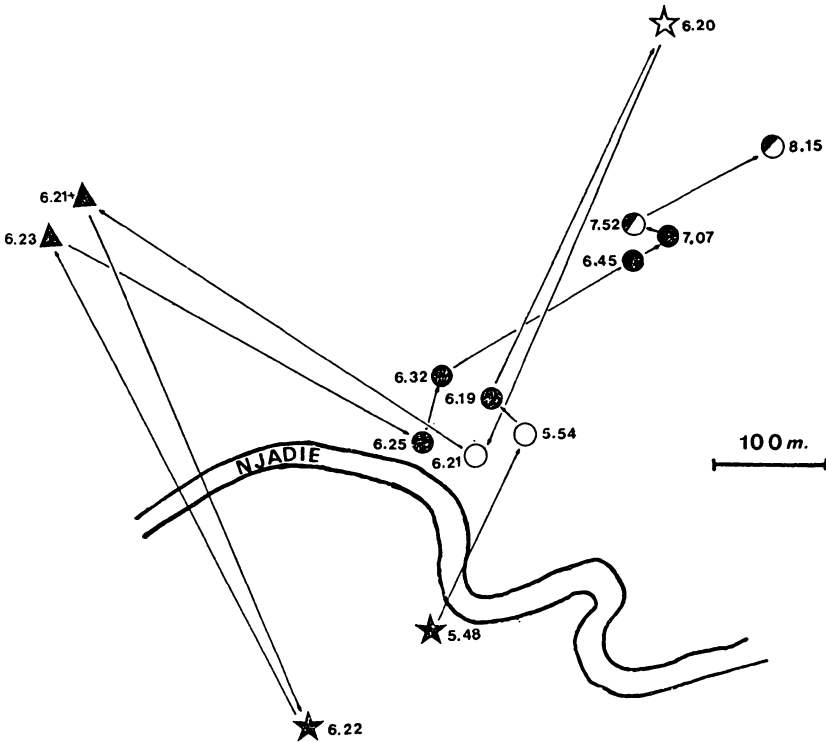


Fig. 5. — Positions approximatives et heures d'émission des différents individus entendus le 5 juin 1976.

TABLEAU 4. — Probabilités d'entendre au moins un cri venant d'une autre direction pendant chacun des trois intervalles de 3 minutes consécutifs à l'émission d'un premier cri.

	1 cri	0 cri	Total
$(\Delta t)_1$	25 (48,1%)	27 (51,9%)	52
$(\Delta t)_2$	17 (32,7%)	35 (67,3%)	52
$(\Delta t)_3$	12 (23,1%)	40 (76,9%)	52

9 minutes divisée en trois intervalles et on calcule pendant chacun la probabilité d'entendre au moins un cri venant d'une autre direction. On constate que cette probabilité est maximum pendant les trois premières minutes, puis décroît d'un intervalle à l'autre ; les différences sont significatives ($\chi^2=7,3$; d.d.1 = 2 ; $P < 5\%$) (tabl. 4).

L'émission du cri par un individu modifie donc la probabilité d'émission par les individus voisins, ce qui tend à prouver un phénomène de contagion.

F. — DISTRIBUTION SPATIALE DES DIFFÉRENTS ÉMETTEURS

Sur 39 écoutes effectuées le matin, on a noté le nombre de fois où étaient respectivement localisées le même jour 0, 1, 2, 3 ou 4 sources d'émission distinctes sur la rive droite de la rivière. En raison de la portée du cri, on peut considérer que ceci exprime approximativement la probabilité d'avoir le nombre correspondant de groupes de singes (bandes et/ou mâles solitaires) dans un demi-cercle de 500-600 mètres de rayon, et peut constituer une approche du mode de dispersion de la population. On compare les fréquences observées à celles attendues dans l'hypothèse où les émetteurs ou groupes d'émetteurs seraient répartis au hasard. Ceci est biologiquement peu probable, mais permet de formuler les deux hypothèses suivantes : 1) les émetteurs ont tendance à être régulièrement espacés, dans ce cas la variance sera plus faible et les valeurs médianes seront mieux représentées qu'il n'est attendu ; 2) les émetteurs ont tendance à s'agréger, dans ce cas ce sont les valeurs extrêmes qui seront mieux représentées que ne le voudrait l'hypothèse du hasard.

