LA COMMUNAUTÉ DE PRIMATES DIURNES DE LA FORÊT DE TAÏ, CÔTE-D'IVOIRE

Gérard GALAT et Anh GALAT-LUONG
Laboratoire de Mammalogie, Centre ORSTOM d'Adiopodoumé *

Sept espèces de Simiens Cercopithecidés vivent ensemble sur un même site (site CH) dans la forêt du Parc National de Taï. Comment se partagent-elles les ressources de leur milieu ? Sont-elles en compétition permanente, ou doit-on au contraire les qualifier parfois de mutualistes ? Certaines relations unissent-elles écologie et paramètres socio-démographiques ?

Après présentation du milieu et des caractéristiques socio-écologiques des espèces étudiées, la séparation des niches écologiques sera abordée en nous appuyant sur trois de leurs paramètres, le régime alimentaire, la stratification et le choix de supports dans la végétation. L'analyse des relations interspécifiques fera l'objet de la seconde partie de ce mémoire (1).

1. — *LE MILIEU ET LES ESPECES*

1.1. *Le milieu*

Notre étude a porté depuis 1976 sur une communauté de Primates diurnes de la forêt de Taï en Côte-d'Ivoire dans le secteur ombrophile du domaine guinéen.

Le site « CH » où a été faite l'analyse quantitative est situé en limite Ouest du Parc National de Taï, à 8 km de la Station de Recherches de l'Institut d'Ecologie Tropicale et à proximité du point « G » (Fig. 1). Les températures relevées au parc météorologique de la station varient de 20 à 30° C (Fig. 2), mais il est possible que ces valeurs, mesurées dans une clairière artificielle formant cuvette soient légèrement supérieures à celles prévalant en forêt (Monteny, *com. pers.*). La pluviométrie annuelle (Fig. 3), 2 065 mm en 1979, 2 094 mm en 1980 et 1 815 mm en 1981 (Monteny, 1982) reste proche de la fourchette 1 800-2 000 mm donnée par Eldin (1971). Le site est environné d'une forêt ombrophile dense humide sempervirente. Cette forêt, dénommée forêt à *Eremospatha macrocarpa* et *Diospyros mannii* par Guillaumet et Adjanohoun

---

* Adresse B.P. V. 51, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

(1) Cette étude a été menée dans le cadre du programme ORSTOM 2217 « *Ecologie des vertébrés réservoirs de maladies humaines et animales transmissibles en Côte-d'Ivoire* » et du programme 7105 du Projet Taï/Projet MAB n° 1 UNESCO « *Populations animales et Santé* ».

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 17388 ex 1
Cote : B

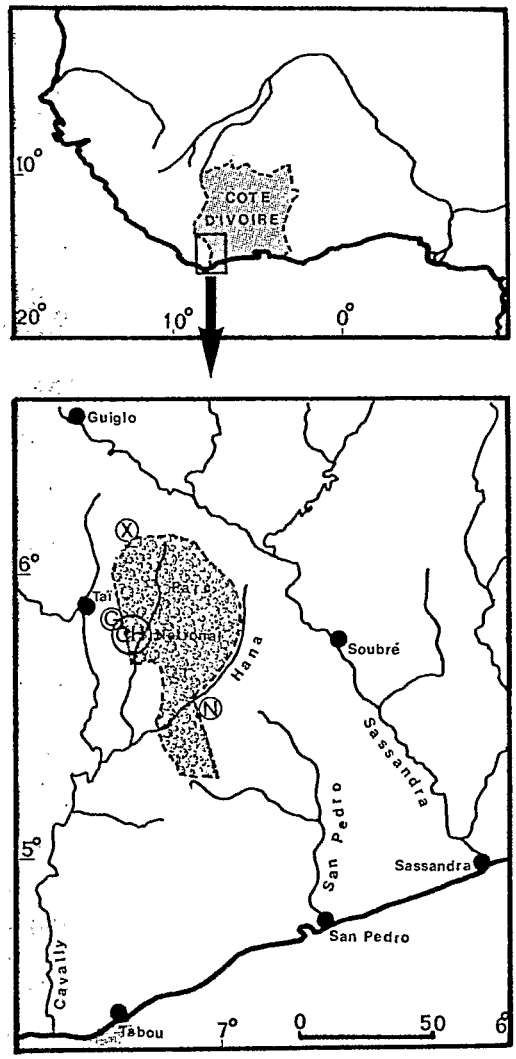

Figure 1. — Carte de localisation des sites d'étude. CH : site d'étude principal ; X, G et N : sites d'études secondaires (Nomenclature des Parcs Nationaux de Côte-d'Ivoire).

(1971), a d'abord été définie par Mangenot (1955) comme l'association *Eremospatho-Mabetum,* caractérisée par les espèces *Antidesma membranaceum, Chrysophyllum pruniforme, Diospyros mannii, D. kamerumensis, Dracaena humilis, Ixora laxiflora, Memecylon guineense, Ouratea schoenleiniana, Pachypodanthium staudtii, Ptychopetalum anceps, Scytopetalum tieghemii* et les deux lianes *Dichapetalum toxicarim* et *Eremospatha macrocarpa.*

Le site CH est une zone de 2 km sur 1 km layonnée tous les 100 m sur le kilomètre carré central, plus irrégulièrement à l'Est et à l'Ouest (Fig. 4).

Des relevés floristiques des plus grands arbres effectués sur 2 ha le long

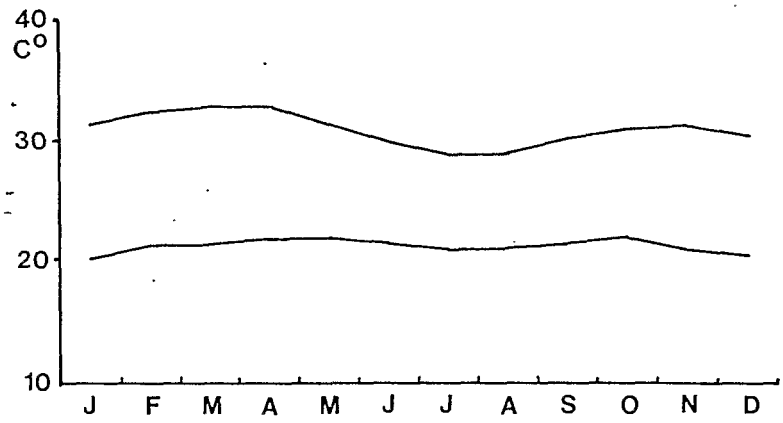

Figure 2. — Températures mensuelles minimales et maximales à la station de recherche de Taï, moyennes de 1978 à 1981. D'après Monteny (1982).

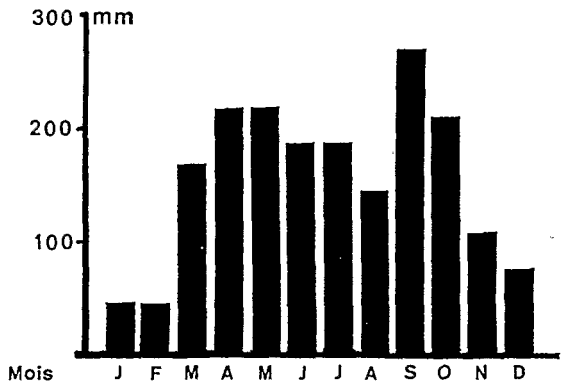

Figure 3. — Pluviométrie mensuelle à la station de recherche de Taï, moyennes de 1978 à 1981. D'après Monteny (1982).

de deux layons ont mis en évidence que *Diospyros sanza-minika, Strombosia glaucescens, Corynanthe pachyceras, Diallium aubrevillei, Pycnanthus angolensis, Uapaca esculenta, Scottelia chevalieri, Calpocalyx brevibracteatus, Tarrietia utilis, Panda olacea, Coula edulis, Lophira alata, Stereospermum acuminatissimum, Sacoglottis gabonensis, Parinari aubrevillei, Bombax brevipes* et *Parinari excelsa* sont, dans cet ordre, parmi les espèces les plus abondantes et représentent 45 % des individus. Les six strates définies par Richards (1964) sont reconnaissables dans la plupart des stations. Toutefois, la distinction entre les strates arborées moyenne et inférieure n'est pas toujours évidente au premier coup d'œil lorsque l'on veut éviter de se déplacer pour ne pas perturber un Singe que l'on cherche à localiser. Aussi avons-nous regroupé ces deux catégories en une seule, la « canopée ». Les deux strates arborées retenues

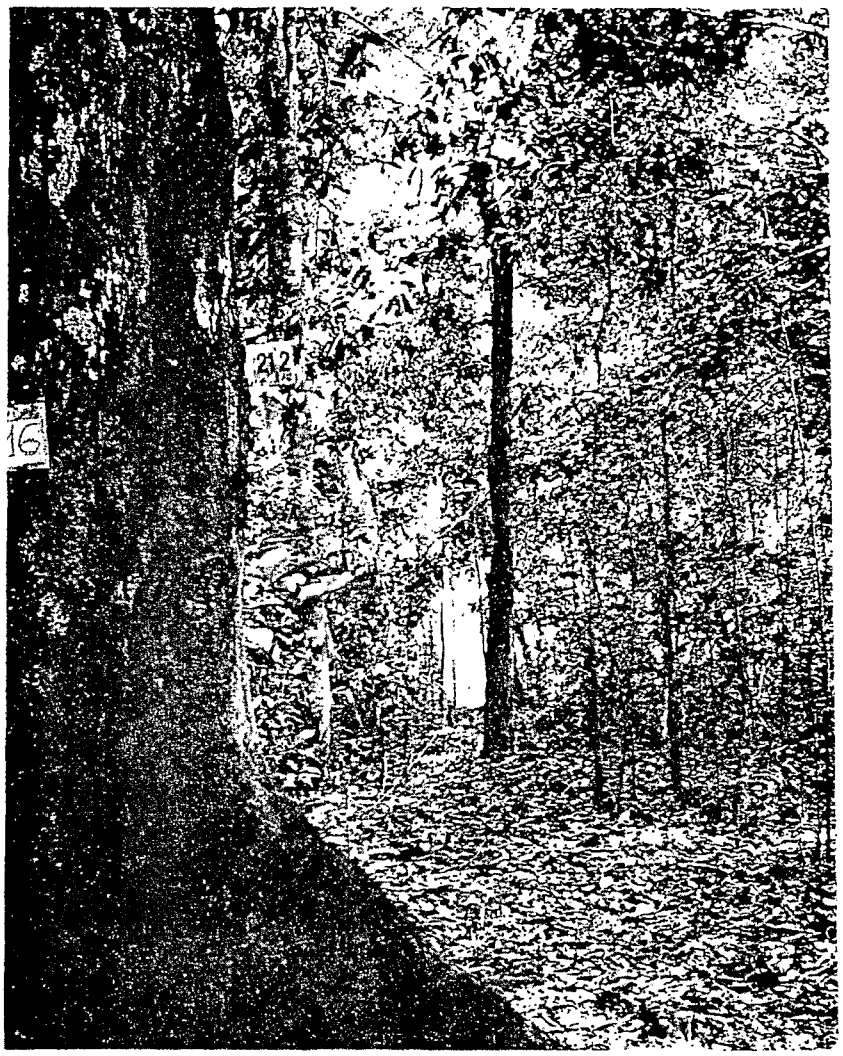

Figure 4. — Le layon E2 du site CH de notre site d'étude intensive dans le Parc National de Taï : 212 est le numéro de la parcelle et 16 est la référence d'un *Pycnanthus angolensis* porté sur le plan de la parcelle.

