

**T H È S E S**

présentées pour l'obtention  
du titre de DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ  
(mention Sciences)

à

l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE  
- Paris 6 -

par

Anh GALAT-LUONG

Sujet de la Première Thèse :

SOCIO-ÉCOLOGIE DE TROIS COLOBES SYMPATRIQUES, *Colobus badius*, *C. polykomos* et  
*C. verus* DU PARC NATIONAL DE TAI.

Sujet de la Deuxième Thèse :

L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS ET OBSERVATIONS D'UTILISATION  
SPONTANÉE D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE CHEZ QUATRE ESPECES DE CERCO-  
PITHECINES : LE DRILL (*Papio leucophaeus*), LA MONE DE LOWE (*Cercopithecus campbelli*  
*lowei*), LE SINGE VERT (*Cercopithecus aethiops sabaesus*) ET LE MANGABEY ENFUMÉ  
(*Cercocebus atys*).

soutenues le 5 novembre 1983 devant la Commission composée de :

Messieurs	M. LAMOTTE	Président
	F. BOURLIERE	Rapporteur
	Ph. DREUX	
Madame	A. GAUTIER-HION	
Messieurs	A. BROSSET	
	J.J. PETTER	

T H E S E S présentées  
pour l'obtention  
du titre  
de DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ  
(mention Sciences)

à  
l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE  
- Paris 6 -

par **Anh GALAT - LUONG**

Sujet de la 1ère thèse :

SOCIO-ÉCOLOGIE DE TROIS COLOBES SYMPATRIQUES *Colobus badius*,  
*C. polykomos* et *C. verus* DU PARC NATIONAL DE TAI.

Sujet de la 2e thèse :

L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS ET OBSERVATIONS  
D'UTILISATION SPONTANÉE D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE CHEZ QUATRE  
ESPÈCES DE CERCOPITHECINES: LE DRILL (*Papio leucophaeus*), LA  
MONE DE LOWE (*Cercopithecus campbelli lowei*), LE SINGE VERT  
(*Cercopithecus aethiops sabaesus*) ET LE MANGABEY ENFUME  
(*Cercocebus atys*).

soutenues le 5 Novembre 1983 devant la Commission composée de :

Messieurs	M. LAMOTTE	Président
	F. BOURLIERE	Rapporteur
	Ph. DREUX	
Madame	A. GAUTIER-HION	
Messieurs	A. BROSSET	
	J.J. PETER	

ORSTOM

AVANT - PROPOS

*Ces Thèses sont le fruit du travail de Gérard GALAT  
autant que du mien. Elles lui sont dédiées ainsi qu'à mes parents.*

## REMERCIEMENTS

*Je remercie Monsieur le Directeur Général de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer de m'avoir permis d'effectuer les recherches dont les résultats sont présentés ici, au Laboratoire de Zoologie Appliquée du Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar et au Laboratoire de Mammalogie du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé.*

*Monsieur le Professeur F. BOURLIERE, mon Directeur Scientifique a toujours bien voulu m'accorder son temps précieux et me guider tout au long de ce travail. Que cette Thèse puisse être le témoignage de ma profonde gratitude.*

*Monsieur le Professeur M. LAMOTTE, après m'avoir prodigué ses conseils au cours de l'élaboration du manuscrit a bien voulu accepter d'être le Président du Jury de cette Thèse. Je le prie de bien vouloir croire en ma profonde reconnaissance.*

*C'est à la Station Biologique de Paimpont, sous la direction de Madame A. GAUTIER et de Monsieur J.P. GAUTIER que j'ai acquis mes premières notions de Primatologie. Depuis, de réguliers échanges d'informations ont été pour moi autant de précieux encouragements. Qu'ils en soient amicalement remerciés, en particulier Madame A. GAUTIER qui a bien voulu accepter d'être membre du Jury.*

*Je remercie Messieurs Ph. DREUX, A. BROSSET et J.J. PETER d'avoir bien voulu accepter de faire partie du Jury.*

*Je remercie le Docteur M. GERMAIN, Chef du Département Indépendance Sanitaire, à l'origine de ma mission à Bozo en Centrafrique.*

*Je remercie Monsieur le Professeur L. HIRTH et Monsieur P. MONSARRAT, Présidents successifs du Comité Technique de Phytopathologie et Zoologie Appliquée pour le soutien qu'ils m'ont manifesté :*

*Je remercie Messieurs les Directeurs des Centres O.R.S.T.O.M. de Dakar, de Bangui et d'Adiopodoumé pour les facilités qu'ils m'ont offertes lors de mes recherches.*

*Je remercie Messieurs les Directeurs des Instituts Pasteur de Bangui et d'Abidjan et de l'Institut d'Ecologie Tropicale pour les facilités qu'ils m'ont offertes lors de mes différentes missions.*

*Je remercie le Docteur JAEGGER, Coordonnateur du Projet M.A.B. Centrafricain, à l'origine de ma mission en Lobaye.*

*Je remercie Messieurs J.L. GUILLAUMET, H. DOSSO et Y. SANGARE, Coordonateurs successifs du Projet Taï, Programme M.A.B. N°1, U.N.E.S.C.O. dans le cadre duquel l'essentiel de ce travail a été effectué.*

*Je remercie les Autorités Administratives Centrafricaines Sénégalaises et Eburnéennes d'avoir facilité mon travail dans leurs pays respectifs.*

*Je remercie mes collègues O.R.S.T.O.M. R. CORDELLIER Coordonateur du Thème "Populations animales et Santé" au sein du Projet Taï, J.P. HERVE, B. BOUCHITE, B. GEOFFROY et J.P. CORNET, entomologistes médicaux; D.Y. ALEXANDRE et Ch. DE NAMUR, botanistes; Y et D. GILLON, entomologistes; B. POULET, B. GATINOT, F. ADAM, B. HUBERT, J.C. GAUTUN et B. RIO, mammalogistes pour leurs encouragements amicaux.*

*Je remercie mes collègues J.F. DURANTON, M. LAUNOIS, M.H. LAUNOIS-LUONG et M. LECOQ du PRIFAS pour leurs conseils méthodologiques.*

*Je remercie Messieurs D. VIVET et T. ZROATIEKBAN, gérants successifs de la Station Ecologique de Taï qui m'ont toujours aidé à résoudre au mieux les inévitables difficultés liées au travail de terrain.*

*Enfin je remercie le personnel du Laboratoire de Mammalogie, Messieurs A. ZONE, F. SAGOU, T. SEHIBI, Y. ADON, S. ZONE et G. BAH GLĒ, ainsi que les Chefs de Villages, guides, piroguiers, chasseurs, pâtres Peuls et paysans qui tous m'ont aidé par la connaissance qu'ils ont de leurs pays, en particulier Messieurs T. DIABATE, Z. OUATARA, P. ZOUHOU, P. SORCIER et R. GALA.*

## SOMMAIRE

	Page
AVANT-PROPOS	
REMERCIEMENTS	1
SOMMAIRE	4
SOCIO-ÉCOLOGIE DE TROIS COLOBES SYMPATRIQUES <u>Colobus badius</u> , <u>Colobus polykomos</u> et <u>Colobus verus</u> DU PARC NATIONAL DE TAI, CÔTE D'IVOIRE	
INTRODUCTION	7
1. LES ESPÈCES, LES SITES ET LES MÉTHODES D'ÉTUDE	10
1.1. <u>Les Colobes du Parc National de Taï</u>	10
1.1.1. <u>Colobus badius</u> (KERR)	12
1.1.2. <u>Colobus polykomos</u> (ZIMMERMANN)	15
1.1.3. <u>Colobus verus</u> (VAN BENEDEN)	15
1.2. <u>Les sites d'études et les autres espèces observées</u>	17
1.2.1. <u>La Côte d'Ivoire</u>	18
1.2.1.1. <u>Le site principal du Parc National de Taï</u>	18
1.2.1.2. <u>Les autres régions prospectées et les espèces observées</u>	25
1.2.2. <u>Le Sénégal</u>	33
1.2.3. <u>La Centrafrique</u>	37
1.3. <u>Les méthodes utilisées</u>	37
1.3.1. <u>Les prospections</u>	37
1.3.2. <u>Les prélèvements exhaustifs</u>	38
1.3.3. <u>L'échantillonnage séquentiel</u>	39
1.3.4. <u>Informatisation du traitement</u>	41
2. LA STRUCTURE DES GROUPES	44
2.1. <u>Les effectifs des bandes et leur cohésion</u>	44

2.2. <u>Les taux de masculinité et d'immatures</u>	47
3. L'UTILISATION SPATIO-TEMPORELLE DU MILIEU	52
3.1. <u>L'abondance relative, les domaines vitaux et les densités</u>	52
3.1.1. <u>L'abondance relative des trois espèces</u>	52
3.1.2. <u>Le domaine vital et les densités</u>	55
3.2. <u>La stratification des espèces</u>	59
3.3. <u>Les supports utilisés</u>	65
3.4. <u>La distribution temporelle des activités: le budget-temps</u>	71
3.5. <u>Le régime alimentaire</u>	78
4. L'ORGANISATION SOCIALE ET LES RELATIONS INTERSPECIFIQUES.	82
4.1. <u>Les rôles sociaux</u>	82
4.1.1. <u>L'influence de l'âge et du sexe sur la stratification</u>	82
4.1.2. <u>L'influence de l'âge et du sexe sur l'utilisation des supports</u>	86
4.1.3. <u>L'influence de l'âge et du sexe sur le budget-temps</u>	90
4.2. <u>Les relations intergroupes</u>	93
4.3. <u>Les relations interspécifiques</u>	103
4.3.1. <u>Les associations plurispécifiques</u>	103
4.3.1.1. <u>Tendances spécifiques à l'association</u>	103
4.3.1.2. <u>Affinité entre espèces</u>	103
4.3.1.3. <u>Préférences pour les divers types de groupements</u>	111
4.3.1.4. <u>Représentation des espèces dans les divers types de groupements</u>	115
4.3.1.5. <u>Interactions interindividuelles interspécifiques</u>	115
4.3.1.5.1. Interactions agonistiques (type A)	122
4.3.1.5.2. Interactions neutres (type N)	124
4.3.1.5.3. Interactions réduisant les distances interindividuelles (type H)	124
4.3.1.5.4. Influence des types d'interactions interspécifiques sur d'éventuelles hybridations naturelles	125
4.3.2. <u>Relations proies-prédateurs</u>	130

