

pes ou ds ho

Folia primatol. 38: 183-195 (1982)

Polymorphisme électrophorétique des différentes sous-espèces de *Cercopithecus aethiops*

G. Lucotte^a, C. Gautreau^a, G. Galat^b, A. Galat-Luong^b

^aLaboratoire d'immunologie-Enzymologie du CNTS, Paris, France; Laboratoire d'Anthropologie physique du Collège de France, Paris, France; ^bLaboratoire de Mammalogie, Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, Côte d'Ivoire

Electrophoretic Polymorphism in Different Subspecies of *Cercopithecus aethiops*

Key Words. Electrophoresis · Proteins and enzyme markers of blood · Vervet monkey · Different subspecies · Electrophoretic distance · *Cercopithecus aethiops*

Abstract. Variations were observed in prealbumin, transferrin, ceruloplasmin, haptoglobin, PGM-II and AK systems in various subspecies of *Cercopithecus aethiops*. The electrophoretic distance between three forms seems to indicate an intermediary status between populations and subspecies. The reasons for this moderate differentiation are discussed with regard to divergence of ethological characters, as recently studied.

Introduction

Sous le vocable général de Cercopithèques africains du groupe aethiops (singes verts) sont réunies [*Cercopithecus aethiops*, révision de Schwarz, 1926] des formes géographiquement et morphologiquement diverses. Dandelot [1959] a proposé d'appliquer à ce groupe la notion de super-espèce de Mayr; la super-espèce *Cercopithecus aethiops* ainsi définie comprend donc les trois espèces: *C. aethiops* (grivet) à laquelle est allié le tantale, *Cercopithecus pygerythrus* (vervet) à laquelle est allié le malbrouck, et *Cercopithecus sabaecus* (callitriche).

La distinction des différentes formes a jusqu'ici été faite sur la base de critères morphologiques (dessins et coloration de la face, coloration du scrotum, ornementation et coloration de la queue...) qui présentent dans les différentes localités une diversité individuelle variable selon les auteurs

Fonds Documentaire ORSTOM



010006054

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B*6054 Ex : 1

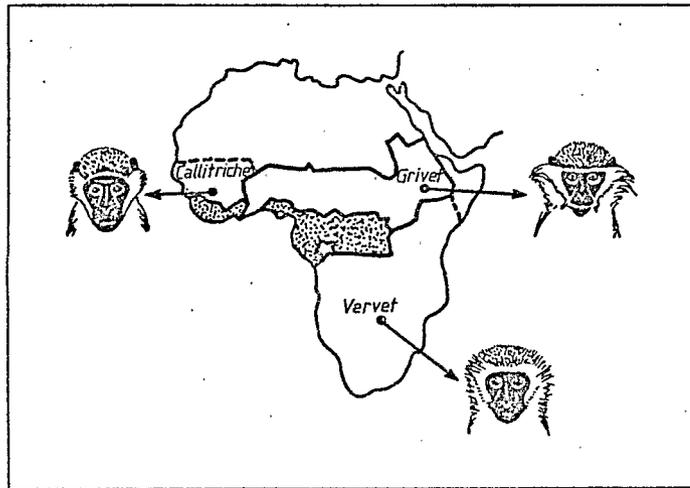


Fig. 1. Faciès et répartition géographique des trois formes de *C. aethiops* étudiées [d'après Dandelot, 1959]. Les zones pointillées correspondent à la forêt, alors que *Cercopithecus aethiops* est principalement une forme de savane ou de lisière.

[Struhsaker, 1970; Thorington et Groves, 1970]. Plusieurs études ont déjà montré une certaine variation selon les individus et les formes [Barnicot et Hewett-Emmett, 1971, 1972; Mc Dermid et Ananthakrishnan, 1972; Mc Dermid et al., 1973]. D'autres études, basées d'une part sur les comportements et, d'autre part, sur les stratégies adaptatives de deux de ces formes [Galat, 1975, 1978a, b; Galat et Galat-Luong, 1976, 1978a-c; Galat-Luong, 1979] ont surtout mis en évidence de très importantes variations entre populations, même au sein d'une même forme.