peuvent alors se distinguer aisément : la canopée permet le déplacement horizontal des singes de la couronne d'un arbre à celle d'un autre, alors que le passage d'un « émergent » à un autre les oblige à descendre et à emprunter la canopée avant de grimper à nouveau. *Thieghella heckelii* et *Brachystegia leonensis* sont parmi les arbres susceptibles de dépasser 40 m de hauteur. Nous appelons « strate inférieure » la strate formée d'arbustes, de jeunes arbres et de lianes, et « sol » la réunion des strates herbacée et humifuse.

Si les strates permettent de situer les singes en hauteur dans la végétation,

les micro-milieux dans lesquels ils évoluent peuvent être précisés par une analyse quantitative des supports utilisés. Nous avons distingué quatre types de supports selon des critères fonctionnels caractérisés par le type de locomotion requis. Les définitions en sont précisées et illustrées par la figure 11. Chez les Colobes, la brachiation est parfois brièvement utilisée lors de sauts de branches, notamment par le Colobe bai. Les supports ont alors été catalogués comme si le Singe les avait utilisés pour marcher.

1.2. *Les espèces du Parc National de Taï : abondance relative et effectif moyen des bandes*

Huit espèces de Cercopithécidés sont présentes dans le Parc National de Taï : un Mangabey, *Cercocebus atys* (Fig. 5), quatre Cercopithèques : la Mone de Campbell, *Cercopithecus campbelli,* la Diane, *C. diana* (Fig. 6), le Pain à cacheter, *C. nictitans* et le Pétauriste, *C. petaurista* (Fig. 7) et trois Colobes : le Colobe bai, *Colobus badius* (Fig. 8), le Magistrat, *C. polykomos* (Fig. 9) et le Colobe de Van Beneden, *C. verus* (Fig. 10) (1). Une étude préliminaire effectuée en 1976 et 1977 (Galat-Luong et Galat, 1978 et Galat, 1978) a permis de donner une idée de leur abondance relative exprimée en pourcentage des rencontres des bandes (Tab. I). Toutefois, *Cercopithecus nictitans* est absent d'une grande partie du Parc et du site d'étude principal, il n'est donc pas mentionné sur ce tableau. Les bandes les plus fréquemment rencontrées sont celles de *C. diana* et les plus rares celles de *Colobus verus.*

La mesure des *effectifs des bandes* permet de pondérer ces valeurs et de les présenter en termes d'abondance relative des individus. Soixante-neuf bandes de Cercopithecinés et 79 bandes de Colobinés ont été recensées entre 1976 et 1983. Pour chaque espèce, la moyenne des effectifs de ces bandes est présentée sur le tableau I. On remarque que seuls *Cercocebus atys* et *Colobus badius* vivent en bandes importantes atteignant 50 à 70 membres, alors que l'ordre de grandeur des bandes des autres espèces est généralement la dizaine : de 7 individus en moyenne chez le Colobe de Van Beneden à 14 chez la Diane. Ce contraste est d'autant plus important qu'il faut garder présent à l'esprit que la certitude des comptages est d'autant plus faible que les bandes sont plus nombreuses. *Cercocebus atys* se distingue, en outre, des autres espèces par l'absence de bandes d'effectifs réduits.

Pour toutes les espèces, sauf *Colobus polykomos,* les bandes sont généralement cohérentes pendant les phases de locomotion et lors du repos nocturne. Même dans le cas du Colobe bai dont les bandes sont les plus nombreuses, il est fréquent de rencontrer une bande entière dans un seul émergent. Compte tenu du nombre de rencontres des bandes et de leur effectif moyen, l'*abondance relative des individus* des sept espèces peut être calculée (Tab. I). L'ordre d'abondance est alors modifié en faveur des espèces vivant en bandes nombreuses. Un tiers des singes du Parc seraient des Colobes bais ; les Dianes et les Mangabeys formeraient un deuxième tiers et les individus des quatre autres espèces constitueraient le dernier tiers.

---

(1) Outre ces Simiens, la communauté de Primates de Taï comporte un Anthropoïde, le Chimpanzé *Pan troglodytes,* et deux prosimiens nocturnes, le Galago de Demidoff, *Galago demidovii* et le Potto *Perodicticus potto* (Guillaumet et Boesch, 1984).

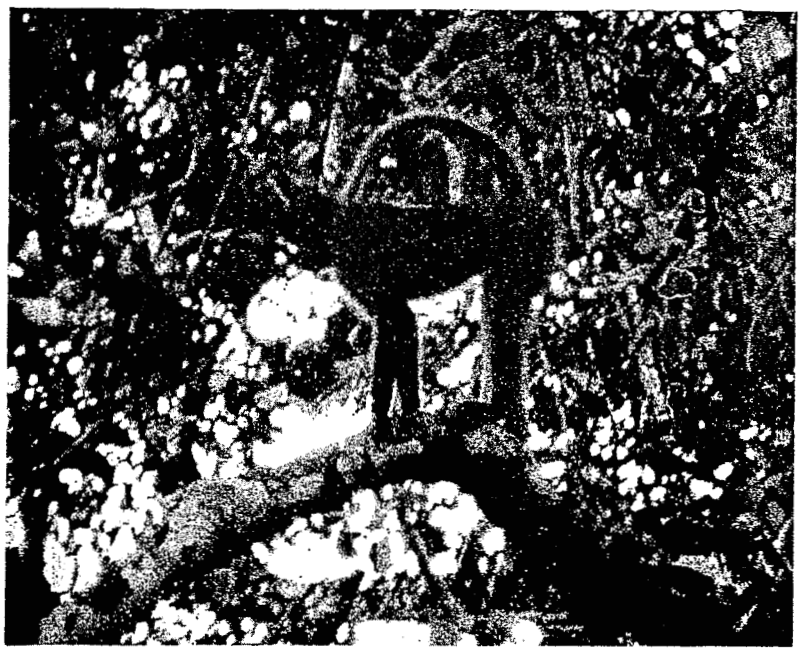

Figure 5. — Mangabey enfumé de la bande AT du site CH sur un support de type II. Le port de la queue, en arc de cercle formant un angle aigu avec le dos, est caractéristique de l'espèce.

Figure 6. — Mâle adulte de Diane du site CH sur une branche maîtresse d'un émergent.

Figure 7. — Femelle adulte Petauriste, avec enfant, dans la strate inférieure du site CH.

Figure 8. — Saut de Colobe Bai entre deux arbres.

Figure 9. — Colobe Magistrat adulte mangeant des feuilles.

Figure 10. — Mâle subadulte de Colobe de Van Beneden en posture de dissimulation face à l'observateur. La « crête » est bien visible.

TABLEAU I

Effectifs des bandes et abondance relative des Cercopithecidés du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

Cercopithecus nictitans, absent de la plus grande partie du Parc a été exclu des mesures. De par la nature du terrain, certains comptages peuvent présenter une certitude moins grande que d'autres et l'effectif mesuré peut dans ce cas être inférieur d'une ou quelques unités à l'effectif réel. (+) et + indiquent la présence de tels comptages. Toute estimation de ce type inférieure à la moyenne des comptages a été éliminée.

ESPECES	EFFECTIFS DES BANDES (Galat, 1983 ; Galat-Luong, 1983)			ABONDANCE RELATIVE					
				DES BANDES			DES INDIVIDUS		
	Effectifs moyens	Effectifs extrêmes	Nombre de bandes dénombrées	Nombre de rencontres	Abondance relative %	Rang	Nombre de rencontres × effectif moyen	Abondance relative %	Rang
Cercocebus									
C. atys	35,6 (+)	20-48 (+)	8	32	7,5	6	1 139	15,3	3
Cercopithecus									
C. campbelli	11,4 +	5-33 +	9	63	14,7	4	718	9,6	5
C. diana	14,3	5-30	26	114	26,7	1	1 630	21,9	2
C. petaurista	10,5 (+)	4-24 (+)	25	90	21,1	2	945	12,7	4
Colobus									
C. badius	36,8 +	8-70	17	67	15,7	3	2 465	33,1	1
C. polykomos	10,5 (+)	5-19	45	37	8,7	5	388	5,2	6
C. verus	7,1 (+)	3-14	17	24	5,6	7	170	2,3	7

1.3. *Les bandes du site d'étude : effectifs des bandes, domaines vitaux et densités*

Le type de relevé précédent risque cependant d'être influencé tant par les conditions de visibilité dans les strates préférentiellement utilisées par les diverses espèces, que par des différences de comportement et de mobilité de celles-ci. Ainsi, la Diane, Cercopithèque vivement coloré, très rapide et bruyant, est-elle plus aisément repérable que le Colobe de Van Beneden, Singe qui utilise à l'extrême les comportements de dissimulation (Galat-Luong, 1983 et appendice de cet article). Aussi convient-il, pour une estimation des densités absolues, de tenter de recenser toutes les bandes de chacune des espèces vivant sur un même site, de dénombrer leurs effectifs, puis de mesurer la surface de leurs domaines vitaux. Ceci a été fait sur le site CH (Fig. 1) pour *Cercopithecus campbelli, C. diana* et *C. petaurista* (1 bande de chaque espèce), *Colobus polykomos* et *C. verus* (deux bandes de chaque espèce). Une bande de *Cercocebus atys* et une bande de *Colobus badius* ont également été dénombrées, mais celles-ci sortant en partie de la zone layonnée du site, les superficies des domaines vitaux des deux bandes restent des estimations. Les effectifs des bandes étudiées (Tab. II) sont proches des valeurs moyennes obtenues sur l'ensemble

TABLEAU II

Effectifs des bandes, superficie des domaines vitaux et densités des Cercopithecidés du site CH du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

(m) : moyenne ; (e) : estimation.