Calculs.

Dans l'hypothèse nulle, le modèle probabiliste peut se ramener à une loi Binomiale $B(n, p)$ où n est le nombre de bandes et/ou de mâles solitaires dans la population, et p leur probabilité de présence dans la zone considérée, c'est-à-dire la probabilité de les entendre. Le nombre moyen de sources d'émission différentes localisées par jour est 1,308 ; on a donc la relation $np = 1,308$. Comme n est a priori inconnu, il faudrait en théorie tester l'hypothèse pour toutes les valeurs possibles. On a choisi de la tester à titre d'exemple pour $n=4$, limite inférieure et pour $n=1000$, limite supérieure. Enfin, on compare par un test de χ^2 les valeurs observées aux valeurs calculées (tabl. 5).

TABLEAU 5. — Résultats des heures d'écoute du matin entre 5 h 30 et 6 h 30. Nombre de jours où il est respectivement entendu 0, 1, 2, 3, 4 ou plus de 4 sources d'émission distinctes. Effectifs observés et calculés (voir le texte). — N.B. : En haut de l'avant-dernière colonne, lire : > 4.

Nombre de sources d'émission distinctes	0	1	2	3	4	> 4	Total
Effectifs							
Effectifs observés	15	11	3	6	4	0	39
Effectifs calculés ($n = 4$)	8,00	15,55	11,33	3,67	0,44	0	39
Effectifs calculés ($n \rightarrow \infty$)	10,53	13,79	9,03	3,93	1,28	0,44	39

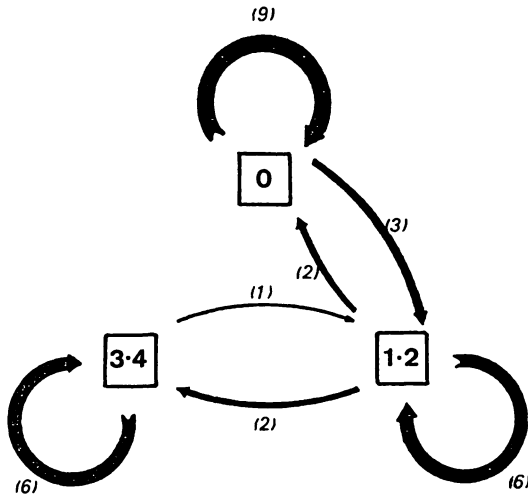


Fig. 6. — Fréquences des transitions entre les jours où il est localisé soit 0, soit 1 ou 2, soit 3 ou 4 sources d'émissions distinctes.

TABLEAU 6. — Effectifs observés et calculés des situations un jour donné (J + 1) lorsqu'il a été localisé la veille (J) soit 0, soit 1 ou 2, soit 3 ou 4 sources d'émission distinctes.

Jour J + 1 \ Jour J	Non changement		Changement		Total
	Effectifs observés	Effectifs calculés	Effectifs observés	Effectifs calculés	
0 émetteur	9	(4,55)	3	(7,45)	12
1 ou 2 émetteurs	6	(3,22)	4	(6,78)	10
3 ou 4 émetteurs	6	(1,50)	1	(5,50)	7
Total	21	(9,27)	8	(19,73)	29

On constate ainsi que les valeurs observées diffèrent significativement de celles attendues (pour les deux cas limites considérés : $\chi^2=17,34$ et $10,89$; d.d.l.=3 ; $P < 1\%$ et 2%). Ce sont les valeurs extrêmes qui sont sur-représentées (0 ou bien 3-4 sources d'émission distinctes) ; on peut donc conclure à la seconde hypothèse, celle de la tendance à l'agrégation des mâles émetteurs.