Le but du présent travail est l'étude des marqueurs électrophorétiques sériques et érythrocytaires dans trois populations morphologiquement définies et d'origine géographique déterminée (fig. 1), appartenant respectivement à chacune des trois formes principales de la super-espèce proposée par Dandelot [1959]. Dans chaque population il est ainsi possible de donner une estimation de l'amplitude du polymorphisme individuel à partir des fréquences alléliques, et les distances conséquentes calculées entre les trois groupes permettent de numériser l'étendue de la différenciation génétique à l'intérieur de la super-espèce postulée.

Matériel et méthodes

Les échantillons de sangs (sérum et érythrocytes) conservés à 4°C proviennent d'animaux issus des populations naturelles. Il s'agit d'individus adultes ou subadultes des deux sexes, dont 54 *C. sabaeus* proviennent du Sénégal, 39 *C. aethiops* d'Ethiopie et 27 *C. pygerythrus* d'Afrique du Sud.

La technique utilisée ici est l'électrophorèse horizontale en gel d'amidon, en système de tampons discontinus (tampon phosphate, pH = 5,8; acétate, pH = 5,4; Tris-citrate, pH = 8,6 et 5,4). La révélation des protéines se fait par le noir amide, et celle des enzymes par les techniques chromogéniques habituellement utilisées pour l'homme [Giblett, 1969], appliquées aux Primates [Lucotte, 1979, 1980].

Le taux de polymorphisme P représente la proportion des gènes variables par rapport à l'ensemble des gènes étudiés. Le taux moyen d'hétérozygotie individuel est

$$\bar{H} = 1 - \sum q_i^2,$$

où q_i est la fréquence du i -ème allèle à un locus donné, la moyenne étant calculée sur l'ensemble des locus étudiés. La similitude génétique est

$$S_i = \sum_{j=1}^n x_{ij} y_{ij},$$

où x_{ij} est la fréquence du j -ème allèle au i -ème locus dans un premier groupe et y_{ij} celle du j -ème allèle au i -ème locus dans un second [King et Wilson, 1975]; la distance $D = 1 - S$, et la distance moyenne \bar{D} est calculée sur l'ensemble des locus variables.

Résultats

Marqueurs électrophorétiques

Protéines sériques. En tampon acide, deux préalbumines sont discernables, la préalbumine 1 (la plus anodique) et la préalbumine 2 (la plus proche de l'albumine). Selon les individus, la préalbumine 1 peut présenter trois phénotypes bien tranchés [Mc Dermid et al., 1973]: le phénotype normal N à deux bandes majoritaires flanquées de deux bandes minoritaires, le phénotype rapide NF à deux bandes anodiques et le phénotype lent NS à deux bandes cathodiques. La préalbumine 2, difficilement phénotypable, migre selon les individus à des niveaux très légèrement différents; cela est sans doute explicable par le fait que la mobilité standard de cette protéine, qui de plus se colore sur les gels avec une intensité variable, dépend de la quantité de l'albumine qui migre à son voisinage.

L'albumine migre au même niveau chez tous les individus. Quantitativement très abondamment représentée, elle empêche le phénotypage de la

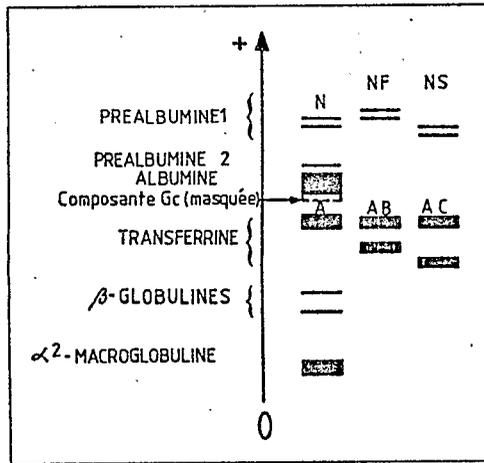


Fig. 2. Nomenclature et variabilité des protéines sériques.

composante Gc sous-jacente. La transferrine migre cathodiquement de façon très proche de l'albumine, sous forme d'une bande principale A; certains individus présentent, en plus de la forme A, le phénotype AB avec une bande supplémentaire en position plus cathodique [Ishimoto et al., 1967]; d'autres présentent le phénotype AC avec une bande supplémentaire C, encore plus cathodique que B.