Espèces	Code de bande	Effectif	Superficie du domaine vital (ha)	Densité (individus au km²)	Rang
Cercocebus					
C. atys	CAT	44	400 à 600 (e)	10 (7,3 à 11)	7
Cercopithecus					
C. campbelli	CCA	6	40	15	6
C. diana	CDI	16,27	93	17,5	5
C. petaurista	CBU	12	41	29,3	2
Colobus					
C. badius	CBA	66	100 (e) (39)	66 (169,3)	1
C. polykomos	CPO	8	35	22,9 = 23,5 (m)	3
	BPO	11	46	23,9	
C. verus	CVE	6	29	20,7 = 21 (m)	4
	HVE	7	33	21,2	

des bandes recensées dans le Parc (Tab. I). La taille des domaines vitaux permet de classer les espèces en deux groupes : celles se déplaçant sur des domaines de 100 ha ou davantage (*Cercocebus atys, Cercopithecus diana* et *Colobus badius*) et celles se limitant à des surfaces de moins de 50 ha. Les

densités sont importantes : au total, on peut trouver au moins 182 singes sur 1 km². Le colobe bai reste le plus abondant : 66 individus au km² environ, soit toujours le tiers environ du peuplement. L'influence du comportement des animaux sur les mesures d'abondance relative par relevé des rencontres est ici clairement mise en évidence, puisque le Colobe de Van Beneden est passé du dernier au quatrième rang, montrant qu'il n'est pas si rare qu'on le croyait, devançant même la Diane rétrogradée au 5e rang. Galat (1983) et Galat-Luong (1983) ont par ailleurs montré que les domaines vitaux des bandes de *Cercopithecus campbelli* CCA, *C. petaurista* CBU, *Colobus polykomos* CPO et *C. verus* CVE sont en grande partie inclus dans celui de la bande de *Cercopithecus diana* CDI et se superposent largement. Ces recouvrements multiples des domaines vitaux sont en fait la traduction des forts taux d'association pluri-spécifique que présentent la plupart des espèces, le Colobe de Van Beneden en particulier.

1.4. *La structure démographique et l'organisation sociale*

Taux de masculinité et taux d'immatures sont, après les effectifs des bandes, les deux principaux paramètres caractérisant la structure démographique des bandes de Primates.

Quelques exemples de recensements exhaustifs de bandes de Cercopithecidés de Taï sont présentés sur le tableau III. Du fait des médiocres conditions de visibilité, les valeurs calculées du tableau IV sont les moyennes des valeurs obtenues lors de chaque recensement à partir des seuls animaux dont on avait identifié l'âge et le sexe avec certitude.

Les bandes de Mangabeys et de Colobes bais comptent plusieurs mâles adultes. Cette structure multi-mâle est apparue dans tous les recensements où tous les individus ont pu être recensés et distingue nettement ces deux espèces de toutes les autres pour lesquelles nous n'avons jamais observé — en dehors de *Colobus polykomos* — plus d'un mâle adulte par bande. Ces dernières espèces forment donc des bandes uni-mâles. *C. polykomos* devrait également être compris dans cette catégorie (les bandes de Magistrats décrites dans le tableau III ne comprennent elles aussi qu'un seul mâle adulte, les autres étant sub-adultes), mais l'observation, bien exceptionnelle, de bandes comprenant deux mâles adultes conduit à les considérer comme des « age-graded male troops ».

Pour toutes les espèces, on note au sein des bandes un excès de femelles adultes dont l'ampleur varie de 1,8 à 3,9 femelles pour un mâle (Tab. IV), ce qui pose le problème des mâles excédentaires.

Le seul cas de mort par prédation observé sur le site est celui d'un Pétauriste mâle adulte tué et consommé par des chimpanzés. Le tableau V rapporte par ailleurs le sexe et l'âge des solitaires rencontrés dans le Parc. On remarque que ceux dont l'âge et le sexe ont été déterminés sont tous des mâles adultes chez les espèces à structure uni-mâle. Une bande de trois mâles Magistrats célibataires a par ailleurs traversé notre site de 6 h 00 à 7 h 00 le 1er avril 1983. Chez le Mangabey, nous n'avons par contre jamais observé de mâles solitaires et, à l'inverse, chez le Colobe bai aucun des solitaires rencontrés n'était un mâle adulte. Certains des « solitaires » de cette dernière espèce étaient d'ailleurs en fait seuls de leur espèce associés au sein de bandes de Magistrats.

Présence de solitaires et structure uni-mâle semblent donc liées. Ceci n'exclut pas pour autant le transfert de mâles d'une bande à l'autre chez les

TABLEAU III

Exemples de structures démographiques de bandes de Cercopithecidés recensés en Côte-d'Ivoire de 1976 à 1982.

MA : mâle adulte ou subadulte ; FA : femelle adulte ou subadulte ; a : adulte ou subadulte de sexe indéterminé ; J : juvénile ; E : enfant ; F/1M : nombre de femelles adultes ou subadultes pour un mâle ; J/1 a : nombre de jeunes (J + E + I) pour un adulte ou subadulte.

Espèces	Date	MA	FA	a	J	E	I	?	Total	F/1M	j/1a
Cercocebus											
C. atys	77-10-28	6	7	1	14	4	1	2	45	1,17	2,08
Cercopithecus											
C. campbelli											
	78-03-29	1	2		5		1		9 (+)	2	2
	81-11-27	1	2			2	2		7 (+)	2	1,33
C. diana											
	79-11-25	1	5		1		4		11	5	0,83
	81-10-30	1	6		2	4	4		17	6	1,43
C. petaurista											
	76-04-29	1	7		4		5		24 (+)	7	1,13
	81-10-28	1	3		4	2	1		11	3	1,75
Colobus											
C. badius											
	78-03-25	3	13	1	8	4	3		32	4,34	0,89
	78-05-28	9 (?)	10		4	5	3	6	37		0,64
C. polykomos											
	80-04-19	2	4		2		4		12	2	1
	82-03-29	3	4		1	3			11	1,33	0,57
C. verus											
	82-05-10	1	2		1	1	1	1	7	2	1
	82-05-12	1	2		1	1	1		6	2	1

espèces à bandes de structure multi-mâles. Il suffirait que les transferts aient lieu lors de rencontres de deux bandes. Un tel passage de mâle subadulte a d'ailleurs été observé chez le Singe Vert, *Cercopithecus aethiops* par Galat et Galat-Luong (1977).

Les quatre mâles adultes *Cercopithecus nictitans* méritent une mention particulière : ils ont été observés au Nord de notre site, dans des zones où aucune bande hétérosexuelle de cette espèce n'a été repérée. Leur présence marque là la limite Sud de l'aire de répartition de l'espèce. Il se pourrait que les mâles quittant le domaine vital de leur bande d'origine soient les premiers « colonisateurs » des zones marginales de l'aire de répartition de l'espèce.

En ce qui concerne le rôle des Cercopithecidés dans le cycle de la Fièvre Jaune, le *taux d'immatures* apparaît comme un facteur très important. Plus un individu est âgé, plus il est probable qu'il ait déjà été en contact avec le virus amaril. Immunisé, il ne peut alors plus servir de relai pour les vecteurs. Le tableau IV met en évidence une différence importante sur ce plan entre les deux sous-familles présentes. La proportion de jeunes est moins importante chez les Colobinés que chez les Cercopithécinés. Cette particularité compense

TABLEAU IV

Taux de masculinité et taux d'immatures moyens des bandes de Cercopithecidés du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

Espèces	Nombre de femelles pour un mâle	Nombre de bandes	Nombre de jeunes pour un adulte	Nombre de bandes
Cercocebus				
C. atys	2,6	6	1,8	6
Cercopithecus				
C. campbelli	1,9	7	1,0	11
C. diana	3,9	17	1,2	33
C. petaurista	2,6	22	1,6	28
Colobus				
C. badius	3,3	6	0,7	10
C. polykomos	1,8	11	0,8	23
C. verus	2,5	2	0,9	9

TABLEAU V

Nombre et nature des Cercopithecidés solitaires rencontrés dans le Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire, de 1976 à 1984.

M : mâle ; F : femelle ; A : adulte ; a : adulte ou subadulte ; S. subadulte ; J. juvénile.

Espèces	Nombre d'observations	Sexe	Age
Cercocebus			
C. atys	0		
Cercopithecus			
C. campbelli	1		a
C. diana	3	M	A
C. nictitans	4	M	A
C. petaurista	1	M	A
Colobus			
C. badius	3		a
	1		J
	1	M	J
	1	F	S
	2		
C. polykomos	1		J
	2	M	A
C. verus	1	M	A

le fait que les Colobes ont une phase de virémie plus longue que les Cercopithécinés. Bien que chez ces derniers la période pendant laquelle le virus amaril peut être transmis à un vecteur soit plus courte, la proportion d'individus porteurs peut être plus importante que chez les Colobinés.

2. — *LA SEPARATION DES NICHES ECOLOGIQUES*

La quantification du partage des ressources du milieu a été obtenue en mesurant pour chaque espèce, par des relevés à intervalles d'un quart d'heure (Clutton-Brock, 1972 ; Galat et Galat-Luong, 1976, 1977), le temps passé à exploiter diverses catégories de strates (sol, strate inférieure, canopée et émergents), de supports (type I, troncs verticaux ; type II, branches maîtresses ; type III, branches moyennes ; type IV, branches fines) et d'aliments (fruits, feuilles, fleurs, divers végétaux, invertébrés et vertébrés).