De plus, si l'on examine, pour chaque couple de jours consécutifs, le nombre de sources d'émission distinctes localisées (fig. 6), on remarque que si l'on n'a pas entendu de singes un jour donné, on a peu de chances d'en entendre le lendemain, et qu'inversement, on aura toutes les chances d'en entendre plusieurs si l'on en a déjà entendu plusieurs la veille. On peut mettre en évidence que dans les situations observées, il y a moins de changement d'un jour à l'autre qu'il ne serait attendu (tabl. 6) ($\chi^2=21,18$; d.d.l.=2 ; $P < 1\%$).

En clair, cela signifie que les différents émetteurs considérés tendent à rester à moins d'une certaine distance les uns des autres, correspondant approximativement à la portée du cri.

DISCUSSION

L'émission vocale décrite chez *C. galeritus*, apparemment typique des mâles adultes, est évidemment appropriée par sa portée à servir de moyen de communication à longue ou moyenne distance ; et apte, par sa structure complexe, à véhiculer un certain nombre d'informations.

La première composante du cri (A), brève, unitaire et peu spécifique, joue sans doute essentiellement un rôle de mise en éveil de l'auditeur, qui bénéficie alors des 6-7 secondes de latence avant le reste du cri pour focaliser son attention sur la direction présumée.

A grande distance, c'est-à-dire aux alentours de 500 mètres, la partie la plus audible du cri est le début de la 2^e composante (séquence B-I) qui est une séquence de sons tonaux que l'on peut considérer, malgré les déformations dues à sa propagation, comme suffisamment spécifique pour signaler la présence d'une bande ou d'un mâle solitaire de l'espèce *C. galeritus* pratiquement sans risque de confusion, même avec *C. albigena*, espèce dont les cris sont pourtant les plus voisins. En outre, la nature rythmique de cette composante lui confère une bonne directionnalité, ce qui permet, à cette distance, une localisation au moins approximative de l'émetteur.

A moindre distance, en-dessous de 200-300 mètres, les unités rythmiques bruyantes de la séquence B-II, donnent au cri une directionnalité accrue et en permettent une localisation plus fine. La séquence B-I, quant à elle, par la combinaison de ses paramètres de temps et de fréquence, peut caractériser un individu particulier. La reconnaissance inter-individuelle n'a pas été prouvée, mais il est fortement probable qu'elle existe chez *C. galeritus* comme chez *C. albigena* (Waser, 1977).

A l'audition de ce cri, un individu se trouve informé de la présence de congénères, de leurs localisations respectives, et selon l'éloignement, il peut même probablement reconnaître à quels mâles adultes solitaires ou en bande, il a affaire.

Les émissions sonores de forte intensité ont des rythmicités journalières variables selon les espèces et même les populations (Gautier et Gautier, 1977), chez *C. galeritus* comme d'ailleurs chez *C. albigena* en Ouganda (Waser, 1977), cette rythmicité est de type monophasique, avec un maximum prononcé le matin, se distinguant nettement du rythme général de l'activité qui lui est biphasique. Mais il existe des différences d'une population à l'autre ; sur la Liboui, les cris sont répartis sur une bonne partie de la matinée, alors que sur la Njadié, ils sont concentrés pendant la première heure du jour.

Comme chez beaucoup d'autres espèces (Gautier et Gautier, 1977), et en particulier *C. albigena* (Waser, 1977), le cri lui-même joue un rôle de facilitation sur l'émission par d'autres individus plus ou moins éloignés, ce qui entraîne un phénomène de contagion au sein de la population. C'est sans doute ce phénomène qui explique que sur la Njadié où, contrairement à ce qui est observé sur la Liboui, un émetteur a souvent un ou plusieurs voisins, pratiquement tous les cris sont émis dès le lever du soleil.