Au moins deux β -globulines sont visibles sur les gels et migrent au même niveau chez tous les individus; il en est de même de l' α_2 -macroglobuline qui migre dans la portion cathodique du gel. La figure 2 donne une représentation schématique et synthétique des protéines sériques et de leurs variations qualitatives.

Enzymes sériques. Une activité phosphatase alcaline est révélée dans la portion cathodique des gels par rapport à la transferrine. Cette activité présente une assez notable variabilité selon les individus, à l'intérieur de laquelle il est impossible cependant de faire des catégories bien tranchées. Une activité leucine aminopeptidase est également repérable dans la région anodique du gel, et correspond à une bande dont la mobilité est identique chez tous les individus.

La céruloplasmine migre dans la région de la transferrine, et présente

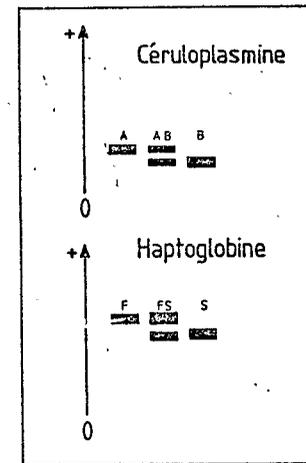


Fig. 3. Nomenclature et variabilité des enzymes sériques polymorphes.

trois phénotypes selon les individus: un phénotype A rapide, un phénotype B lent, et la forme hétérozygote AB à deux bandes.

L'haptoglobine est également variable selon les individus, et peut présenter trois phénotypes: un phénotype F rapide, un phénotype S lent, et la forme hétérozygote FS à deux bandes [Mc Dermid et al., 1973]. La figure 3 donne une représentation schématique des enzymes sériques variables et des différents phénotypes possibles qu'elles présentent.

Protéines et enzymes érythrocytaires. L'hémoglobine migre sous la forme d'une seule bande majeure qui ne présente aucune variation individuelle. La phosphatase acide migre sous la forme de trois bandes (dont la plus rapide est quantitativement la plus faiblement représentée) dans la portion anodique du gel; il n'existe aucune variation individuelle de cette enzyme. L'anhydrase carbonique I migre en position cathodique par rapport à l'hémoglobine et sa mobilité est également identique chez tous les individus étudiés.

La lactate déshydrogénase migre sous la forme de quatre bandes anodiques, et selon les individus ce peut être, soit la bande 1 (la plus anodique), soit la bande 3 qui est quantitativement la mieux représentée [Barnicot et Hewett-Emmett, 1971]. La malate déshydrogénase migre sous la forme

d'une bande qui ne présente aucune variation individuelle. La glucose-6-phosphate déshydrogénase migre également sous la forme d'une seule bande dont l'intensité est très variable selon les individus. La 6-phosphogluconate déshydrogénase migre sous la forme d'une seule bande et ne présente aucune variation individuelle. La phosphoglucomutase I migre sous la forme de deux bandes cathodiques dont les mobilités ne présentent aucune variation individuelle, et la phosphoglucomutase II sous celle de trois bandes anodiques; trois phénotypes sont reconnaissables parmi les individus pour la phosphoglucomutase II [Barnicot et Hewett-Emmett, 1972]: un phénotype A où la troisième bande (la plus cathodique) est la plus abondamment représentée, un phénotype B où la première est alors prédominante et un phénotype AB où la deuxième bande est prédominante. La phosphohexose isomérase migre sous la forme d'une seule bande anodique dont la mobilité est identique chez tous les individus.