2.1. *La stratification des espèces*

Calculés à partir d'un échantillon total de 9 163 observations, les taux d'utilisation des différentes strates pour chaque espèce sont présentés dans le tableau VI. Une première remarque s'impose : *la canopée,* strate la plus dense en végétation est également la plus fréquentée et ce, dans des proportions voisines pour la plupart des espèces. Ce taux d'utilisation n'est significativement plus important que pour le Colobe de Van Beneden (Galat-Luong, 1983). C'est là que cette espèce dont la tendance spécifique à l'association est, comme nous

TABLEAU VI

Utilisation comparée des strates par les Cercopithecidés du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

(C) + (E) = « hautes strates ».

	Taux de présence dans les diverses strates					
	Sol	Inférieure	Canopée (C)	Emergents (E)	(C) + (E)	Nombre d'observations
Colobus badius	0,1	8,2	50,1	41,6	91,7	1 903
Cercopithecus diana	0,1	10,3	57,0	32,7	89,7	2 040
Colobus polykomos	0,2	15,1	51,8	32,9	84,7	2 242
Colobus verus	2,0	23,1	59,7	15,2	74,9	397
Cercopithecus campbelli	1,7	29,9	54,5	13,8	68,3	633
Cercopithecus petaurista	0,1	36,7	58,9	4,3	63,2	1 257
Cercocebus atys	28,8	46,7	22,9	1,6	24,5	691

le verrons, la plus forte (Galat-Luong et Galat, 1978) a la plus forte probabilité de rencontrer une autre espèce, puisque toutes s'y trouvent plus de la moitié du temps, hormis *Cercocebus atys* qui n'y est noté que dans moins d'un quart des observations.

Ce Cercocèbe est d'ailleurs le seul de nos singes à vivre *à terre* dans des proportions importantes : un tiers du temps. Parmi les autres, seuls le Colobe de Van Beneden et la Mone de Campbell se déplacent au sol à des taux non négligeables. C'est surtout pour fuir ou lorsqu'il est associé à une bande de Mangabeys que le Colobe de Van Beneden se déplace à terre. Le taux de 2 % mesuré pour cette espèce risque ainsi d'être un minimum puisque les individus perturbés, les singes en fuite en premier lieu, sont éliminés de nos relevés. Les autres espèces ne descendent qu'exceptionnellement à terre : nous avons observé, par exemple, des mâles Mones rejoignant leur bande, une Diane y recherchant de la nourriture, un Pétauriste traversant la piste au niveau d'un pont en longeant une galerie forestière, un Colobe bai s'alimentant dans un bas-fond marécageux et deux mâles adultes Magistrats célibataires se déplaçant d'un galop lourd si rapide qu'ils ne paraissaient guère voir les obstacles placés sur leur trajet et que l'un d'eux est passé entre les deux auteurs sans réagir à leur présence.

L'utilisation de la *strate inférieure* et des *émergents* par les différentes espèces fait en revanche apparaître deux tendances inverses. Si nous classons nos singes dans l'ordre suivant : *Colobus badius, Cercopithecus diana, Colobus polykomos, C. verus, Cercopithecus campbelli, C. petaurista, Cercocebus atys,* nous voyons que ces espèces fréquentent les émergents en proportion décroissante, de 41,6 % à 1,6 %, et la strate inférieure en proportion croissante, de 8,2 % à 46,7 %.

Ainsi, si la plupart des singes utilisent la canopée, strate représentant un grand volume de végétation et située au « centre de gravité » de cette dernière, dans des proportions importantes et semblables, on assiste en revanche à un partage graduel mais net des autres étages de végétation.

Rangés selon cet ordre dans le tableau VI, trois tendances se font jour : un premier groupe d'espèces comprenant *Colobus badius, Cercopithecus diana* et *Colobus polykomos* vit surtout, plus de 85 % du temps, dans les hautes strates (canopée et émergents). Ces trois espèces passent un tiers du temps ou davantage dans les émergents et moins de 15 % dans la strate inférieure.

Un deuxième groupe est plus fréquemment rencontré plus bas dans la végétation. Il s'agit de *Colobus verus, Cercopithecus campbelli* et *C. petaurista.* Ces trois espèces qui fréquentent les hautes strates des deux tiers aux trois quarts du temps ne sont vues dans les émergents que dans moins de 15 % des observations ; elles passent, par contre, un quart à plus d'un tiers de leur temps dans la strate inférieure.

Le dernier groupe ne comprend que *Cercocebus atys* : il passe presque un tiers de la journée au sol et presque la moitié dans la strate inférieure, moins d'un quart dans la canopée et ne fait que transiter dans les émergents (les mâles adultes essentiellement) et ceci très rarement. Ce Mangabey est donc caractéristique des très basses strates.

2.2. *L'utilisation des différents types de supports*

La localisation des singes dans l'espace peut également être caractérisée par la nature du support de locomotion habituellement utilisé (Fig. 11). Les proportions observées au cours de notre étude, et basées sur un échantillon total de 12 313 observations, sont indiquées dans le tableau VII.

TYPE	DESCRIPTION	LOCOMOTION
I	Branche ou tronc à disposition verticale ou sub verticale et de diamètre important	alternativement: traction simultanée des membres antérieurs écartés (articulations sous tension) et poussée simultanée des membres postérieurs (articulation en compression)
II	Branche ou tronc à disposition horizontale ou sub-horizontale à diamètre supérieur ou égal à la largeur du pied	quadrupède diagonale, galop, trot. Les mains et les pieds ne tiennent pas le support. Locomotion de type "terrestre"
III	Branche ou tronc à diamètre inférieur à la largeur de la main	quadrupède diagonale, les mains et les pieds tiennent le support
IV	Branche à diamètre trop faible pour soutenir le poids du singe	locomotion irrégulière. Les pieds et les mains tiennent plusieurs supports simultanés.

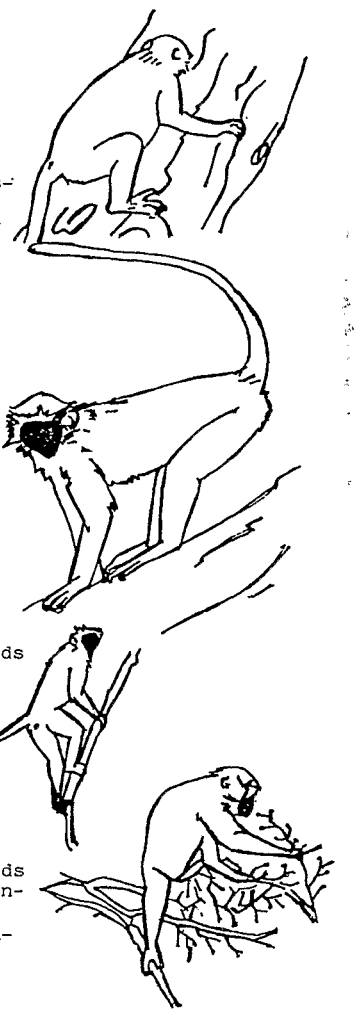

Figure 11. — Classification fonctionnnelle des supports de locomotion adoptée dans ce travail.

On note immédiatement que les profils d'utilisation des différents types de supports sont très semblables d'une espèce à l'autre. Les plus utilisées sont les branches moyennes de type III sur lesquelles les singes passent tous environ la moitié de leur temps (de 46 à 58 %). Viennent ensuite les branches maî-

TABLEAU VII

Utilisation comparée des supports par les Cercopithecidés du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

	Taux d'utilisation des supports de type I	II	III	IV	Nombre d'observations
Colobus badius	1,2	36,2	52,7	9,9	1 854
Cercopithecus diana	1,1	34,6	50,9	13,4	1 977
Colobus polykomos	1,1	39,7	46,6	12,6	2 117
Colobus verus	0,8	24,1	57,6	17,6	376
Cercopithecus campbelli	0,4	31,9	47,6	20,1	589
Cercopithecus petaurista	1,3	20,2	54,8	23,7	1 199
Cercocebus atys	3,5	21,7	46,1	28,2	428

tresses de type II, puis les branches fines de type IV. Les troncs verticaux sont très peu empruntés. Seuls *Cercopithecus petaurista* et *Cercocebus atys*, tout en fréquentant les supports de type I et III à des taux semblables à ceux des autres espèces, se distinguent par une utilisation plus importante des fins supports de type IV aux dépens des grosses branches de type II.

Cercocebus atys est la seule espèce à utiliser de façon significative les troncs de type I (3,5 % contre 0 4 à 1,3 % pour les autres espèces). Pour un Singe se déplaçant souvent à terre, grimper aux troncs est souvent la solution la plus rapide soit pour monter dans les arbres, soit pour s'élever de quelques mètres afin de mieux voir ce qui se passe alentour.

En classant les espèces selon un taux décroissant de fréquentation des hautes strates, on voit (Tab. VII) que plus les singes vivent haut dans la végétation, plus ils utilisent les branches maîtresses (II) et moins ils se servent des très fines (IV). Le trois espèces du premier groupe : *Colobus badius, Cercopithecus diana* et *Colobus polykomos* illustrent clairement ce point en passant plus du tiers de leur temps sur les branches de type II et moins d'un septième sur celles de type IV. A l'inverse, les deux espèces vivant près du sol, *Cercocebus atys* et *Cercopithecus petaurista*, circulent plus sur les branches de type IV que sur celles de type II. Cette différence d'utilisation est liée aux contraintes que fait peser la structure des différents étages de la végétation sur les trajets utilisables par les singes. Une Diane se déplaçant d'un émergent à un autre doit d'abord descendre de celui où elle se trouve, éventuellement en sautant (utilisation des branches fines de type IV), mais généralement en se dirigeant vers le tronc sur les branches maîtresses, au niveau de la canopée où les couronnes des arbres sont en contact ; elle circule ensuite dans la voûte continue en suivant des « itinéraires » constitués essentiellement de supports de type II, avant de pouvoir grimper dans l'émergent suivant et atteindre sa couronne foliaire en se déplaçant de nouveau sur les branches maîtresses. A l'inverse, la strate inférieure est constituée d'arbrisseaux, de jeunes repousses et de lianes dépourvues de branches de type II et les déplacements impliquent l'utilisation de celles des types III et IV. Chez le Pétauriste, le phénomène est accentué par une tendance au cours de ses déplacements à se dissi-

muler au sein des zones de feuillage dense, préférant souvent les écrans de verdure entourant les châblis et bordant les anciennes pistes forestières. Les déplacements se font alors en utilisant au maximum les extrémités feuillues des branches.