5. DISCUSSION	136
5.1. <u>Comparaison du Colobe bai et du Colobe Magistrat avec les autres Colobes bails et Colobes noirs et blancs étudiés</u>	136
5.1.1. <u>Effectifs des bandes, taux de masculinité, solitaires</u>	136
5.1.2. <u>Domaines vitaux et densités</u>	139
5.1.3. <u>Stratification</u>	140
5.1.4. <u>Supports</u>	142
5.1.5. <u>Budget-temps</u>	142
5.1.6. <u>Régime alimentaire</u>	146
5.1.7. <u>Relations intergroupes</u>	148
5.2. <u>Comparaison du Colobe de Van Beneden avec le Singe de Brazza et le Talapoin</u>	150
CONCLUSION	162
RESUME	167
BIBLIOGRAPHIE	172
ANNEXES	178
L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS ET OBSERVATIONS D'UTILISATION SPONTANEE D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE CHEZ QUATRE ESPECES DE CERCOPITHECINES: LE DRILL ( <u>Papio leucophaeus</u> ), LA MONE DE LOWE ( <u>Cercopithecus campbelli lowei</u> ), LE SINGE VERT ( <u>Cercopithecus aethiops sabaeus</u> ) ET LE MANGABEY ENFUME ( <u>Cercocebus atys</u> )	193
INTRODUCTION	194
1. DEFINITION	194
2. L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS	196
2.1. <u>Comportements agonistiques et anti-prédateurs</u>	196
2.2. <u>Augmentation du champs d'action</u>	199
2.3. <u>Augmentation de la puissance</u>	201
2.4. <u>Jeux</u>	202
2.5. <u>Manipulation de fluides ou de substances visqueuses</u>	203
2.6. <u>Toilettage</u>	204
3. OBSERVATIONS D'UTILISATION D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE	204
3.1. <u>Observation chez un Drill</u>	205
3.2. <u>Observations chez des Cercopithèques</u>	206
3.3. <u>Observation. chez un Mangabey</u>	209
4. DISCUSSION	213
CONCLUSION	217
BIBLIOGRAPHIE	218

## INTRODUCTION

Le bloc forestier d'Afrique de l'Ouest est, à notre connaissance, le seul endroit d'Afrique où il est possible de rencontrer simultanément trois espèces de Colobes : Colobus badius , C.polykomos et C.verus. Ces trois singes partagent un certain nombre de caractères: ils sont tous trois diurnes, forestiers, arboricoles et folivores. De plus, une première étude (GALAT-LUONG et GALAT 1978, GALAT 1978) a montré qu'ils se rencontrent fréquemment au sein de troupes plurispécifiques auxquels se joignent également parfois jusqu'à quatre espèces de Cercopithécinés. Leur coexistence et la séparation de leurs niches écologiques posent donc problème, à priori.

Dans cet esprit, après présentation des espèces étudiées, des sites d'étude puis des méthodes utilisées, le présent travail se propose de comparer les principales caractéristiques de leurs niches écologiques. L'une des trois espèces, le Colobe de Van Beneden , C.verus s'avèrait jusqu'ici très mal connue. Les résultats présentés portent sur leurs structures sociales et les modalités d'exploitation de leur habitat: domaines vitaux et comportements territoriaux, arboricolisme, répartition des activités dans le temps, régime alimentaire, ainsi que leurs variations en fonction du sexe et de l'âge. Enfin, une analyse des relations interindividuelles et intergroupes, intra- et interspécifiques précède la discussion qui tente de dégager les caractères les plus évidents caractérisant les niches écologiques des trois espèces.

L'étude principale a été menée en un seul site et effectuée par les mêmes observateurs, G. GALAT et l'auteur, en utilisant les mêmes méthodes d'observations. Elle élimine ainsi d'éventuelles disparités qui pourraient provenir de la confrontation de sources différentes (Tableau I, JOLLY 1972). Le présent travail est la première étude d'une communauté de trois espèces de Colobes qui ait été réalisée. Elle complète l'étude fait par GALAT (sous presse) des Cercopithécins du même site. De telles études sont très rares. L'une d'entre elles, dirigée par A. et J.P. GAUTIER (C.N.R.S. Station Biologique de Paimpont) porte surtout sur les Cercopithécins de la Station de Makokou au Gabon. Nous ne connaissons pas d'étude de communauté de Colobes où les différentes espèces aient été étudiées par les mêmes observateurs.

TABLEAU I - BUDGET TEMPS DES SINGES HURLEURS DE PANAMA SELON QUATRE AUTEURS DIFFERENTS.

AUTEURS	POURCENTAGE DU TEMPS			
	Altmann	Bernstein	Chivers	Richard
ACTIVITE				
Repos	51,5 <sup>(1)</sup>	<u>16,4</u>	59,5	<u>79,45</u>
Alimentation	24,5	13,3	21,5	9,97
Locomotion	23,9	<u>67,3</u>	17,0	<u>9,17</u>
Interaction		3,0		0,35
Vocalisation				0,29
Excrétion et Défécation				0,01

(1) Repos et jeux

D'après Richard, in Jolly (1972)

L'étude principale a été effectuée en Côte d'Ivoire dans le cadre du Projet Taï, Projet M.A.B. n°1, U.N.E.S.C.O. " Effets de l'accroissement des activités humaines sur la forêt du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire" au sein du programme pluridisciplinaire 7105 sur " L'évolution des populations animales et santé" dont le but est la modélisation du cycle de la fièvre jaune en milieu forestier naturel. Des études complémentaires ont été menées en Centrafrique à la demande de l'Institut Pasteur de Bangui (Dr. M. GERMAIN) et des Centres Européens Associés de Biologie Humaine dans le cadre du Projet M.A.B./U.N.E.S.C.O. Centrafricain (Dr. G. JAEGER). Des observations ont aussi été faites au Sénégal.

L'ensemble des recherches a été effectué sous la Direction Scientifique de Monsieur le Professeur F. BOURLIERE.

## 1. LES ESPECES, LES SITES ET LES METHODES D'ETUDE.

Nous présenterons successivement:

- les espèces étudiées en précisant les positions taxonomiques retenues;
- Les sites d'étude et les grands traits de leurs profils éco-climatiques;
- les méthodes utilisées.

### 1.1. Les Colobes du Parc National de Taï.

Le genre Colobus (ILLIGER, 1811) a aussi été dénommé Procolobus et Piliocolobus par ROCHEBRUNE (1887).

La silhouette est un élément primordial pour la détermination in natura des singes forestiers qui sont généralement soit rapidement entrevus dans le sous-bois, soit aperçus en contre-jour sur les hautes branches. Celle des Colobinés permet de les distinguer facilement des Cercopithèques. A l'inverse de ceux-ci qui présentent une "taille" bien marquée, les Colobes ont la poitrine étroite et l'abdomen rendu volumineux par un estomac sacculé et de très longs intestins permettant la digestion de la cellulose. De plus, caractère considéré comme primitif, la tête est portée très bas. Tous ont le pouce de la main réduit et les doigts très longs. Les mâles sont plus gros que les femelles. Les aires de répartition des trois espèces



FEMELLE ADULTE COLOBE BAI SUR SUPPORT DE TYPE II. NOTER LA PEAU SEXUELLE (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE A. GALAT-LUONG, 1982).

de Taï, ainsi que celles des autres espèces que nous avons observées par ailleurs sont représentées sur la figure 11.1.

#### 1.1.1. Colobus badius (KERR).

Trois sous-espèces de Colobes bails d'Afrique occidentale peuvent être trouvés en Afrique de l'Ouest: Colobus badius badius (KERR, 1792), qui est la variété vivant dans le Parc National de Taï; C.b.temmincki (KUHL, 1820), observé au Sénégal et C.b.waldroni (HAYMANN, 1936) qui est la forme vivant à l'Est du N'Zi et du Bandama (figure 11.1).

Les Colobes bails sont remarquables par leur pelage rouge sur les flancs, la queue et la partie inférieure du corps et des membres, et noir ardoisé du dos.

Les sous-espèces se distinguent par un contraste plus ou moins marqué de ces deux couleurs. La tête est petite avec des membres proportionnellement grands. Contrairement aux autres Colobes, leur <sup>nez</sup>est large à la base, retroussé au dessus d'un bourrelet renflé de la lèvre supérieure. La face est gris-ardoise avec une auréole rosâtre autour des yeux. Sur les fesses, on note la présence d'un croissant blanchâtre allant des callosités périanales aux jarrets. L'appareil génital femelle externe est plus ou moins visible sous la forme d'une "peau sexuelle" dont le volume suit les variations du cycle menstruel. La tumescence est maximale en phase d'oestrus et susceptible de dépasser légèrement le volume de la tête. C.badius peut peser plus de 11 Kg, poids important pour un singe arboricole. L'espèce est désignée par l'abréviation C.B. sur nos graphiques.