L'adénylate kinase migre sous la forme de trois bandes cathodiques et présente trois phénotypes selon les individus [Barnicot et Hewett-Emmett, 1972]: un phénotype A où la troisième bande (la plus cathodique) est prédominante, un phénotype B où c'est la première, et un phénotype AB où c'est la seconde. L'adénosine désaminase migre sous la forme d'une bande principale dans la portion cathodique des gels; de légères variations individuelles peuvent concerner la prépondérance de chacune des deux bandes situées avant ou après cette bande principale. La figure 4 donne une représentation schématique de la mobilité, de la composition, et de la variabilité de l'hémoglobine et des diverses enzymes érythrocytaires étudiées.

Quantification de la variation dans les trois formes

Fréquences alléliques. Le tableau I donne pour les trois formes les fréquences alléliques aux locus polymorphes. En ce qui concerne les relations de présence-absence, au locus adénylate kinase l'allèle A est fixé chez *C. pygerythrus*; l'allèle C est également absent au locus de la transferrine chez cette même forme. L'allèle C de la transferrine est à la limite de la rareté ($p \geq 0,01$) chez *C. sabaenus*. L'allèle S de la préalbumine 1 est absent chez *C. sabaenus*, ainsi que l'allèle C de la transferrine chez *C. pygerythrus*. Dans l'ensemble, les fréquences alléliques sont assez voisines dans les trois formes.

Taux de polymorphisme et d'hétérozygotie. Le tableau II donne ces deux valeurs chez les trois formes pour un ensemble de 26 locus examinés. Les taux de polymorphisme et d'hétérozygotie, d'ailleurs relativement bas, sont pratiquement les mêmes dans les trois cas.

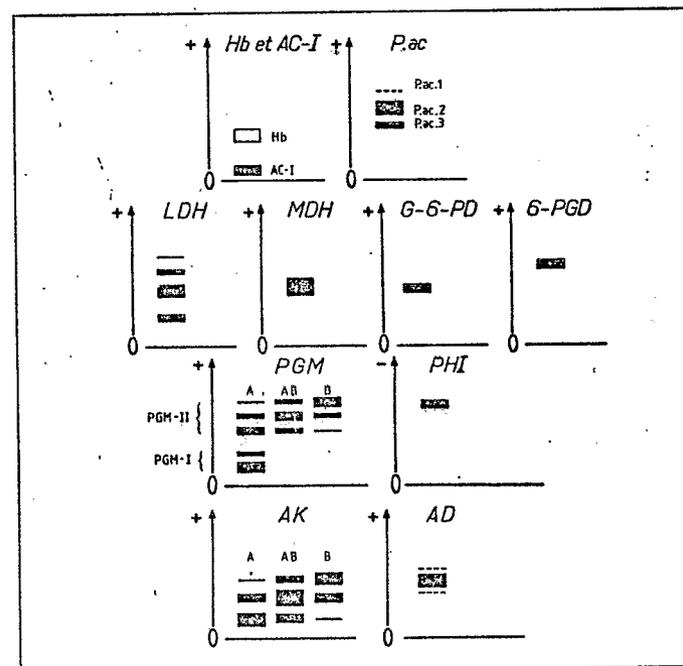


Fig. 4. Nomenclature et variabilité de l'hémoglobine et des enzymes érythrocytaires. Hb = Hémoglobine; P. ac. = phosphatase acide; LDH = lactate déshydrogénase; MDH = malate déshydrogénase; G-6-PD = glucose-6-phosphate déshydrogénase; 6-PGD = 6-phosphogluconate déshydrogénase; PGM = phosphoglucomutase; PHI = phosphohexose isomérase; AK = adénylate kinase; AD = adénosine désaminase.