2.3. *Le régime alimentaire*

Le régime alimentaire des Cercopithecinés de Taï, étudié en calculant les proportions des différents types de prises alimentaires (988 observations au total, Tab. VIII), est caractérisé par une frugivorie marquée chez les Cercopithèques (environ les 3/4 des observations des prises d'aliments) et plus encore chez le Cercocèbe (plus de 9/10). D'une manière plus générale, les régimes alimentaires des trois espèces de Cercopithèques apparaissent dans l'ensemble assez semblables, et les différences ne sont pas significatives pour les catégories « fruits », « feuilles » et « divers végétaux » (Galat, 1983). Ces résultats traduisent bien l'impression d'absence de compétition interspécifique qui frappe fréquemment l'observateur lorsqu'il suit les singes d'une troupe plurispécifique s'alimentant simultanément des mêmes fruits dans les mêmes arbres, à proximité les uns des autres. En réalité, l'expression de ces résultats où classes d'âge et de sexe, ainsi que les saisons, sont confondues, masque vraisemblablement une séparation des niches que seule une analyse plus fine des sous-populations et des variations saisonnières peut mettre en évidence. Une telle étude a été menée au Gabon sur une population écologiquement équivalente à celle de Taï par Gautier-Hion (1980) qui a clairement mis en relief l'imbrication des niches alimentaires et leur séparation à certaines époques de l'année.

Le même tableau VIII met également en lumière la nette folivorie des trois Colobes (de 53 à 94 %), ainsi que leur absence totale de zoophagie.

TABLEAU VIII

Régime alimentaire, en pourcentage du nombre de prises alimentaires, des Cercopithecidés du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

	Cercocebus	*Cercopithecus*			*Colobus*		
	atys	*campbelli*	*diana*	*petaurista*	*badius*	*polykomos*	*verus*
Aliments végétaux	**98,7**	**84,8**	**95,3**	**92,7**	**100**	**100**	**100**
Fruits	93,5	78,3	76,3	77,2	10,4	32,5	0,0
Feuilles	1,3	0,0	7,7	5,5	83,5	53,1	94,1
Fleurs	1,3	0,0	5,0	0,0	0,0	4,3	0,0
Divers	2,6	6,5	6,4	10,0	6,1	10,1	5,9
Proies animales	**1,3**	**15,2**	**4,7**	**7,3**	**0,0**	**0,0**	**0,0**
Invertébrés	1,3	15,2	4,0	7,3	0,0	0,0	0,0
Vertébrés	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Nombre d'observations	**77**	**46**	**299**	**110**	**230**	**209**	**17**

Colobus polykomos se distingue toutefois nettement de ses deux congénères par l'importance du taux de frugivorie (1/3 des prises alimentaires).

En revanche, le Magistrat mange significativement moins de feuilles. Il présente ainsi un régime alimentaire plus varié qui se caractérise également par une consommation plus importante de parties végétales autres que les fruits et les feuilles (fleurs, bourgeons, boutons floraux, mousses ou lichens, etc.), alors que le Colobe bai ne se distingue pas du Colobe de Van Beneden sur ce plan.

3. — *LA TENDANCE A L'ASSOCIATION ET LES RELATIONS INTER-BANDES*

Les Cercopithecidés du Parc National de Taï montrent une forte tendance à s'associer les uns aux autres : 80 % des bandes rencontrées (sur 439 rencontres) l'ont été au sein de troupes plurispécifiques. L'analyse des espèces composant les troupes plurispécifiques montre que toutes ne s'associent pas avec la même fréquence. La tendance spécifique à l'association (Tab. IX), calculée selon la méthode de Gautier et Gautier-Hion (1969), montre des taux maximaux pour *Colobus verus* (0,92) puis pour *Cercopithecus petaurista, Colobus badius* et *Cercopithecus diana* (0,88 à 0,86). Les moins marqués sont ceux de *Colobus polykomos* et de *Cercocebus atys.*

TABLEAU IX

Tendance à l'association des Primates diurnes du site CH du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

Espèces	Rencontres poly-spécifiques	Rencontres mono-spécifiques	Tendance à l'association	Rang (Ta)	χ^2
Cercocebus					
C. atys	20	12	0,63	7	2,00 NS
Cercopithecus					
C. campbelli	48	15	0,76	5	17,29 S
C. diana	98	16	0,86	4	58,98 S
C. petaurista	79	11	0,88	2	51,38 S
Colobus					
C. badius	58	9	0,87	3	35,84 S
C. polykomos	25	12	0,68	6	4,57 S
C. verus	22	2	0,92	1	16,67 S
Pan troglodytes	0	8	0,00	8	8,00 S

Galat-Luong et Galat (1978) ont également relevé que l'affinité entre espèces considérées deux à deux (Tab. X), toujours selon les indices de Gautier et Gautier-Hion (1969) peut être plus particulièrement importante pour certains couples d'espèces comme *Cercopithecus petaurista - C. diana, C. diana -*

TABLEAU X

Affinités entre les primates diurnes du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.

Le nombre total de rencontres suit le nom de l'espèce. Les indices d'affinité sont en caractères gras. Le nombre de rencontres des deux espèces associées figure entre parenthèses.

D : *Cercopithecus diana* ; N : *C. nictitans* ; P : *C. petaurista* ; A : *Cercocebus atys* ; B : *Colobus badius* ; Po : *C. polykomos* ; V : *C. verus* ; T : *Pan troglodytes.*

		D	N	P	A	B	Po	V	T
C. campbelli	63	**0,44**	**0,06**	**0,50**	**0,23**	**0,31**	**0,12**	**0,28**	**0**
		(39)	(2)	(38)	(11)	(20)	(6)	(12)	(0)
C. diana		114	**0,03**	**0,67**	**0,19**	**0,55**	**0,25**	**0,26**	**0**
			(2)	(68)	(14)	(50)	(19)	(18)	(0)
C. nictitans			4	**0,04**	**0**	**0,06**	**0**	**0,07**	**0**
				(2)	(0)	(2)	(0)	(1)	(0)
C. petaurista				90	**0,23**	**0,43**	**0,17**	**0,32**	**0**
					(14)	(34)	(11)	(18)	(0)
C. atys					32	**0,14**	**0,06**	**0,18**	**0**
						(7)	(2)	(5)	(0)
C. badius						67	**0,21**	**0,16**	**0**
							(11)	(7)	(0)
C. polykomos							37	**0,13**	**0**
								(4)	(0)
C. verus								24	**0**
									(0)
P. troglodytes									8

Colobus badius et *Cercopithecus petaurista - C. campbelli,* alors que *Colobus verus,* dont la tendance spécifique à l'association est pourtant la plus élevée, ne paraît au contraire pas présenter de forte affinité pour une espèce particulière. Certaines de ces « préférences » peuvent être simplement liées à la plus grande abondance des espèces. Cela peut être le cas pour l'affinité entre *Cercopithecus diana* et *C. petaurista,* les deux singes les plus abondants (en pourcentages des rencontres de bandes) et aussi pour *Colobus polykomos* dont la tendance à l'association est l'une des moins marquées et que l'on rencontre plutôt en compagnie de *Cercopithecus diana, Colobus badius* et *Cercopithecus petaurista,* « choix » probablement lié ici aussi à la plus grande abondance de ces trois espèces. En revanche, l'ordre de préférence des espèces pour lesquelles le Colobe de Van Beneden montre le plus d'affinité ne correspond pas particulièrement à l'ordre de leur abondance : *Cercopithecus petaurista* (0,32), *C. campbelli* (0,28) et *C. diana* (0,26) et dénote dans ce cas une réelle affinité. La même étude a également mis en évidence que l'on rencontre significativement moins souvent *Cercopithecus diana, C. petaurista, Colobus badius* et *C. verus* en groupes monospécifiques que l'on pourrait s'y attendre en considérant la distribution globale des espèces en fonction du nombre d'espèces présentes dans une même troupe. Seul *Colobus polykomos* suit la distribution

moyenne. A l'inverse, *Cercopithecus diana* et *C. petaurista* préfèrent les groupements trispécifiques, *Cercocebus atys* les groupements pentaspécifiques et *Colobus verus* montre une tendance à préférer les groupements importants : quadri, penta et hexaspécifiques (Fig. 12).

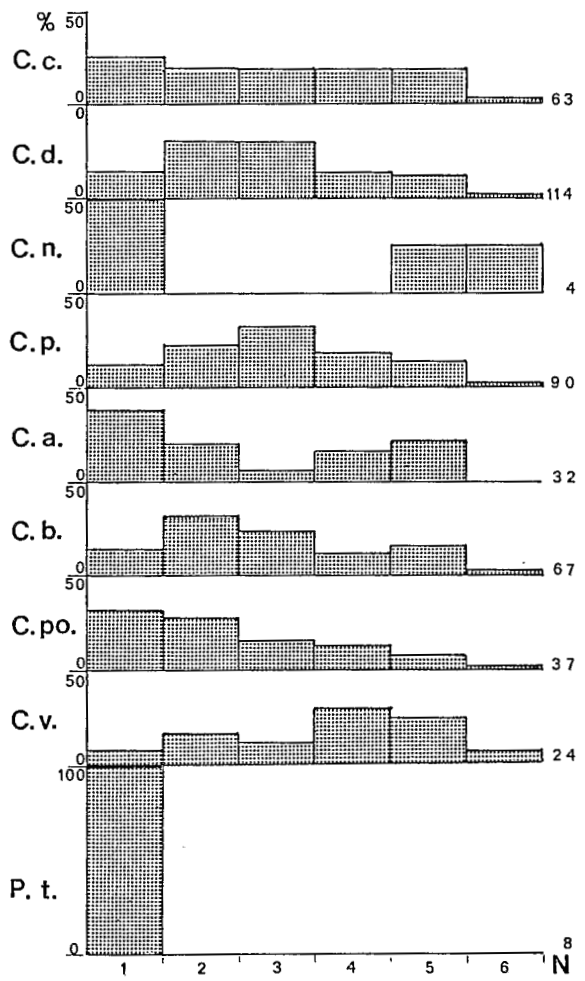

Figure 12. — Préférences spécifiques pour les divers types de groupements, exprimées en pourcentage du nombre total de rencontres de chaque espèce. C.c., *Cercopithecus campbelli* ; C.d., *Cercopithecus diana* ; C.n., *Cercopithecus nictitans* ; C.p. *Cercopithecus petaurista* ; C.a., *Cercocebus atys* ; C.b., *Colobus badius* ; C.po., *Colobus polykomos* ; C.v., *Colobus verus* ; P.t., *Pan troglodytes*. N, nombre d'espèces associées.