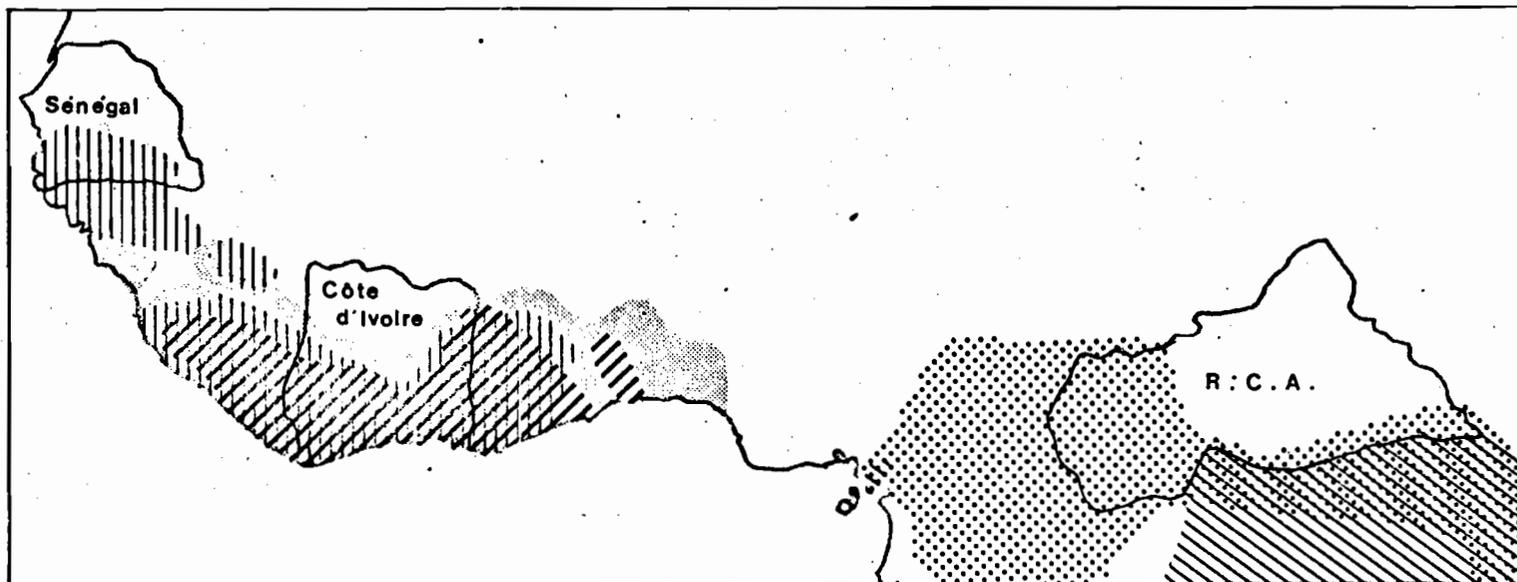


FIGURE 11-1 . REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES COLOBES BAIS, DES COLOBES NOIRS ET BLANCS ET DU COLOBE DE VAN BENEDEN DU SENEGAL A LA REPUBLIQUE CENTRAFRICAINE D'APRES DORST ET DANDELLOT (1970).



*Colobus badius*



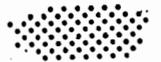
*Colobus polykomos*



*Colobus verus*



*Colobus pennanti*



*Colobus guereza*



COLOBE MAGISTRAT ADULTE S'ALIMENTANT DE FEUILLES (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, G. GALAT, 1981).

### 1.1.2. Colobus polykomos (ZIMMERMANN).

C'est également l'espèce type, Colobus polykomos polykomos (ZIMMERMANN, 1780) ou Colobe noir et blanc d'Afrique occidentale ou Magistrat, qui vit dans la Parc National de Taï à l'Ouest du Sassandra (abréviation C.P. sur les graphiques). A l'Est du fleuve jusqu'à 50 Km environ du Bandama (BOOTH, 1958) c'est la forme C.p.dolmani (SCHARZ, 1927) qui est rencontrée. Au delà vers l'Est, elle est remplacée par C.p.vellerosus (I. GEOFFROY, 1834) (figure 11.1).

Les Colobes Magistrats sont, comme les Colobes bais, de gros singes pouvant peser plus de 11 Kg . Ainsi que l'indique leur nom, leur pelage est essentiellement noir avec des parties blanches, différentes selon les sous-espèces. Chez C.p.polykomos le corps est noir, la queue entièrement blanche, et une petite cape grisâtre filamenteuse combinée à une auréole de favoris blanchâtres et peu fournis leur donne un aspect échevelé. Les autres formes ont les parties claires bien blanches et nettes avec une répartition (barbe, collerette et raie blanche des cuisses et du bassin) qui rappelle davantage le Guéréza. Nous n'avons pas noté de modifications directement observables du volume de l'appareil génital femelle externe.

### 1.1.3. Colobus verus (VAN BENEDEN).

Contrairement aux deux espèces précédentes, le Colobe de Van Beneden ou Colobe vrai, Colobus verus ( VAN BENEDEN 1838), ne pèse que 5 à 6 Kg , est le plus petit de tous les Colobes et ne présente pas de variations sub-spécifiques sur l'ensemble de son aire de répartition qui est restreinte au bloc forestier Ouest-Africain (figure 11.1). Plus que pour les autres Colobes la tête et le dos sont inclinés vers l'avant. La coloration



MALE JUVENILE COLOBE DE VAN BENEDEN AU REPOS DANS UN EMERGENT (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, A. GALAT-LUONG, 1982).

du pelage est gris-vert terne, variant du vert olive à l'ocre roux selon l'orientation de l'animal et l'éclairement. Le dessous du corps est plus clair. Deux épis de poils sur le front forment deux plages grises et sont séparés chez le mâle par une crête de poils drus sur le dessus du crâne. La face est gris-ardoise duveteuse au niveau de la bouche. La peau sexuelle, présente chez les femelles, peut présenter un volume très important, supérieur à deux fois le volume de la tête. Une odeur nauséabonde émane de ce Singe. Les nouveaux-nés sont portés oralement par leur mère, puis dans un second stade transportés enroulés autour du cou: ceci est un fait unique chez les Simiens. Cette espèce est désignée par l'abréviation C.V. dans nos tableaux.

#### 1.2. Les sites d'études et les autres espèces observées.

Nos observations ont été effectuées essentiellement en Côte d'Ivoire, mais supplémentées par quelques autres réalisées au Sénégal et en Centrafrique.

### 1.2.1. La Côte d'Ivoire.

Après une prospection préliminaire en avril-mai 1976, notre étude principale a porté depuis 1977 sur une communauté de Primates diurnes de la forêt de Taï dans le secteur ombrophile du domaine guinéen (figure 121.1).

#### 1.2.1.1. Le site principal du Parc National de Taï.

Le site "CH" où a été faite l'analyse quantitative qui fait l'objet de ce travail 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" (figure 1211.1). Les températures relevées au parc météorologiques de la Station de Recherches varient de 20 à 30°C, (figure 1211-2) mais il est possible que ces valeurs, mesurées dans une clairière artificielle, soient légèrement différentes des valeurs réelles en forêt. La clairière formant cuvette, la température est susceptible d'y être quelque peu supérieure à celle régnant en zone boisée (MONTENY com.pers.). La pluviométrie annuelle (figure 1211-3), 2065 mm en 1979, 2094 mm en 1980 et 1815 mm en 1981 (MONTENY 1982) reste proche de la fourchette 1800-2000 mm donnée par ELDIN (1971), (figure 1211-4). 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 (1971), a d'abord été définie par MANGENOT (1955) comme l'association Eremospatho-Mabatun, 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.

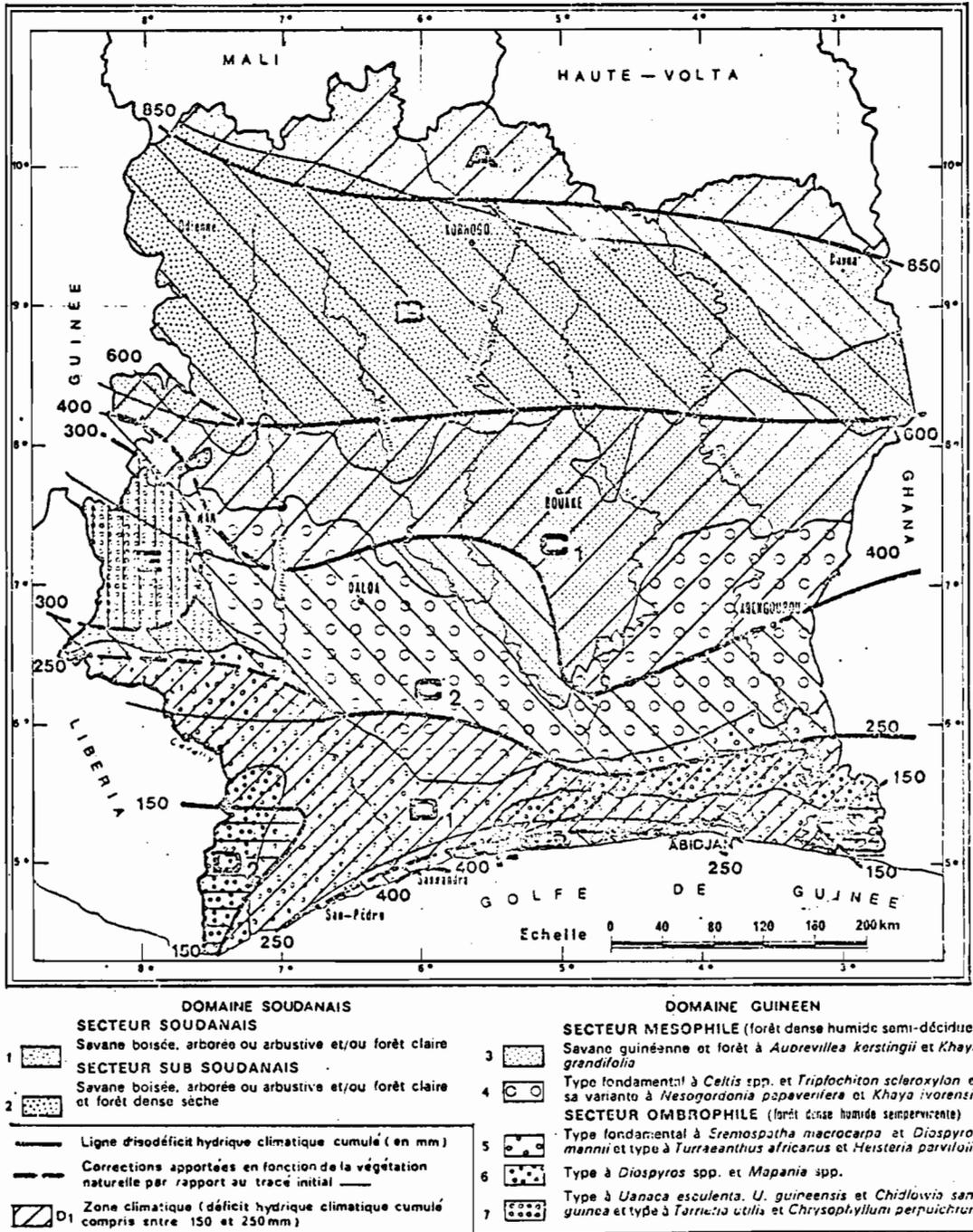


FIGURE 121-1 : CLIMATS ET VEGETATION DE LA COTE D'IVOIRE

D'APRES ELDIN (1971).