Distances génétiques. Le tableau III donne les distances entre les trois formes prises deux à deux, distances basées sur les locus variables. Ces distances sont assez semblables entre les trois formes.

Discussion

Les résultats de la présente étude montrent que les trois formes de *C. aethiops* étudiées ici, tout comme les autres espèces de Primates analysées à ce jour à cet égard [voir revue dans Lucotte et Guillon, 1979], si elles pré-

Tableau I. Fréquences alléliques aux locus polymorphes chez les trois formes

Locus	Formes		
	<i>C. sabaesus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. pygerythrus</i>
Préalbumine I	$P_N = 0,963$ $P_F = 0,037$	$P_N = 0,974$ $P_F = 0,012$ $P_S = 0,012$	$P_N = 0,944$ $P_F = 0,018$ $P_S = 0,037$
Transferrine	$P_A = 0,972$ $P_B = 0,018$ $P_C = 0,009$	$P_A = 0,897$ $P_B = 0,089$ $P_C = 0,025$	$P_A = 0,962$ $P_B = 0,037$
Céroploasmine	$P_A = 0,953$ $P_B = 0,046$	$P_A = 0,873$ $P_B = 0,128$	$P_A = 0,833$ $P_B = 0,166$
Haptoglobine	$P_S = 0,944$ $P_F = 0,055$	$P_S = 0,974$ $P_F = 0,025$	$P_S = 0,740$ $P_F = 0,259$
Phosphoglucomutase II	$P_A = 0,944$ $P_B = 0,055$	$P_A = 0,833$ $P_B = 0,166$	$P_A = 0,981$ $P_B = 0,018$
Adénylate kinase	$P_A = 0,907$ $P_B = 0,092$	$P_A = 0,884$ $P_B = 0,115$	$P_A = 1$

Tableau II. Valeurs du taux moyen de polymorphisme et d'hétérozygotie individuel chez les trois formes

	Formes		
	<i>C. sabaesus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. pygerythrus</i>
$\frac{P}{H}$	0,230	0,230	0,192
$\frac{H}{H}$	0,021	0,030	0,029

Tableau III. Distances génétiques moyennes aux locus variables entre les trois formes

	<i>C. aethiops</i>	<i>C. pygerythrus</i>
<i>C. sabaesus</i>	0,137	0,134
<i>C. aethiops</i>		0,172

sentent un taux de polymorphisme de l'ordre de 20% (qui se situe dans la norme de ce que l'on connaît chez les diverses espèces animales), ont un taux moyen d'hétérozygotie très bas. Les fréquences alléliques aux locus polymorphes sont assez voisines dans les trois formes, et les distances calculées entre elles sont de l'ordre de celles qui séparent habituellement les populations locales ou les sous-espèces [Ayala, 1975]. Il ne semble donc pas que l'analyse électrophorétique permette de trancher de façon catégorique sur la distinction spécifique de ces trois formes, distinction d'ailleurs controversée dans la littérature systématique classique [Struhsaker, 1970; Thorington et Groves, 1970] et il apparaît que le regroupement de chacune d'entre elles dans l'ensemble superspécifique proposé par Dandelot [1959] rende bien compte des résultats intermédiaires obtenus.

De nouvelles études de terrain portant sur *C. sabaesus* et *C. aethiops* [Galat, 1975] ont montré que l'éthogramme de *C. sabaesus* permet de le distinguer de *C. aethiops* sans ambiguïté. Toutefois, les différences sont parfois minimales: certaines vocalisations, par exemple, sont identiques dans leurs formes à celles de *C. aethiops*, seuls le contexte d'émission et leur «signification» sont différents [voir Galat, 1975; Galat et Galat-Luong, 1976]. Certaines différences peuvent également n'être qu'apparentes. Ainsi, l'une des différences les plus remarquables des répertoires comportementaux de *C. sabaesus* et *C. aethiops* est l'absence, chez *C. sabaesus*, de la «parade rouge, blanche, bleue», décrite par Struhsaker [1967]. Ce complexe de comportements, lié à des couleurs de l'arrière-train, rares (4% des mâles adultes seulement) et/ou peu apparentes chez *C. sabaesus*, n'a jamais été observé sur le terrain chez *C. sabaesus*. Il est remplacé par une «parade de dominance» décrite dans Galat [1975, p. 206]. Nous avons, toutefois, observé cette parade «rouge, blanche, bleue» chez des *C. sabaesus* captifs et avons pu la provoquer expérimentalement chez un jeune mâle «naïf» sur ce plan. Bien qu'il ne soit jamais utilisé, le comportement existe donc bien aussi chez *C. sabaesus*.