Si les différentes espèces ont bien une tendance générale à se regrouper, il n'en est pas de même pour les bandes différentes de même espèce qui au contraire ne se mélangent pas. Généralement elles se repoussent et s'évitent. Nous désignons par comportements de type territorial ceux permettant aux

bandes de se repousser, en réservant au comportement territorial *sensu stricto* les situations où la localisation de leurs manifestations agonistiques permet en outre de délimiter une surface toujours défendue. Selon ces critères, *Cercopithecus diana* apparaît le plus territorial des simiens du site et la surface du territoire de la bande CDI est très voisine de celle de son domaine vital (Galat, 1983). Si *Cercopithecus campbelli, C. petaurista* et *Colobus polykomos* sont également des espèces territoriales la situation de *Colobus verus* est moins claire. Des conflits interbandes entre Colobes de Van Beneden n'ont été observés qu'au cours de conflits territoriaux plurispécifiques. De tels conflits opposent deux troupes plurispécifiques menées chacune par une bande de Dianes qui sont généralement à l'origine du conflit. Si la localisation des comportements territoriaux des Colobes de Van Beneden permet bien de délimiter une zone défendue par chacune des bandes, l'absence d'observation de conflit interbande hors du contexte plurispécifique implique des réserves sur la définition précise de ces comportements. Une zone du domaine vital défendue seulement si d'autres espèces y concourrent peut-elle être qualifiée de territoire ?

Les deux dernières espèces apparaissent non territoriales. Chez *Colobus badius,* les bandes s'évitent sans conflit dès qu'elles sont en contact visuel. Chez *Cercocebus atys,* aucune rencontre n'a été observée. En fait, une seule bande a été repérée sur le site de 1978 à 1982. Ce n'est que courant 1982 qu'une seconde bande plus petite a périodiquement traversé la zone d'étude mais aucune rencontre entre les deux n'a été observée.

DISCUSSION

Des trois critères retenus pour étudier la séparation des niches, le plus apparent est l'étagement des espèces dans la végétation. Toutes se partagent la canopée et y passent la moitié du temps, sauf le Mangabey. Toutes se déplacent très peu à terre, sauf encore le Mangabey. L'utilisation de ces deux strates distingue *Cercocebus atys* des autres espèces, mais non celles-ci entre elles. Par contre, strate inférieure et émergents sont différemment utilisés par toutes les espèces (y compris le Mangabey). Les valeurs mesurées pour l'utilisation des supports donne le même type de résultats : toutes les espèces utilisent beaucoup les supports de type III et peu ceux de type I, et c'est l'utilisation des supports de types II et IV qui discrimine les espèces, d'une manière d'ailleurs semblable et parallèle aux strates.

La discrimination des espèces en fonction de la localisation dans la végétation n'est ainsi nettement tranchée que pour le Mangabey. Pour les autres singes, les différences apparaissent graduelles d'une espèce à l'autre. Ce manque de contraste net peut être lié au comportement des singes au sein des associations plurispécifiques. En effet Gautier-Hion *et al* (1983), ont mis en évidence au Gabon l'élargissement de certaines dimensions de la niche écologique des espèces lorsqu'elles vivent en association avec d'autres.

Des similitudes dans la mesure de certains paramètres relevés pour décrire l'arboricolisme nous ont amené à regrouper certaines espèces, telles *Colobus badius, Cercopithecus diana* et *Colobus polykomos,* caractéristiques des hautes strates. Mais d'autres critères mettent au contraire en évidence des différences. Au sein de la même dimension et pour les trois espèces prises en

exemple, si les tendances vont bien dans le même sens, il n'en demeure pas moins que les valeurs mesurées sont significativement différentes les unes des autres. Pour l'utilisation des supports, si certains paramètres, comme l'utilisation des types I et III ne participent guère à la discrimination des niches, les autres (II et IV) renforcent à l'inverse à la fois le parallélisme des tendances et la réalité des divergences.

Mais surtout, des contrastes marqués apparaissent dès que l'on considère le troisième paramètre étudié ici, le régime alimentaire. Des trois espèces, la première, *Colobus badius,* est essentiellement folivore (84 %), la dernière, *Cercopithecus diana,* est nettement frugivore (76 %) alors que la troisième, *Colobus polykomos,* adopte un régime alimentaire mixte (53 % / 33 %).

Parmi les espèces vivant plus bas dans la végétation, des différences de régime alimentaire du même type opposent *Colobus verus* à *Cercopithecus campbelli,* l'espèce vivant au même niveau : *Colobus verus* est folivore à 94 %, alors que *Cercopithecus campbelli* est frugivore à 78 %.

Les différences sont par contre plus subtiles entre *C. campbelli* et *C. petaurista,* toutes les deux frugivores à 77-78 %. Elles divergent dans leur utilisation des émergents (4 % contre 14 %) et l'utilisation des supports de types II et IV. Il est également possible qu'une analyse plus fine fasse apparaître des différences de régime alimentaire. C'est en effet précisément chez les deux espèces équivalentes du Gabon, *C. cephus* (analogue de *C. petaurista*) et *C. pogonias* (analogue de *C. campbelli*) que Gautier-Hion (1980) a mis en évidence que la séparation des niches alimentaires apparaît nettement quand l'analyse prend en compte les sexes et les saisons.

Certains paramètres des niches écologiques ainsi définis peuvent-ils être reliés aux caractéristiques démographiques des espèces, à leur organisation sociale et à leur répartition dans l'espace ?

Les valeurs relevées pour les effectifs des bandes et la superficie des domaines vitaux permettent de distinguer deux tendances :

— des espèces vivant en bandes d'effectifs importants (*Colobus badius* et *Cercocebus atys*) au moyen (*Cercopithecus diana*) sur de vastes domaines vitaux ;

— des espèces dont les petites bandes se déplacent sur des domaines vitaux de superficie réduite (*Cercopithecus campbelli, Colobus verus, Cercopithecus petaurista* et *Colobus polykomos*).

Les ressources ou les micromilieux exploités par les espèces d'un même groupe présenteraient-ils des points communs en rapport avec ces deux types d'occupation de l'espace ?

Des trois espèces à grands domaines vitaux, l'une, *Cercocebus atys* fréquente plus particulièrement le sol. La physionomie de cette strate en forêt apparaît, en contraste avec l'exubérance de la végétation qui la surplombe, particulièrement pauvre. Les plantes herbacées y sont rares en dehors des bas-fonds, les arbres n'y sont visibles que par leurs troncs et les lianes ne produisent souvent leurs fruits que bien en dessus de hauteur d'homme. Les 2 km² du site d'étude sont généralement prospectés par la bande CAT de Mangabeys en un ou deux jours, suivis de deux à trois jours d'absence. Le vaste domaine vital de cette bande peut donc apparaître comme une conséquence de la grande dispersion des ressources dans ce milieu.

Les deux autres espèces à grands domaines vitaux, *Colobus badius* et

Cercopithecus diana montrent une nette tendance à l'exploitation des émergents. Cette strate est formée d'arbres non contigus et dispersés dans l'espace, ce qui aboutit à une faible densité de végétation si l'on considère ces grands arbres par rapport au volume total de la végétation forestière.

L'exploitation de grandes surfaces, tant par le Mangabey que par le Colobe bai et la Diane, apparaît donc liée à la faible densité en aliments des milieux exploités.

Colobus badius consomme surtout des feuilles et *Cercopithecus diana* essentiellement des fruits. Pour *Colobus badius,* le feuillage constitue une ressource relativement abondante et homogénément répartie. Les bandes peuvent comprendre des effectifs importants. Une bande exploite généralement un groupe d'émergents localisés puis, lorsque les ressources s'épuisent, visite une autre zone de son domaine vital. Ce type d'exploitation est difficilement compatible avec la défense d'un territoire.

Pour *Cercopithecus diana,* les fruits qui constituent la base de son régime sont encore plus dispersés et répartis d'une manière très hétérogène, tant dans l'espace que dans le temps. Pour une même superficie de domaine vital les effectifs des bandes ont donc avantage à être moins importants. Leurs membres recherchent des fruits ayant atteint le stade de murissement qu'ils préfèrent, en effectuant des déplacements incessants sur de grands domaines vitaux explorés quotidiennement et ils défendent préventivement ces ressources peu prévisibles par des comportements territoriaux.

D'après le tableau VI, on peut calculer qu'à l'inverse, hormis *Colobus polykomos,* le groupe d'espèces vivant sur de petits domaines vitaux, *Cercopithecus campbelli, Colobus verus* et *Cercopithecus petaurista,* utilise surtout les strates moyennes. Les trois espèces y passent de 82 à 96 % de leur temps, contre 58 à 69 % pour celles à grands domaines vitaux. En comparaison avec les strates la plus haute et la plus basse, cet étage de la végétation apparaît particulièrement dense et homogène. Ces trois singes peuvent y délimiter des surfaces minimum réunissant en quantités suffisantes et prévisibles les ressources nécessaires à de petites bandes. Celles-ci peuvent alors bien en connaître les disponibilités présentes et à venir et elles les défendent par des comportements territoriaux marqués. L'inclusion de *Colobus polykomos* parmi les espèces à petits domaines vitaux s'inscrit dans la même logique. Si chacune des trois premières espèces est caractérisée par un régime alimentaire spécialisé soit vers la folivorie, soit vers la frugivorie, *Colobus polykomos* adopte un régime mixte. C'est, de plus, l'espèce qui est la plus éclectique en ce qui concerne l'utilisation des trois strates arborées de la végétation ; les membres d'une même bande peuvent très souvent être observés dispersés de la strate inférieure aux émergents, tant lors de l'alimentation que lors du repos. Les ressources disponibles pour un même volume de végétation sont donc augmentées, et un petit domaine vital peut, pour cette espèce aussi, inclure le minimum alimentaire nécessaire à une petite bande et ce « minimum vital » sera défendu.

Si cette séparation des niches réduit la compétition interspécifique et permet aux espèces de se partager au mieux les ressources du milieu, elle n'explique pas, par contre, pourquoi existe entre ces mêmes espèces une attraction puissante qui les amène à se réunir au sein de troupes plurispécifiques. Quels sont donc les avantages dont elles peuvent bénéficier dans le cadre de ces associations ?