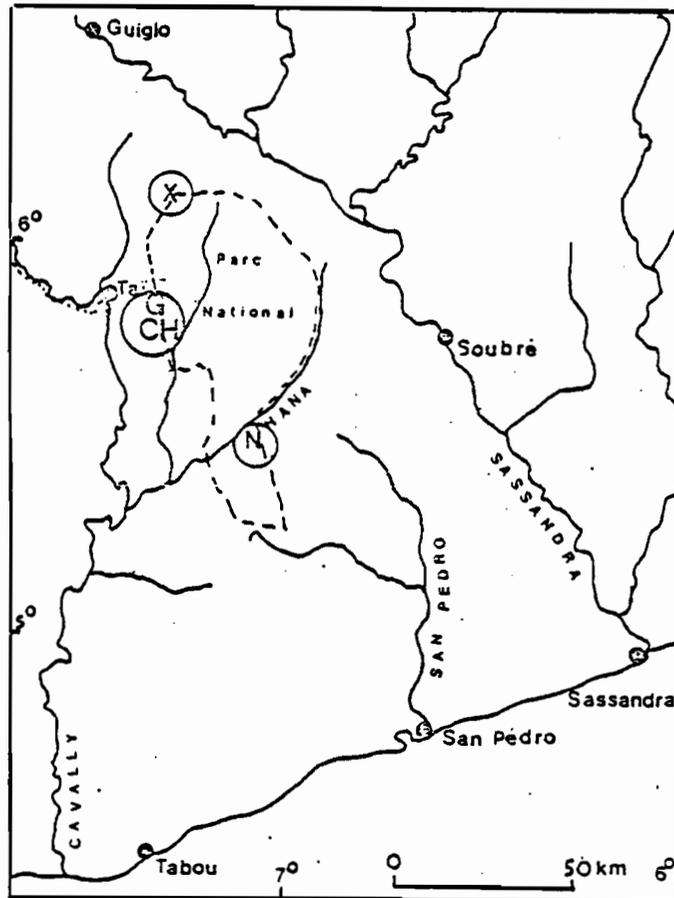
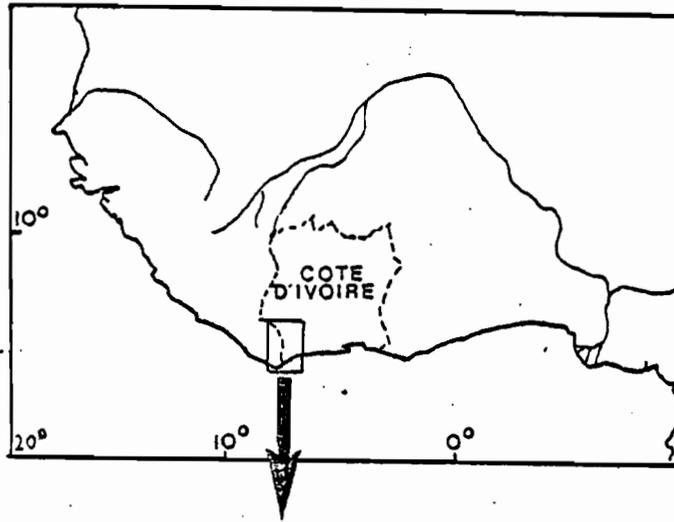
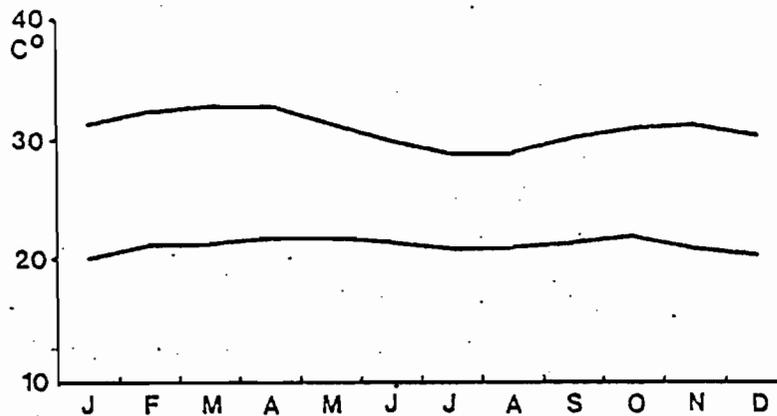


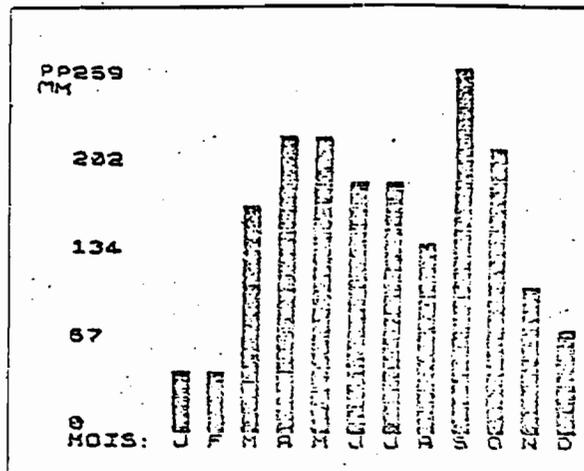
FIGURE 1211-1 : CARTE DE LOCALISATION DES SITES D'ETUDE.

CH : Site d'étude principal

X, G, N : Sites d'études secondaires (nomenclature des Parcs Nationaux de Côte d'Ivoire.).



**FIGURE 1211-2 : TEMPERATURES MENSUELLES MINIMALES ET MAXIMALES A LA STATION DE RECHERCHE DE TAI, MOYENNES DE 1978 A 1981, D'APRES MONTENY (1982).**



**FIGURE 1211-3 : PLUVIOMETRIE MENSUELLE A LA STATION DE RECHERCHE DE TAI, MOYENNES DE 1978 A 1981, D'APRES MONTENY (1982).**

Le site CH est constitué d'une zone de 3Km. sur 1Km, layonnée tous les 100m sur le kilomètre carré central, plus irrégulièrement à l'est et à l'ouest (figure 1211-5).

Des relevés botaniques des plus grands arbres effectués sur 2 hectares le long des layons S2 et E2 ont mis en évidence que Diospyros sanza-minika, Strombosia glaucescens, Corynanthe

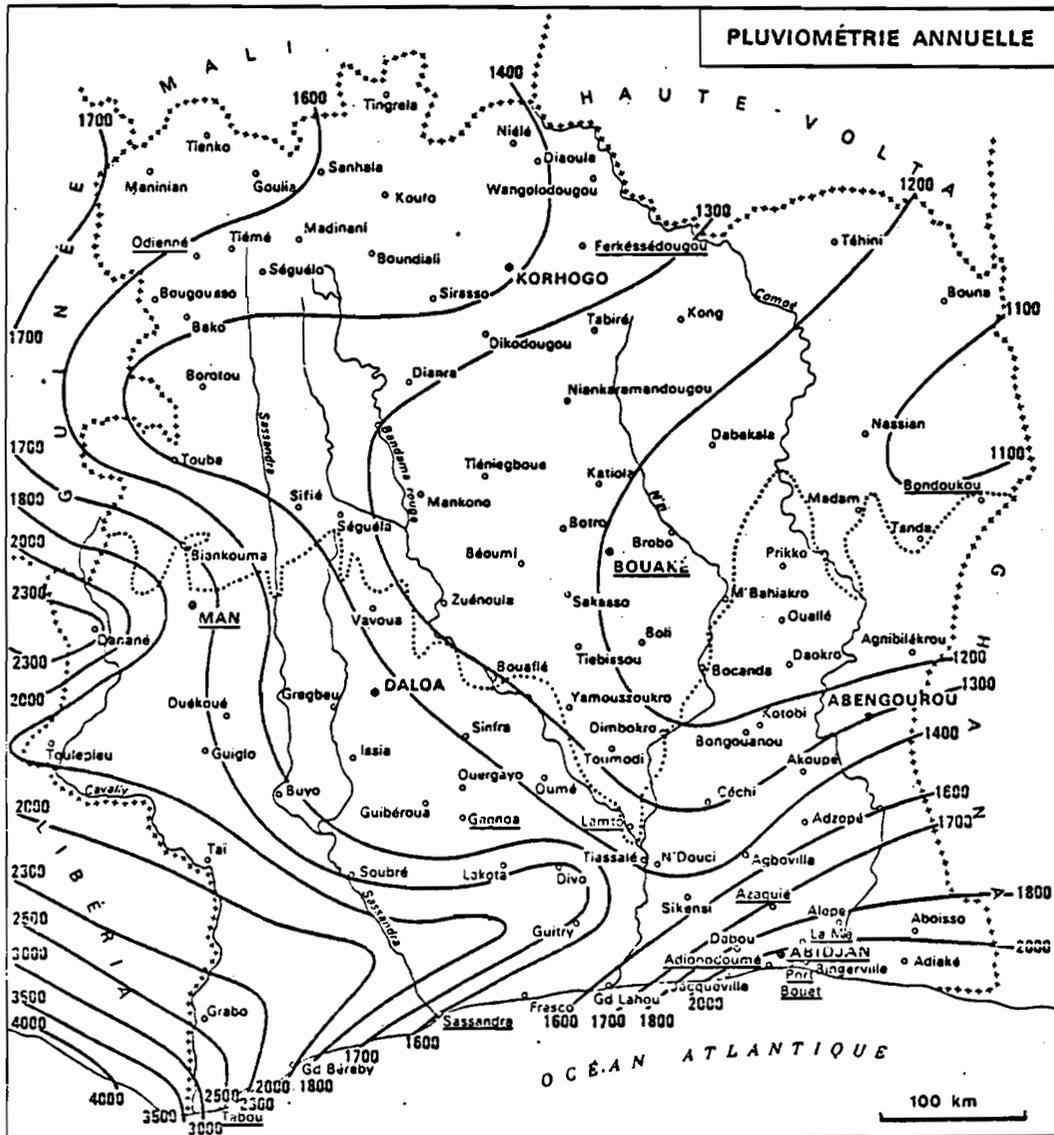
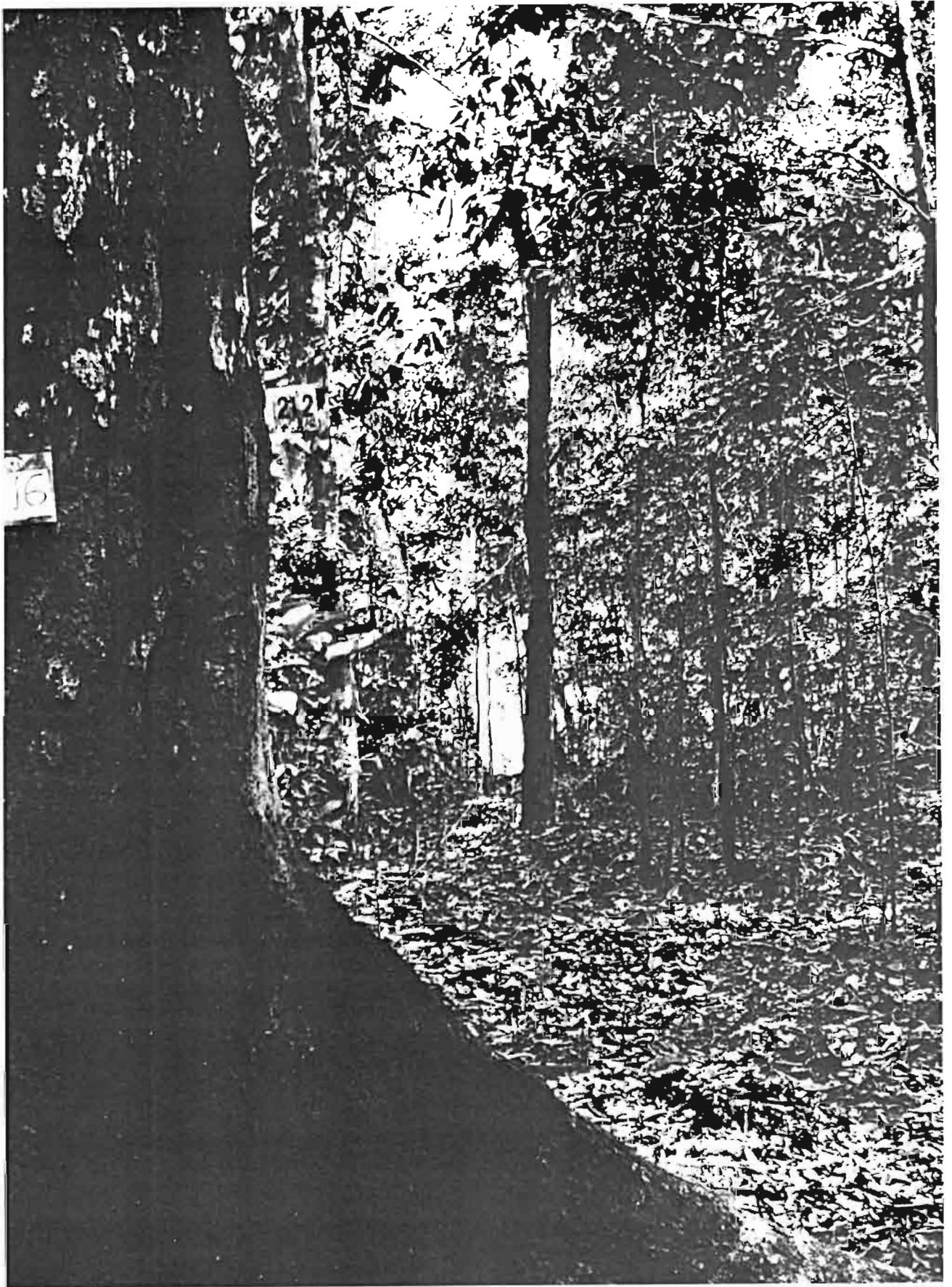