Par contre, il est aisé de trouver au sein d'un même groupe, mais dans des populations différentes, des différences très importantes, supérieures à celles classiquement admises entre espèces différentes. Ainsi une analyse approfondie des stratégies adaptatives de diverses populations de *C. sabaesus* au Sénégal, exposées à des contraintes écologiques particulières, a montré des différences très importantes dans l'utilisation du temps et de l'espace.

Des variations de 25 à 75% de l'arboricolisme, par exemple, s'observent selon les régions [Galat, 1975; Galat et Galat-Luong, 1976]. Les stra-

tégies sociales montrent également des variations importantes. Ainsi, les effectifs des bandes sont compris entre 4 et 174 selon les milieux [Galat, 1975; Galat et Galat-Luong, 1978a], alors qu'ils n'atteignent qu'exceptionnellement 50 en Afrique Centrale et de l'Est [Hall et Gartlan, 1965; Galat-Luong et Galat, 1979]. Des différences importantes dans l'expression des comportements territoriaux, de la quasi-absence à la manifestation très fréquente et exacerbée, en relation avec certaines contraintes écologiques [Galat et Galat-Luong, 1976, 1978a-c] ont également été notées. Il apparaît ainsi que le regroupement des trois formes, qui ont d'ailleurs été réunies au sein d'une même espèce pour des considérations pratiques par Dorst et Dandelot [1970], rende bien compte de la difficulté de cerner leurs limites et des résultats intermédiaires obtenus au cours de l'analyse électrophorétique.

Il peut paraître surprenant de constater que des formes ayant une répartition géographique aussi vaste ne se soient pas séparées de façon nette en espèces distinctes, et ceci en opposition avec la grande diversité spécifique des autres formes de Cercopithèques de forêt. Il en est d'ailleurs de même pour les espèces de babouins de savane [Lucotte, 1979; Lucotte et Lefebvre, 1980], où si les distinctions spécifiques de *Papio hamadryas* et *Papio ursinus* semblent fondées, *Papio papio* et *Papio anubis* appartiennent vraisemblablement à la même espèce et *Papio cynocephalus* à une forme voisine. La structure génétique de ces populations dans la savane serait donc telle qu'elle ne permettrait pas une spéciation marquée en ce milieu, ou inversement que le milieu de savane ne favoriserait pas la spéciation. On pense de plus en plus fréquemment que dans un tel milieu à moindre productivité, à diversité restreinte et à prévisibilité réduite par rapport à la forêt tropicale, relativement moins de niches écologiques sont disponibles [Blondel et Bourlière, 1979]. Alors qu'en forêt plusieurs espèces de Cercopithèques, non seulement coexistent mais même s'associent entre elles et avec d'autres Cercopithécidés dans 80% des cas [Galat, 1978c; Galat-Huong et Galat, 1978a-c], en savane, moins nombreuses, les niches seraient corrélativement plus larges, et donc occupées uniquement par une ou plusieurs espèces «généralistes», ce qui est particulièrement le cas du singe vert.