Cette question a été abordée, en particulier, par Gautier et Gautier-Hion

(1969), Gautier-Hion et Gautier (1974), Gautier-Hion *et al* (1983), Struhsaker (1981) et Terborgh (1983). Récemment Gautier et Gautier-Hion (1983) ont mis en évidence l'existence d'une structure et d'une organisation sociale plurispécifique. A Taï, l'examen des indices décrivant quantitativement la tendance spécifique à l'association, les affinités des espèces entre elles et les préférences spécifiques pour certains types de groupements selon le nombre d'espèces qui les composent, implique que si les espèces montrent bien toutes une tendance positive à s'associer, son intensité est variable et surtout son expression peut prendre des formes différentes. Les motivations qui la sous-tendent sont donc probablement aussi différentes (Galat-Luong, 1979, 1983). L'analyse des comportements exprimés lors des interactions entre individus d'espèces différentes montrent :

— que les différentes espèces interagissent à tous les degrés possibles, des interactions sonores à longue distance aux contacts avec épouillage en passant par les interactions ludiques, agonistiques et même sexuelles ;

— qu'elles tiennent compte, tant au niveau individuel qu'au niveau du groupe, des informations provenant des membres des autres espèces (y compris de vertébrés non primates comme des céphalophes ou certains oiseaux).

Cet échange d'informations peut porter sur :

— la synchronisation des activités quotidiennes : départ des phases de locomotion, choix des trajets ou des zones de repos, ces activités étant fréquemment liées aux initiatives de *Cercopithecus diana ;*

— le repérage des sites de nourriture, les espèces à grands domaines vitaux, *Cercocebus atys* en particulier, profitant de la connaissance qu'ont les espèces à petit domaine vital de leur zone, alors qu'inversement ces dernières se laissent entraîner à l'exploration des régions marginales en suivant les premières dans leurs déplacements ;

— la localisation des prédateurs, les espèces vivant près du sol étant plus à même de détecter les prédateurs terrestres, hommes et fauves, celles des hauts strates informant les précédentes de la présence du Grand Aigle ravisseur des Singes, *Stephanoaetus coronatus.*

L'ensemble de ces liens se traduit par une forte cohésion des différentes espèces au sein des troupes plurispécifiques que l'observateur peut appréhender lors des conflits territoriaux, non pas entre bandes d'une même espèce comme le voudrait la définition, mais entre troupes plurispécifiques. Les conflits de ce type sont généralement engagés par *Cercopithecus diana,* mais les autres espèces y participent dans la mesure où une bande de même espèce se présente en face.

En aboutissant à une meilleure exploitation des ressources, ce flux d'informations interspécifiques est susceptible d'entraîner une modification des niches écologiques spécifiques qui peuvent devenir plus larges dans le cadre des associations plurispécifiques, comme l'ont montré Gautier-Hion *et al.* 1983) au Gabon.

CONCLUSION

Entreprise pour tenter de définir la place de chaque espèce de Simien dans l'écosystème que forme la forêt du Sud-Ouest Ivoirien — et par là-même son rôle dans le cycle naturel du virus amaril — l'étude a mis parallèlement en évidence trois points importants :

— les modalités du partage des ressources en fonction de leur abondance ;

— les liens entre le type de répartition des disponibilités et certains paramètres décrivant la démographie et l'organisation sociale des espèces ;

— l'importance des relations mutualistes, autant que des interactions compétitives.

Concernant le premier point, il apparaît d'une manière générale que si les disponibilités alimentaires sont importantes (strate « canopée », supports de type III), les ressources sont partagées et toutes les espèces y ont accès simultanément. Si au contraire ces disponibilités sont réduites, une spécialisation se manifeste, réduisant la compétition interspécifique pour les ressources de ce type.

Ces mêmes facteurs, auxquels s'ajoute le type de répartition de ces disponibilités, influent également sur les paramètres démographiques et surtout sur les stratégies d'occupation de l'espace. Une répartition peu dense et une dispersion hétérogène des disponibilités semblent favoriser la formation de bandes nombreuses multi-mâles, exploitant sans les défendre de grands domaines vitaux. A l'inverse, une répartition dense et plus homogène des ressources paraît faciliter la vie en petites bandes uni-mâles se déplaçant sur de petits domaines vitaux défendus comme des territoires. Ces conclusions rejoignent celles de Terborgh (1983) et celles qu'avaient formulées Galat et Galat-Luong (1978) et Galat (1983) en étudiant non pas le partage d'un même milieu par plusieurs espèces, mais au contraire l'adaptation de populations différentes d'une même espèce, le *Cercopithecus aethiops*, à des conditions écologiques variées. Le Singe Vert vit en effet en très grandes bandes de structure multi-mâles, non territoriales sur des vastes domaines vitaux en milieu sahélien et en petites bandes, uni-mâles pour les plus petites, défendant des territoires de superficie réduite en milieu soudanien. La nature de la spécialisation module et rend relative la notion de disponibilité. Ainsi une espèce consommant à la fois fruits et feuilles dispose de plus de ressources pour un milieu donné (cas de *Colobus polykomos*).

Le dernier volet oppose à l'image classique d'une communauté où les espèces se partagent le milieu en entrant en compétition, une autre situation où les membres de la communauté sont liés par un ensemble de liens intra- et interspécifiques que l'on peut qualifier à l'extrême d'altruistes. Ces relations, fondées sur l'échange d'informations portant sur l'identité et la localisation des individus eux-mêmes, leur activité, l'emplacement des éléments « signifiants » du milieu (sites de nourriture, de repos, voies d'accès, détection des prédateurs) et l'entraide interspécifique qu'elles impliquent, amènent à considérer que la vie des membres de cette communauté de Primates est réglée autant par des liens de type mutualiste que par des relations de compétition.

APPENDICE

NOTES COMPLEMENTAIRES SUR LE COMPORTEMENT ET L'ECOLOGIE DU COLOBE DE VAN BENEDEN *COLOBUS VERUS*

Le Colobe de Van Beneden se différencie des autres colobes sympatriques par un certain nombre de caractéristiques qui lui confèrent un « style de vie » assez différent de celui des autres singes de la communauté étudiée.

C'est d'abord la plus petite de toutes les espèces du genre *Colobus*. C'est aussi celle où la réduction du pouce est la plus marquée. Cette particularité anatomique est-elle en rapport avec le fait que le nouveau-né de *Colobus verus* ne peut s'accrocher de lui-même au ventre de sa mère pendant les premières semaines de son existence et qu'il doive alors être transporté par la bouche maternelle (Booth, 1957) ? Cela n'est pas impossible. Quand le jeune est plus âgé, nous l'avons observé enroulé autour du cou de sa mère, avant d'adopter la position ventro-ventrale habituelle chez les primates.

C'est également une espèce qui utilise probablement un marquage olfactif. Comment expliquer autrement l'odeur nauséabonde qui le caractérise (le « Singe magique » pue, disent les Guérés) ?

Mais ce sont surtout ses comportements anti-prédateurs qui sont probablement les plus remarquables. Sa petite taille semblable à celle d'un Cercopithèque, sa robe terne changeant de couleur selon sa position et l'orientation de l'éclairage, le rendent d'emblée difficilement repérable. Toutefois, de nombreux comportements exacerbent ses facultés de dissimulation. C'est un Singe particulièrement silencieux : les seules vocalisations entendues sont des « Hiss » extrêmement aigus et brefs, probablement homologues des « Tsia » des Colobes bais émis lors des conflits ; des hullulements semblables à des ricanements (peut-être équivalents aux « aou » des Colobes bais) émis lors des progressions et évoquant beaucoup plus des chants d'oiseaux que des cris de singes ; un « soupir » audible seulement à quelques mètres de distance qui peut s'interpréter comme un « hiss » agonistique de faible intensité dans la mesure où il fut émis par un jeune lors d'une mimique de menace avec bâillement dents cachées (« gaping ») dirigée envers l'un des observateurs, et enfin un « gazouillis » aigu inaudible par moments (passage à des fréquences ultrasonores ?) rappelant celui des jeunes Magistrats et semblable à celui de certaines chauve-souris.

Lorsque les Colobes de Van Beneden vivent en bandes monospécifiques, ou quand ils quittent une bande d'une autre espèce pour se joindre à une autre, ils donnent l'impression de se déplacer en droite ligne à travers la végétation, à une vitesse telle qu'on a à peine le temps de les apercevoir, et que seules les branches bougent. Ces déplacements sont les seuls à être bruyants, mais un prédateur ne saurait les capturer à cette occasion. Leur fuite s'effectue souvent au sol. Quand ils sont associés à d'autres espèces, les Colobes de Van Beneden adoptent la façon de se déplacer de l'espèce avec laquelle ils vivent temporairement : marche au sol en compagnie des Mangabeys, déplacements lents et feutrés dans la strate inférieure ou dans la canopée en compagnie des Mones, des Petauristes et des Colobes Magistrats, galop sur les branches maîtresses des émergents mêlés aux Dianes et aux Colobes bais. C'est lors des

franchissements d'espaces découverts que le Colobe de Van Beneden illustre le mieux le nom de « Singe Magique » que lui donnent les chasseurs locaux. Lors de la traversée d'une piste, les Colobes de Van Beneden associés à une bande de Mangabeys évitent d'être isolés et se mêlent au contraire au « gros du peloton ». Mêlés aux espèces arboricoles dans la végétation, ils procèdent par galops rapides et brefs suivis d'un arrêt subit dans une fourche verticale ou un site feuillu ; la tête entre les genoux, ils attendent le passage d'un groupe de l'autre espèce pour se joindre à lui, le dépasser puis reprendre leur posture de dissimulation immédiatement après la traversée à découvert. Un prédateur qui aurait repéré la troupe aurait ainsi tendance à poursuivre les individus dont la progression est continue plutôt qu'à fixer son attention sur les Colobes de Van Beneden, même s'il les a repérés ; ceux-ci en effet, ont toutes chances de passer inaperçus du fait de leur immobilité subite après une traversée de branches, l'attention du prédateur étant retenue par les individus de l'autre espèce qui continuent leur déplacement. Ceci explique probablement pourquoi les observateurs ont toujours insisté sur la rareté de cet animal. Lors d'une rencontre plurispécifique, certaines espèces comme la Diane et le Colobe bai, sont plus aisés à identifier que les autres. Si l'observateur de passage repère en plus la présence de Pétauristes ou de Mones par leurs vocalisations, il aura tendance à rapporter les silhouettes rapidement entrevues à ces deux espèces, d'autant plus que les singes les plus proches des Colobes de Van Beneden sont souvent effectivement l'un de ces deux Cercopithèques et que, d'autre part, les Colobes de Van Beneden sont généralement moins d'une dizaine au sein d'une troupe tri- ou quadri-spécifique d'une centaine d'individus. En fait, rares sont à Taï les associations nombreuses qui ne comprennent pas de Colobes de Van Beneden. Il arrive aussi au sein des associations importantes que la bande de Colobes de Van Beneden soit très dispersée, certains individus se mêlant à une bande d'une espèce, les autres s'incorporant à celle d'une autre.