FIGURE 1211-4 : PLUVIOMETRIE ANNUELLE EN COTE D'IVOIRE, D'APRES ELDIN (1971).



LAYON E2 DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE (1982).  
212 EST LE NUMERO DE LA PARCELLE, 16 EST LA REFERENCE DU PYCNANTHUS  
ANGOLENSIS DANS LE TABLEAU A XLVI.

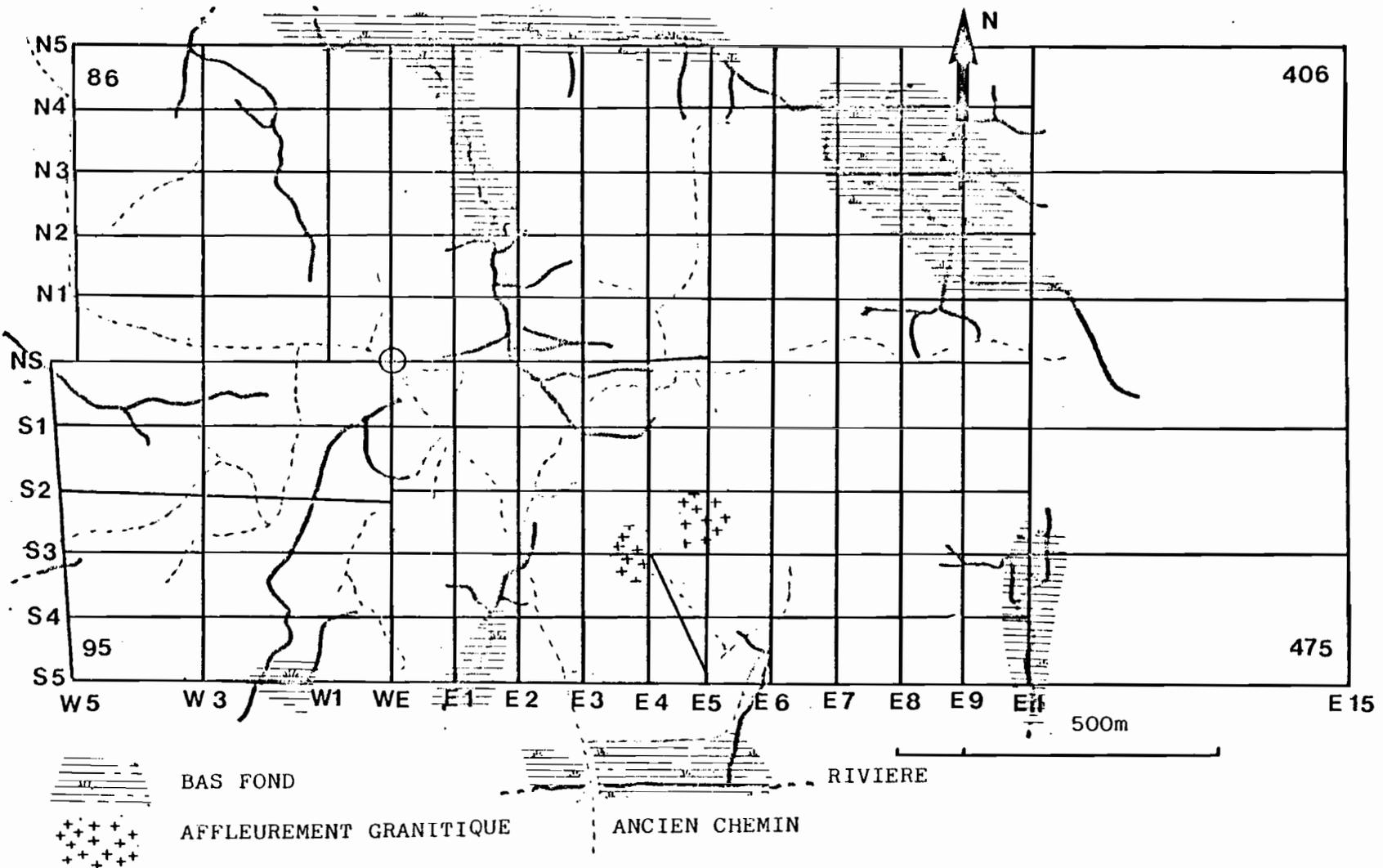


FIGURE 1211-5 : PLAN DU SITE CH (PARC NATIONAL DE TAÏ, COTE D'IVOIRE)

pachyceras, Dialium aubrevillei, Pycnanthus angolensis, Uapaca esculenta, Scottelia chevalieri, Calpocalyx brevibracteatus, Tarrietia utilis, Panda oleasa, Coula edulis, Lophira alata, Stereospermum acuminatissimum, Sacoglottis gabonensis, Parinari aubrevillei, Bombax brevipes et Parinari excelsa sont dans l'ordre parmi les espèces les plus abondantes et représentent 45% des individus (tableau 1211-I). 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'oeil lorsque l'on veut éviter de se déplacer pour ne pas perturber le singe que l'on cherche à localiser. Aussi avons nous regroupé ces deux catégories en une seule, la "canopée". Les deux strates arborées retenues peuvent alors se distinguer aisément sur le plan fonctionnel quant au mode de déplacement des singes: la canopée permet le déplacement horizontal des animaux de la couronne d'un arbre à celle d'un autre, alors que le passage d'un "émurgent" à un autre les oblige à descendre et à emprunter la canopée avant de grimper à nouveau. Thiagemella heckelii et Brachystegia leonensis sont parmi les arbres susceptibles de dépasser 40m 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 humifère. Nous donnons sur la figure 1211-6 un schéma de la physionomie de la forêt sur notre site, ainsi que les équivalences entre les strates que nous avons retenues, celles de GUILLAUMET (1967), de RICHARDS (1964) et de RAUKIAER (1905).

#### 1.2.1.2. Les autres régions prospectées et les espèces observées.

Outre la présente étude quantitative fondée sur les seules données relevées au site "CH", des études quantitatives portant sur les mêmes espèces et sur Cercopithecus nictitans ont également été menées à d'autres sites du Parc, au point X, N et C de la figure 1211-1 (GALAT-LUONG et GALAT, 1978).



SOUS-BOIS DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE (1982).