Pour les bandes et/ou mâles solitaires qui se répondent, le cri n'est donc certainement pas perçu comme un signal neutre et il a par conséquent au moins un rôle de communication extra-bande. De fait on a montré que les différents émetteurs de la

population présentent une certaine tendance à rester à portée de voix les uns des autres. Mais il est difficile d'interpréter ce fait en terme de dispersion de la population, car on ne sait pratiquement jamais si les émetteurs entendus font partie d'une bande ou bien sont des mâles solitaires. Ce que l'on sait, c'est que lorsqu'on localise 4 sources d'émission distinctes, il n'y en a certainement pas plus de deux qui correspondent à des bandes, et il y a donc dans ce cas au minimum 2, sinon 3 mâles solitaires parmi les émetteurs entendus. Il est donc possible que la tendance à l'agrégation concerne précisément ces mâles qui seraient alors des mâles périphériques gravitant autour d'une bande. Il n'est d'ailleurs pas exclu que lorsqu'on entend ou voit deux mâles à proximité l'un de l'autre, ce qui semble relativement occasionnel, il s'agisse en fait d'un mâle solitaire provisoirement joint à une bande.

Cette étude n'a pas permis de se faire une représentation claire de l'organisation sociale de *C. galeritus* dans cette population, ni par conséquent des problèmes de dispersion sous-jacents. Il est certain cependant que les cris émis par les mâles sont tout à fait propres par leurs caractéristiques physiques d'intensité et de directionnalité, ainsi que par les informations qu'ils peuvent véhiculer sur l'espèce et sans doute sur l'individu, à assurer la régulation de la distribution spatiale des individus et des groupes au sein de la population, fonction classiquement reconnue à ce type d'émission sonore chez un grand nombre d'espèces de Cercopithecidae (cf. Gautier et Gautier, 1977).

SUMMARY

As most species of Cercopithecidae, *C. galeritus* has a high-intensity vocalization amongst his vocal repertoire, and that only adult males emit. Despite some similarity between this call and the one of *C. albigena*, a sympatric species, it has a complex structure and is specific of *C. galeritus*. Moreover, owing to the combination of its time and frequency parameters, it may play a role in individual recognition from a distance.

The call of a male increases the probability of occurrence of neighbouring males responses, and contagion is evident. These vocalizations are most frequently given during the morning. Nevertheless, among the population of the Njadié river, and on the contrary to Libou's one, every vocalizer often has one or several neighbours and because of contagion, nearly all of calls are given early morning.

The vocalization is audible up to about 500-600 meters and transmits informations regarding the location, the species and probably the identity of the vocalizing individual. Most likely, by these characteristics, it serves in spacing mechanisms, which is a typical function of these loud-calls. A tendency to aggregate was furthermore observed among the vocalizers, everyone being inclined to stay within call of the others.

*Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie
équatoriale, C.N.R.S., Makou, Gabon.*

*Adresse actuelle : Station biologique de
Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand, France.*

BIBLIOGRAPHIE

- CHALMERS, N., 1968. — The visual and vocal communication of free-living Mangabeys in Uganda. *Folia Primat.*, 9 : 258-280.
- CHAPUIS, C., 1971. — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie*, 2 : 183-202.
- GAUTIER, J. P., 1971. — Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extra-laryngées des Cercopithecinae ; liaison avec les cris d'espacement. *Biol. Gabon.*, 7 (2) : 229-267.
- GAUTIER, J. P., et A. GAUTIER, 1977. — Communication in old world monkeys. In : *How animals communicate* (T.A. SEBEOK, ed.), Indiana Univ. Press : 890-964.

- GAUTIER-HION, A., et J. P. GAUTIER, 1976. — Croissance, maturité sexuelle et sociale, reproduction chez les cercopithecines forestiers africains. *Folia Primat.*, 26 : 165-184.
- QURIS, R., 1973. — Emissions sonores servant au maintien du groupe social chez *Cercocebus galeritus agilis*. *Terre et Vie*, 27 : 232-267.
- QURIS, R., 1975. — Ecologie et organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le Nord-Est du Gabon. *Terre et Vie*, 29 : 337-398.
- STRUHSAKER, T. T., 1969. — Correlates of ecology and social organisation among African cercopithecines. *Folia Primat.*, 11 : 80-118.
- WASER, P. M., 1977. — Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour*, 60 : 28-74.
- WASER, P. M. and M. S. WASER (sous presse). — Attenuation of primate vocalizations in an East African forest. *Z. Tierpsych.*