Ces comportements, associés à l'aptitude du Colobe de Van Beneden à se déplacer au sol, à une certaine préférence pour les basses strates en compagnie des Pétauristes et des Mones, liés aussi à sa petite taille qui fait « qu'il ne vaut pas une cartouche » font que, contrairement à sa réputation de rareté, nous avons aussi rencontré cette espèce dans des habitats dégradés et en zone préforestière, par exemple dans une ancienne plantation de manioc au Bois Sacré du village de Totodougou dans la région de M'bahiakro (Galat et Galat-Luong, 1982), et même à quelques kilomètres de Gagnoa, dans des milieux fortement anthropisés.

Quand il vit en bande monospécifique, le Colobe de Van Beneden paraît, au contraire, fréquenter surtout la forêt ripicole inondable, milieu où l'approche de ses principaux prédateurs terrestres, la Panthère et l'Homme, est moins à craindre. La bande est alors plus nombreuse et la cohésion interindividuelle de ses membres semble plus forte.

SUMMARY

The community of diurnal primates living in the Taï Forest National Park, Western Ivory Coast is described. Besides the Chimpanzee, it includes four species of genus *Cercopithecus* (*C. campbelli, C. diana, C. nictitans, C. petaurista*), three species of *Colobus* (*C. badius, C. polykomos, C. verus*) and one *Cercocebus* (*C. atys*).

Details are given on the relative abundance of the seven species found on a 2 km² study area which was closely studied from 1977 to 1983, together with their population density, age and sex ratios, and sizes of home-ranges.

The ecological niche of every species is defined, based upon three major parameters : diet, vertical stratification within the forest structure, and the usual supports for locomotion.

The Taï forest Cercopithecids are more often observed in polyspecific groups than in monospecific groups. However, all the species do not display the same tendency to associate with the others. It is the Olive Colobus *Colobus verus* which lives the more often in mixed groups (in 92 per cent of the cases !). It also associates preferentially with the three sympatric species of *Cercopithecus,* rather than with the other Colobines. The polyspecific troops of Cercopithecids of the Taï Forest can include as many as 6 different species of monkeys.

Adaptive relationships between abundance and distribution of food resources, on the one hand, and group size, home range size, and strength of territorial behaviour on the other hand, are stressed. Scarse and patchy food resources favour large multimale groups exploiting large undefended ranges. Conversely, abundant and evenly distributed resources favors small unimale groups living on permanent territories.

Information is given in an appendix on some behavioural idiosyncrasies of the Olive Colobus.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tout particulièrement notre Directeur Scientifique, M. le Professeur F. Bourlière, ainsi qu'Annie Gautier-Hion et Jean-Pierre Gautier, qui n'ont cessé de nous aider de leurs conseils tout au cours de cette étude. Notre gratitude va également à MM. J.L. Guillaumet, H. Dosso et Y. Sangare, Coordinateurs successifs du Projet Taï dans le cadre duquel l'essentiel de ce travail a été effectué.

BIBLIOGRAPHIE

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

CLUTTON-BROCK, T.H. (1972). — *Feeding and ranging behaviour of the Red Colobus monkey.* Ph. D. Thesis, Cambridge University, 201 pp.

ELDIN, M. (1971). — Le climat, pp. 77-108 in *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire.* ORSTOM, Paris.

GALAT, G. (1978). — *Comparaison de l'abondance relative et des associations plurispécifiques des primates diurnes de deux zones du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.* Rapport du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 38 pp.

GALAT, G. (1983). — *Socio-écologie du Singe vert* (Cercopithecus aethiops sabaeus), *en référence de quatre Cercopithecinés forestiers sympatriques* (Cercocebus atys, Cerpithecus campbelli, C. diana, C. petaurista) *d'Afrique de l'Ouest.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 266 pp.

GALAT, G. et GALAT-LUONG, A. (1976). — La colonisation de la mangrove par *Cercopithecus aethiops sabaeus* au Sénégal. *Terre et Vie,* 30 : 3-30.

GALAT, G. et GALAT-LUONG, A. (1977). — Démographie et régime alimentaire d'une troupe de *Cercopithecus aethiops sabaeus* en habitat marginal au Nord Sénégal. *Terre et Vie,* 31 : 557-577.

GALAT, G. et GALAT-LUONG, A. (1978). — *Les effectifs des bandes et les stratégies d'occupation de l'espace chez le Singe Vert* (Cercopithecus aethiops sabaeus) *au Sénégal : méthodes d'étude et résultats préliminaires.* Rapport du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 26 pp.

GALAT-LUONG, A. (1979). — *Interactions interspécifiques chez les primates diurnes du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.* Communication au Symposium sur la Biologie des Cercopithèques, Oxford, 24 novembre 1978. Rapport I.U.E.T., Abidjan, 19 pp.

GALAT-LUONG, A. (1983). — *Socio-écologie de trois colobes sympatriques,* Colobus badius, C. polykomos *et* C. verus *du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.* Thèse de Doctorat d'Université, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 226 pp.

GALAT-LUONG, A. et GALAT, G. (1978). — *Abondances relatives et associations plurispécifiques des primates diurnes du Parc National de Taï, Côte-d'Ivoire.* Rapport du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 39 pp.

GAUTIER, J.P. et GAUTIER-HION, A. (1959). — Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *Terre et Vie,* 23 : 164-201.

GAUTIER, J.P. et GAUTIER-HION, A. (1983). — Comportement vocal des mâles adultes et organisation supraspécifique dans les troupes polyspécifiques de cercopithèques. *Folia Primatol.,* 40 : 161-174.

GAUTIER-HION, A. (1980). — Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus monkeys. J. anim. Ecol.,* 49 : 237-269.

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

GAUTHIER-HION, A., QURIS, R. et GAUTIER, J.P. (1983). — Monospecific vs. polyspecific life : a comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.,* 12 : 325-335.

GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E. (1971). — La végétation de la Côte d'Ivoire. Pp. 157-263 in *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire.* ORSTOM, Paris.

GUILLAUMET, J.L. et BOESCH, C. (1984). — Le parc national et la protection de la nature. Pp. 207-216 in *Recherche et aménagement en milieu tropical humide : le Projet Taï de Côte-d'Ivoire.* Note technique du MAB, n° 15, UNESCO, Paris.

MANGENOT, G. (1955). — Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes,* IFAN, 4 : 5-61.

MONTENY, B. (1982). — *Données climatiques recueillies à la Station Tropicale de Taï.* Rapport du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé. Abidjan, 11 pp.

RICHARDS, P.W. (1964). — *The tropical rain forest. An ecological study.* 2e edition, Cambridge University Press, XVIII et 450 pp.

STRUHSAKER, T.T. (1981). — Polyspecific associations among tropical rain-forest primates. *Z. f. Tierpsychol.,* 57 : 268-304.

TERBORGH, J. (1983). — *Five New World primates. A study in comparative ecology.* Princeton University Press, Princeton, XIV et 260 pp.

LA TERRE ET LA VIE
REVUE D'ÉCOLOGIE
APPLIQUÉE A LA PROTECTION DE LA NATURE

TOME XL - N° 1 JANVIER-MARS 1985

SOMMAIRE

ARTICLES

GALAT, G. & GALAT-LUONG, A. — *La communauté de primates diurnes de la Forêt de Taï, Côte-d'Ivoire* 3

MERTENS, H. — *Structures de populations et tables de survie des buffles, topis et cobs de Buffon au Parc National des Virunga, Zaïre* 33

RICCI, J.C. — *Influence de l'organisation sociale et de la densité sur les relations spatiales chez la Perdrix rouge. Conséquences démographiques et adaptatives* 53

HAFNER, H., JOHNSON, A. & WALMSLEY, J. — *Compte rendu ornithologique camarguais pour les années 1982 et 1983* 87

NOTES BREVES

DAUGET, J.M. — *La réaction aux traumatismes : comparaison entre les arbres et les coraux* 113

SUEUR, F. — *Note complémentaire sur l'utilisation de l'espace chez l'Avocette* Recurvirostra avosetta 119

LES LIVRES NOUVEAUX 123

Rédacteur en chef : Professeur F. BOURLIÈRE,
15, avenue de Tourville, F. 75007 Paris

Secrétaires de rédaction

R. BARBAULT (Paris), J. BLONDEL (Montpellier), A. GAUTIER-HION (Paimpont), F. HALLÉ (Montpellier), M. HARMELIN-VIVIEN (Endoume)

COMITE SCIENTIFIQUE

C. BARRETTE (Québec), A. BROSSET (Brunoy), P. CHARLES-DOMINIQUE (Brunoy), J. DORST (Paris), C. ERARD (Paris), C. FERRY (Dijon), J.P. GAUTIER (Paimpont), Y. GILLON (Orsay), M.J. HADLEY (Paris), M. LAMOTTE (Paris), P. LE MASNE (Marseille), G. LEMÉE (Orsay), R.M. MARTIN (London), A. MEYLAN (Nyon), G. MOREL (Richard-Toll), R. OLDEMAN (Wageningen), P. PFEFFER (Paris), G. PASTEUR (Montpellier), F. RAMADE (Orsay), J.C. RUWET (Liège), F. SPITZ (Toulouse), H. SAINT GIRONS (Paris), F. VUILLEUMIER (New York).

Numéro de Commission Paritaire 59.591

REVUE D'ÉCOLOGIE

(LA TERRE ET LA VIE)

VOLUME 40 ANNEE 1985

Edité par la
SOCIETE NATIONALE DE PROTECTION DE LA NATURE
ET D'ACCLIMATATION DE FRANCE
57, rue Cuvier · 75005 PARIS

25 AVRIL 1985
O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 17388
Cote : B