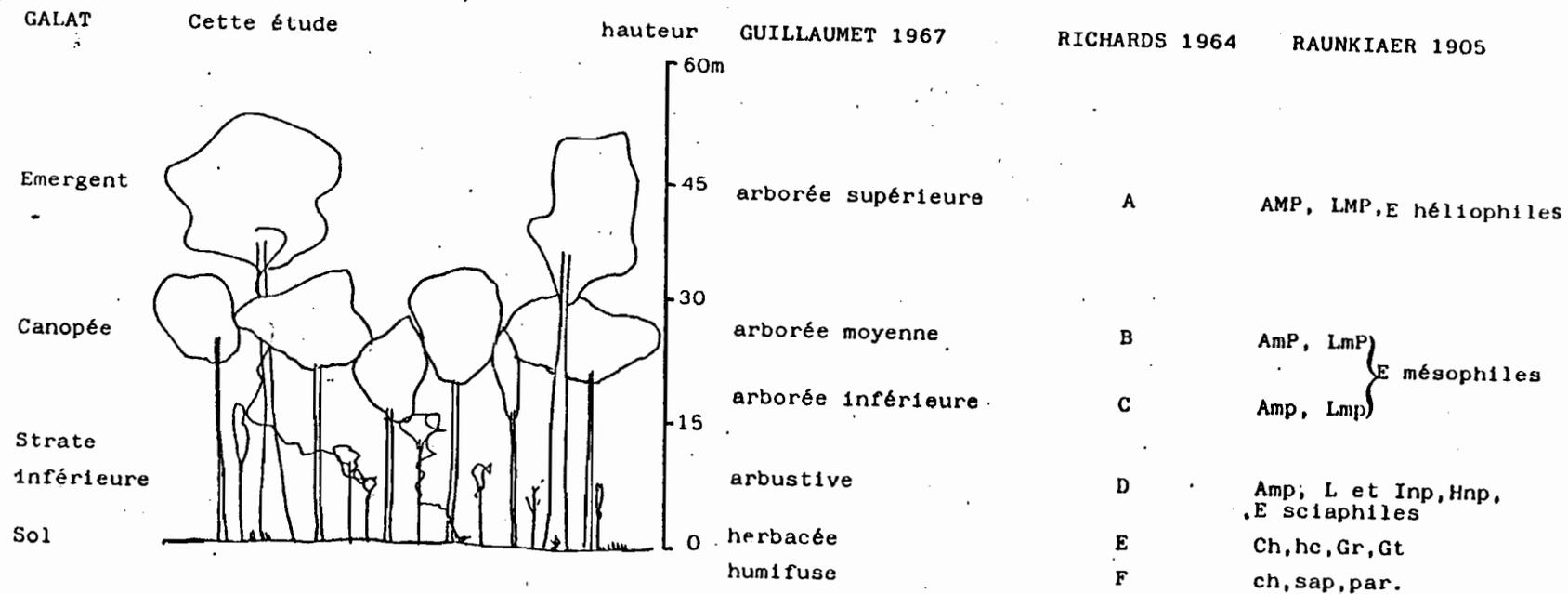


FIGURE 1211-6 : PHYSIONOMIE SCHEMATIQUE DE LA VEGETATION AU SITE "CH"  
ET CORRESPONDANCE DES STRATES UTILISEES PAR DIVERS AUTEURS.

TABLEAU 1211-I

## FREQUENCE (N) ET POURCENTAGE DES PLUS GRANDS ARBRES SUR LE SITE CH

ESPECES	RANG	N	POURCENTAGE
<i>Diospyros sanza-minika</i>	1	17	4,3
<i>Strombosia glaucescens</i>			
<i>Corynanthe pachyceras</i>	3	15	3,8
<i>Diallium aubrevillei</i>	4	13	3,3
<i>Pycnanthus angolensis</i>			
<i>Uapaca esculenta</i>	6	11	2,8
<i>Scottelia chevalieri</i>			
<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	8	9	2,3
<i>Tarrietia utilis</i>			
<i>Panda oleasa</i>	10	8	2,0
<i>Coula edulis</i>			
<i>Lophira alata</i>			
<i>Stereospermum acuminatissimum</i>			
<i>Sacoglottis gabonensis</i>	14	7	1,8
<i>Parinari aubrevillei</i>			
<i>Bombax brevipes</i>			
<i>Parinari excelsa</i>			
<i>Scytopetalum tieghemii</i>	18	6	1,5
<i>Sterculia oblonga</i>			
<i>Landolphia hirsuta</i>			
<i>Pachypodanthium standtii</i>	21	5	1,3
<i>Nauclea diderrichii</i>			
<i>Combretum sp.</i>			
<i>Piptadeniastrum africanum</i>			
<i>Hymenostegia afzelii</i>			
<i>Berlinia occidentalis</i>			
<i>Anthonotha fragrans</i>	27	4	1,0
<i>Diospyros manii</i>			
<i>Chrysophyllum taiense</i>			
<i>Vitex rivularis</i>			
<i>Oldfieldia africana</i>			
<i>Parkia bicolor</i>			
<i>Klainedoxa gabonensis</i>			
<i>Distemonanthus benthemianus</i>			
<i>Acioa barteri</i>			
<i>Pentadesma butyracea</i>			
<i>Irvingia gabonensis</i>	37	3	0,8
<i>Lamdolphia membranea</i>			
<i>Occhocosmus africanus</i>			
<i>Combretodendron africanum</i>			
<i>Lannea welwitschii</i>			
<i>Sterculia rhinopetala</i>			
<i>Khaya anthoteca</i>			
<i>Combretum homaliodes</i>			
<i>Uapaca guineensis</i>			
<i>Santaloides afzelii</i>	46	2	0,5
<i>Afzelia bella</i>			
<i>Erythrophleum ivorensis</i>			
<i>Erythroxyllum manni</i>			
<i>Aningeria robusta</i>			
<i>Lovoa trichioides</i>			
<i>Scottelia coriacea</i>			
<i>Newtonia aubrevillei</i>			
<i>Neuropeltis acuminata</i>			
<i>Agelaea pseudobliqua</i>			

ESPECES	RANG	N	POURCENTAGE
<i>Xylopi</i> <i>quintasi</i>	46	2	0,5
<i>Afrosersalisia afzelii</i>			
<i>Omphalocarpum ahia</i>			
<i>Cacarium schweinfurthii</i>	59	1	0,2
<i>Tieghemella heckellii</i>			
<i>Hirtella butayei</i>			
<i>Anopyrus klaineana</i>			
<i>Mitragyna ciliata</i>			
<i>Anthonotha grassifolia</i>			
<i>Parinari glabra</i>			
<i>Cylicodiscus gabonensis</i>			
<i>Aphanostylis leptanta</i>			
<i>Antiaris regia</i>			
<i>Ongokea gore</i>			
<i>Irvingia grandifolia</i>			
<i>Tetrapleura tetraptera</i>			
<i>Dacryodes klaineana</i>			
<i>Dictyopphleba leonensis</i>			
<i>Artabotrys oligantus</i>			
<i>Gilbertiodendron splendidum</i>			
<i>Guarea thompsonii</i>			
<i>Trichilia sp.</i>			
<i>Chlorophora regia</i>			
<i>Samanea dinklagei</i>			
<i>Memecylon lateriflorum</i>			
<i>Entandrophragma angolense</i>			
<i>Berlinia grandifolia</i>			
<i>Hymenostegia afzelii</i>			
<i>Diospyros graveii</i>			
<i>Aubrevillea kerstingii</i>			
<i>Cassia fiki fiki</i>			
<i>Garcinia kola</i>			
<i>Bussea occidentalis</i>			
<i>Funtumia elastica</i>			
<i>Entandrophragma utilis</i>			
<i>Antiaris welwitschii</i>			
<i>Holarrhena floribunda</i>			
<i>Enantia polycarpa</i>			
<i>Terminalia superba</i>			
<i>Polystemonanthus dinklagei</i>			
<i>Caloncoba brevipes</i>			
<i>Xylopi taiense</i>			
<i>Trichoscypha arborea</i>			
<i>Spondianthus preussii</i>			
<i>Zanha golumgensis</i>			
<i>Santoloides afzelii</i>			
<i>Brieya fasciculata</i>			
<i>Strychnos aculeata</i>			

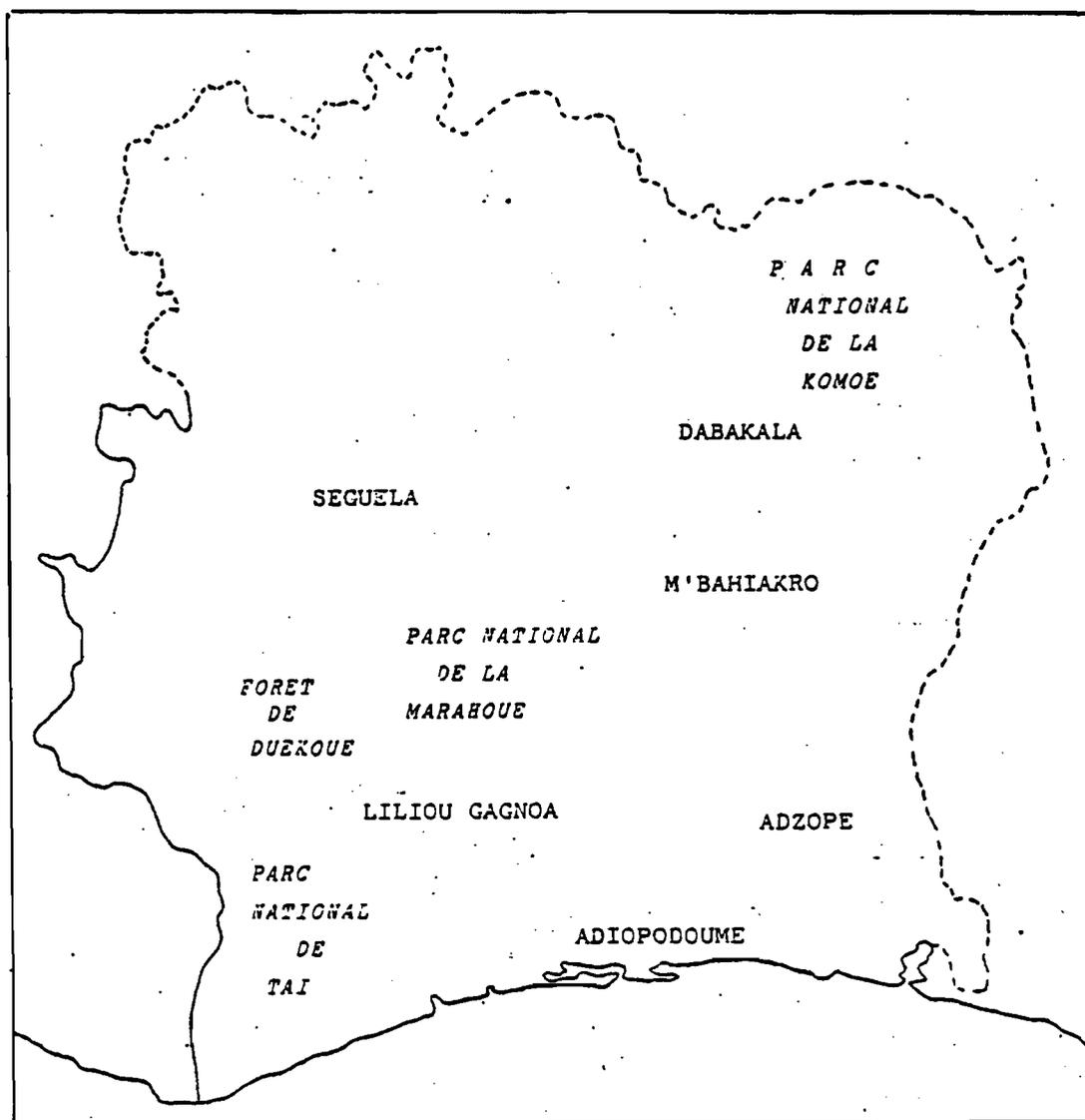


FIGURE 1212-1 : SITES D'ETUDE ET REGIONS PROSPECTEES  
EN COTE D'IVOIRE.