Une autre hypothèse consisterait à admettre que ce nouvel habitat a été colonisé récemment par ces animaux au cours de leur évolution. Certaines observations in natura peuvent faire penser à une telle éventualité. Le singe vert est en effet l'un des rares Cercopithèques non forestiers. Il présente les importantes variations d'arboricolisme évoquées plus haut, les jeunes ayant d'ailleurs un arboricolisme plus prononcé que les adultes (43% contre 29%

dans l'une des situations analysées dans Galat [1975]. Par ailleurs, la présence de comportements «fossiles» (que les animaux possèdent dans leur répertoire, mais n'expriment pas) et de comportements identiques, mais utilisés différemment selon les groupes, va également dans le sens d'une séparation récente ou en cours.

Il est d'ailleurs possible qu'à ce niveau infraspécifique la différenciation génétique commence à se manifester par l'intermédiaire des mécanismes de régulation, comme cela a été démontré dans le cas de l'étude électrophorétique des hybrides expérimentaux entre *P. anubis* et *P. cynocephalus* [Lucotte et Dubouché, 1980] pour la pseudocholinestérase. Pour la présente étude, il semble remarquable de constater que la variation au niveau de la lactate déshydrogénase de *C. aethiops*, déjà signalée par Barnicot et Hewett-Emmett [1971], semble être différentielle selon les formes: les 54 *C. sabaenus* présentent tous une LDH de type 3 (c'est la troisième bande à partir de l'anode qui est la plus marquée) et il en est de même pour les 39 *C. aethiops*; par contre, 16 individus sur les 27 *C. pygerythrus* présentent une LDH de type 1 (la bande 1, la plus anodique, est dans ce cas la bande prépondérante). Or, de telles variations semblent présenter valeur de distinction interspécifique, et même intergénérique, dans l'ensemble des Primates [Schmitt et Ritter, 1970].

Remerciements

Ce travail a été en partie financé par les crédits attribués au 'Joint Program' entre le Collège de France et le New York University Medical Center, dont les points 1 et 2 concernent respectivement l'étude des marqueurs électrophorétiques des Primates infrahumains et l'inventaire génétique de ces espèces. Il est également inclus dans le Cadre du Programme International de Nomenclature concernant la comparaison des marqueurs électrophorétiques chez les Primates non-humains.

Résumé

Une variation électrophorétique est présente dans les différentes sous-espèces de *C. aethiops* aux locus de la préalbumine, de la transferrine, de la céruloplasmine, de l'haptoglobine, ainsi qu'aux systèmes PGM-II et AK. Les distances électrophorétiques entre les trois formes taxonomiques indiquent pour elles un statut intermédiaire entre ceux de population et de sous-espèce. Les différentes causes de cette différenciation modérée sont discutées en fonction de la distinction observée au niveau des caractères éthologiques récemment étudiés.