Des observations ont également été effectuées  
 (figure 1212-1):

- dans une série de sites plus ou moins modifiés par  
 l'Homme situés à l'intérieur du polygone Gagnoa, San Pedro, Tai,  
 Duekoué, Parc National de la Marahoué, sur les espèces suivantes:

Cercocebus atys atys et C.a.lunulatus, Cercopithecus  
C.campbelli et C.c.lowei, C.d.diana et C.d.roloway, C.nictitans  
stampflii, C.p.petaurista et C.p.buttikoferi, Colobus badius,  
C.p.polykomos et C.p.dolmani, C.verus, Papio anubis, Galago  
demidovi et Perodictitus potto;

- dans la région de Dabakala-Kong et du Parc National de la Comoé sur :

Cercopithecus aethiops, C.p.petaurista, Colobus polykomos vellerosus, C.verus, Erythrocebus patas, Papio anubis et Galago senegalensis;

- dans la région de M'Bahiakro sur :

Cercopithecus aethiops, C.c.loweii, C.p.petaurista et Colobus verus ;

- à Lamto sur:

Cercopithecus c.loweii et C.p.petaurista;

- à Jacquerville sur :

Cercopithecus aethiops;

- enfin, des observations suivies sont menées sur le Campus du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé sur :

Cercopithecus campbelli lowei et C.p.petaurista.

Nous avons fait figurer schématiquement les aires de répartition géographique des sous-espèces de Primates sur la figure 1212-2. On y remarque que, hormis la limite entre les variétés dolmani et vellerosus de Colobus polykomos qui se situe selon BOOTH (1956) à 50km à l'ouest du Bandama, les limites des aires de répartition sont matérialisées par les tracés des principaux cours d'eau.

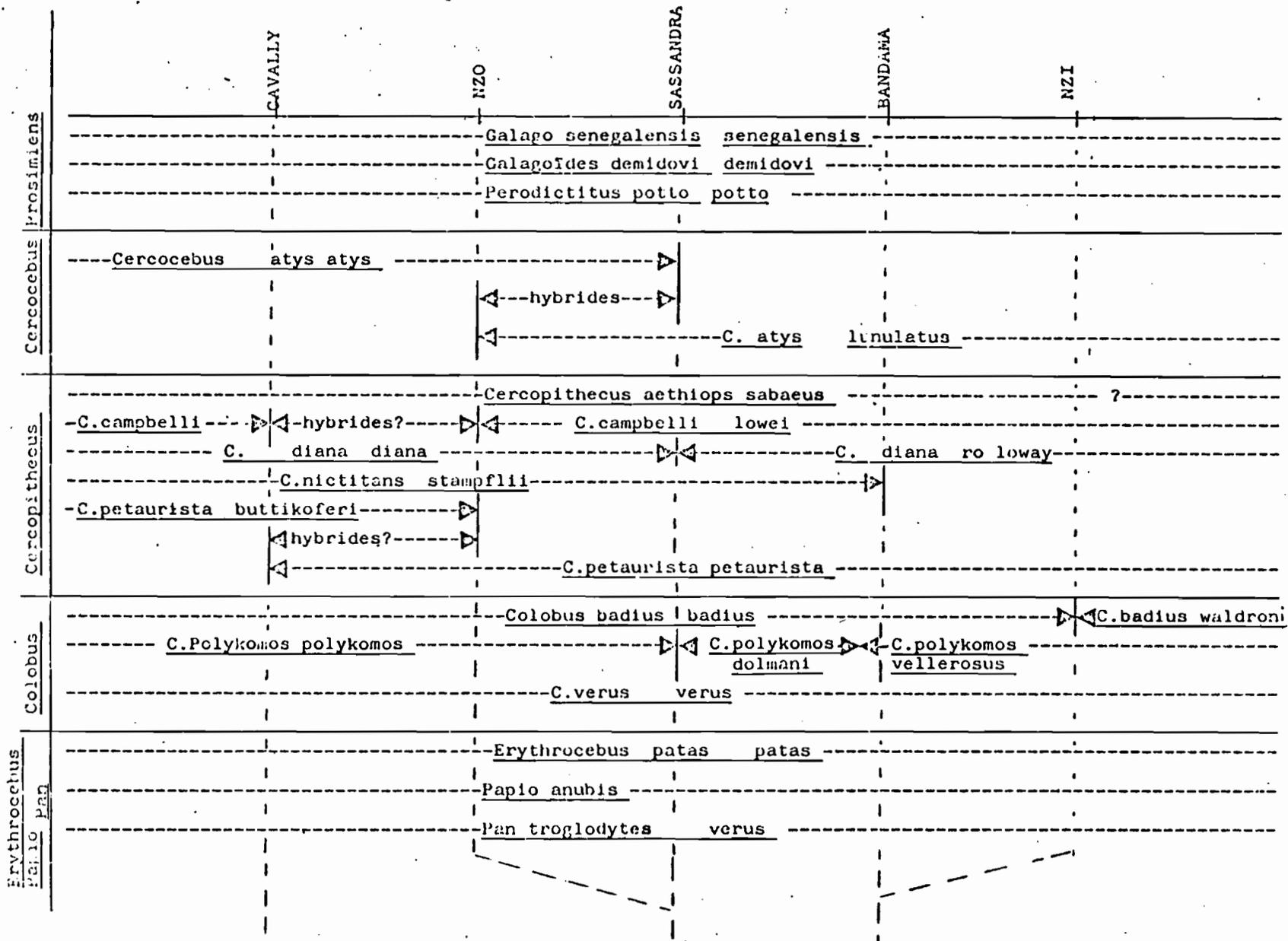


FIGURE 1212-2 : SCHEMA DES AIRES DE REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES SOUS-ESPECES DE PRIMATES EN COTE D'IVOIRE.

### 1.2.2. Le Sénégal

Au Sénégal, nous avons observé Colobus badius temmincki en 1975 et 1976 dans le Sine-Saloum en forêt de Fathala et à proximité de la mangrove du Bandiala, dans le Parc National de Basse Casamance et dans le Parc du Niokolo-koba (figure 122-1).

La forêt sèche et claire de Fathala donne une idée du climax végétal dans le site d'étude du Sine-Saloum. La flore est décrite par GATINOT (1975) qui montre qu'on peut définir le milieu comme une forêt soudanienne sèche et claire au sens d'AUBREVILLE (1948).

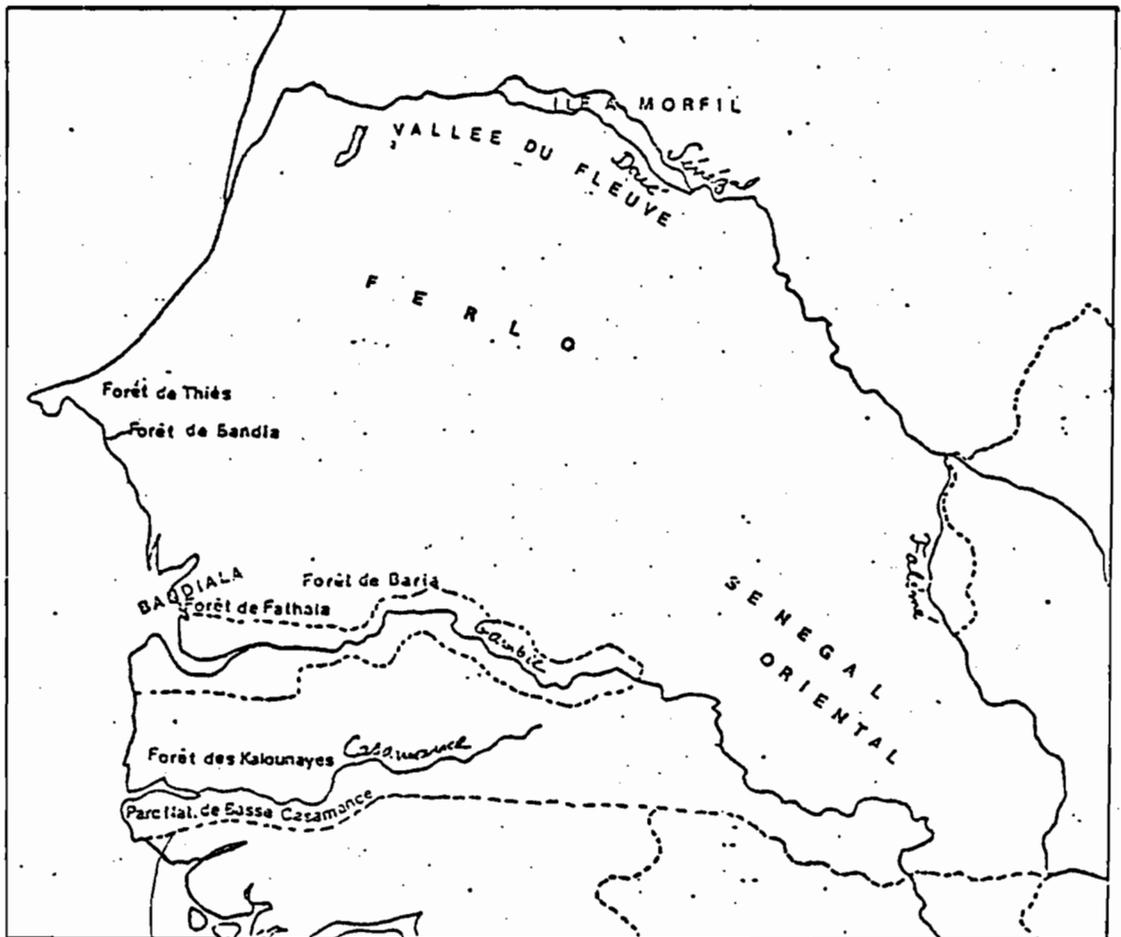


FIGURE : 122-1

CARTE DE LA LOCALISATION DES REGIONS PROSPECTEES  
AU SENEGAL.