Bibliographie

- Ayala, F.J.: Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78 (1975).
- Barnicot, N.A.; Hewett-Emmett, D.: Red cell and serum proteins of Talapoin, Patas and Vervet monkeys. *Folia primatol.* 15: 65-76 (1971).
- Barnicot, N.A.; Hewett-Emmett, D.: Red cell and serum proteins of *Cercocebus*, *Presbytis*, *Colobus* and certain other species. *Folia primatol.* 17: 442-457 (1972).
- Blondel, J.; Bourlière, F.: La niche écologique, mythe ou réalité. *Terre Vie* 33: 345-374 (1979).
- Dandelot, P.: Note sur la classification des Cercopithèques du groupe *aethiops*. *Mammalia* 23: 357-368 (1959).
- Dorst, J.; Dandelot, P.: A field guide to the larger Mammals of Africa (Collins, London 1970).
- Galat, G.: Eco-éthologie de *Cercopithecus sabaenus* en limite d'aire de répartition au Sénégal (ORSTOM, Dakar 1975).
- Galat, G.: Données écologiques sur les singes de la région de Bozo, ECA (ORSTOM, Abidjan 1978a).
- Galat, G.: Comparaison de l'abondance relative et des associations plurispécifiques des primates diurnes de deux zones du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire (ORSTOM, Abidjan 1978b).
- Galat, G.; Galat-Luong, A.: La colonisation de la mangrove par *Cercopithecus aethiops sabaenus* au Sénégal. *Terre Vie* 30: 3-30 (1976).
- Galat, G.; Galat-Luong, A.: Les effectifs des bandes et les stratégies d'occupation de l'espace chez le singe vert (*Cercopithecus aethiops sabaenus*) au Sénégal. Méthodes et résultats préliminaires (ORSTOM, Abidjan 1978a).
- Galat, G.; Galat-Luong, A.: Diet of green Monkeys in Senegal; in *Recent Advances in Primate Behavior*. Proc. 6th Congr. Int. Primate Soc., 1978b, pp. 257-258.
- Galat, G.; Galat-Luong, A.: Abondance relative et associations plurispécifiques des primates diurnes du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire (ORSTOM, Abidjan 1978c).
- Galat-Luong, A.; Galat, G.: Quelques observations sur l'écologie de *Colobus pennanti oustaleti* en Empire Centrafricain. *Mammalia* 43: 309-312 (1979).
- Giblett, E.R.: Genetic markers in human blood (Blackwell, Oxford 1969).
- Hall, K.R.L.; Gartlan, J.S.: Ecology and behavior of the vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*), Lolui Islands, Lake Victoria. *Proc. zool. Soc. Lond.* 145: 37-56 (1965).
- Ishimoto, G.; Toyomasu, T.; Uemura, K.: Serum transferrins of Japanese macaques; comparison with other species of monkeys. *Primates* 8: 29-34 (1967).
- King, M.C.; Wilson, A.C.: Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188: 107-116 (1975).
- Lucotte, G.: Similitudes génétiques comparées entre les différentes espèces de babouins basées sur les données du polymorphisme des enzymes érythrocytaires. *Biochem. Syst. Ecol.* 7: 245-251 (1979).
- Lucotte, G.: Polymorphisme électrophorétique des protéines et enzymes sériques et érythrocytaires chez le chimpanzé. *Hum. Genet.* 54: 97-102 (1980).
- Lucotte, G.; Dubouché, P.: Etude électrophorétique de l'hybride expérimental entre *Papio anubis* et *P. cynocephalus*. *Biochem. Syst. Ecol.* 8: 323-327 (1980).
- Lucotte, G.; Guillon, R.: Polymorphisme électrophorétique des protéines et enzymes séri-

- ques chez le Babouin de Guinée *Papio papio*. *Biochem. Syst. Ecol.* 7: 239-244 (1979).
- Lucotte, G.; Lefebvre, J.: Distances électrophorétiques entre les cinq espèces de Babouins basées sur les mobilités des protéines et enzymes sériques. *Biochem. Syst. Ecol.* 8: 317-322 (1980).
- Mc Dermid, E.M.; Ananthakrishnan, R.: Red cell enzymes and serum proteins of *Cercopithecus aethiops* (South African green monkeys). *Folia primatol.* 17: 122-131 (1972).
- Mc Dermid, E.M.; Vos, G.H.; Downing, H.J.: Blood groups, red cell enzymes and serum proteins of Baboons and Vervets. *Folia primatol.* 19: 312-326 (1973).
- Schmitt, J.; Ritter, H.: Zur transspezifischen Variabilität der Lactatdehydrogenase der Säuger. *Humangenetik* 11: 55-58 (1970).
- Schwarz, E.: Die Meerkatzen der *Cercopithecus aethiops* Gruppe. *Z. Säugetierk.* 1: 28-47 (1926).
- Struhsaker, T.T.: Behavior of vervet (*Cercopithecus aethiops*). *Univ. Calif. Publ. Zool.* 82 (1967).
- Struhsaker, T.T.: Phylogenetic implications of vocalisations of *Cercopithecus monkeys*; in Napier, Napier, *Old World monkeys* (Academic Press, New York 1970).
- Thorington, R.W.; Groves, C.P.: An annotated classification of the *Cercopithecus*; in Napier, Napier, *Old World monkeys* (Academic Press, New York 1970).