A GAUCHE DU BAOBAB, DEUX ARBRES EN BORDURE DE LA MANGROVE DU SINE SALOUM (SENEGAL) OCCASIONNELLEMENT UTILISES PAR DES COLOBES BAIS D'AFRIQUE OCCIDENTALE (1975).

La région de Missira est caractérisée par un climat et une flore sud-soudaniens et est traversée par la ligne isohyète 1050 mm. La pluviométrie en 1975 et 1976 a été inférieure à la normale au cours de ces deux années: 972 mm en 1975 et 996 mm en 1976. Le relevé des températures de Kaolack donne des valeurs moyennes de 25 à 30°C (GATINOT , 1975) probablement quelque peu supérieures à celles régnant à proximité des mangroves. Outre les Colobes bairds des bandes étudiées par GATINOT (1975) qui vivent dans la forêt de Fathala, nous avons observé des individus isolés en bordure de mangrove, dans un site séparé de la forêt par une importante zone de cultures et de friches et où ne subsistent que quelques rares Khaya senegalensis, Cordyla pinnata Daniela oliveri, Cola cordifolia, Acacia siberiana isolés ou groupés en petits bosquets. Le Singe Vert Cercopithecus aethiops sabaeus et le Ratas Erythrocebus patas ont également été observés sur ces mêmes sites.

En Basse Casamance, le climat et la flore sont de type guinéen. La région est traversée par la ligne isohyète 1500mm. Dans le Parc National de Basse Casamance, Colobus badius temmincki a été rencontré en compagnie de la Mône de Campbell, Cercopithecus campbelli campbelli et même de C.aethiops.

Dans le Parc National du Niokolo-Koba dont les paysages varient de la savane boisée aux forêts sèches et aux forêts galeries guinéennes plus denses, il tombe 1000mm à 1300mm d'eau pendant la saison des pluies, de juin à octobre. C'est sur la rive sud de la Gambie, à proximité du confluent du Niokolo-Koba que nous avons observé des Colobus badius temmincki , alors que la galerie forestière était réduite à un unique rideau d'arbres. Dans cette région, nous avons également rencontré Cercopithecus aethiops, Erythrocebus patas et le Babouin de Guinée, Papio papio.

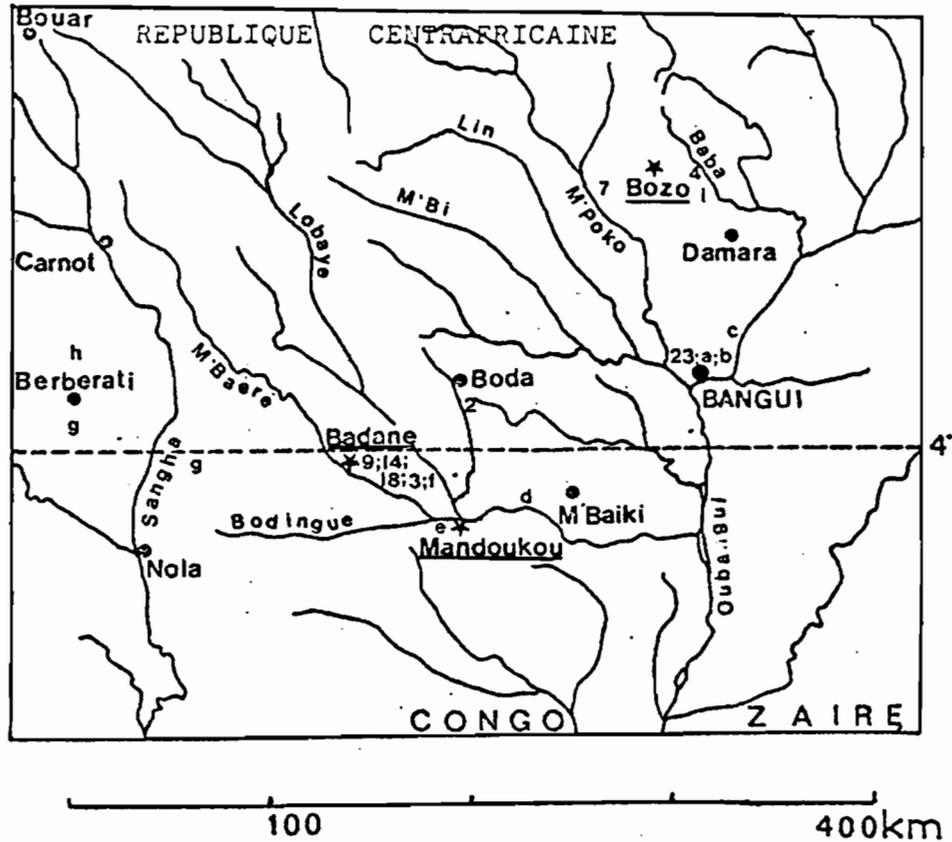


FIGURE 123-1 : CARTE DE LOCALISATION DES RECENSEMENTS EFFECTUES EN CENTRAFRIQUE.

Espèces dénombrées:

- 23 : Cercoithacus assanius (GALAT-LUONG, 1975)  
 7 : C. aestivus tantalus (GALAT-LUONG, et GALAT 1977)  
 4 : C. neglectus "  
 2 : Erythrocebus rufus "  
 9 : Colobus guereza "  
 14 : C. pennanti oustaleti "  
 18 : " "  
 3 : " "  
 \* sites d'études

Espèces observées:

- a : Cercocebus calcaratus aralis (GALAT-LUONG 1975)  
 b : Erythrocebus rufus "  
 c : Erythrocebus rufus (obs. pers. 1970)  
 d : Cercoithacus assanius (GALAT 1977)  
 e : Cercoithacus assanius "  
C. borealis  
C. neglectus  
Cercocebus calcaratus  
 f : Cercoithacus assanius "  
C. borealis  
C. neglectus  
C. nictitans  
Cercocebus calcaratus  
Colobus guereza  
C. pennanti oustaleti  
 g : Cercoithacus caehus (GALAT-LUONG et GALAT 1977)  
C. nictitans  
Cercocebus albirens  
 h : Cercoithacus tantalus (obs. pers. 1971)  
 i : Cercoithacus nictitans "  
C. Mona  
Erythrocebus rufus  
Colobus guereza  
Panlo nubis (GALAT 1977).

### 1.2.3. La Centrafrique

Bien que l'aire de répartition du Colobe d'Oustalet, Colobus pennanti oustaleti, ne s'étende classiquement pas au Nord du Congo, nous avons effectué une série d'observations sur cette espèce en 1977 le long de la M'Baéré au Sud-Ouest du pays (GALAT-LUONG et GALAT 1979). Colobus guereza a été observé dans le même site, ainsi qu'à Bozo, à 100 Km au Nord de Bangui. La liste et la localisation des espèces observées et des bandes recensées figurent sur la carte 123-1.

### 1.3. Les méthodes utilisées

#### 1.3.1. Les prospections

Les prospections sont destinées à permettre les observations préliminaires nécessaires à l'orientation ultérieure des recherches: présence des espèces recherchées, types de végétation, degré d'anthropisation, types de réactions vis-à-vis de l'observateur et conditions de visibilité en liaison avec la pression de chasse.

En général, les prospections se font à pied, soit en suivant une direction prédéterminée à la boussole pour permettre des mesures objectives d'abondances relatives, soit en suivant les pistes forestières, ce qui augmente à la fois la sécurité d'éventuels comptages et la visibilité à longue distance; c'est la seule possibilité de contacts visuels dans les zones à pression de chasse importante. Lorsqu'il s'agit de déterminer l'ensemble des espèces présentes sur un site ou

une zone particulière, la prospection peut également être effectuée à partir d'un véhicule. Si, en terrain découvert, les probabilités de rencontres des espèces mobiles (Erythrocebus patas) sont alors augmentées, ce type de prospections permet surtout de parcourir rapidement une aire importante en diffusant à intervalles réguliers (deux à cinq diffusions de 2 à 5 minutes selon les espèces recherchées tous les 500 m) des enregistrements des vocalisations des diverses espèces susceptibles d'être présentes. De telles diffusions, effectuées de préférence à des horaires où la probabilité de réponses est plus élevée (tombée de la nuit, aube) permettent d'inventorier rapidement les espèces présentes ainsi que de localiser, la nuit tombée, les sites de sommeil et, corrélativement, de faciliter repérage et recensement des bandes le lendemain.

### 1.3.2. Les prélèvements exhaustifs

Les rencontres avec les Primates sont des événements si rares que, lorsqu'on réussit à les voir, on est tenté de "tout noter". Mais les événements sont divers, souvent brefs, parfois très longs; ils se déroulent en général simultanément d'une manière complexe, et amènent parfois l'observateur débutant à conclure qu'il vaut mieux essayer de "tout voir" pour "tout comprendre"... sans rien noter. Ce type de contact préliminaire reste nécessaire lors des premières approches d'une nouvelle espèce dans une région que l'on connaît mal. Entre ces deux attitudes extrêmes, le chercheur doit, en s'aidant de son expérience et selon la problématique de sa recherche, choisir rapidement ce qui doit effectivement être noté et comment.

Les phénomènes peuvent être considérés et décrits soit sous forme d'événements à caractère ponctuel, soit sous forme d'états affectés dans ce cas d'une certaine durée.

Le relevé exhaustif des événements n'est possible que dans la mesure où ceux-ci n'apparaissent pas trop fréquemment. Le relevé systématique de l'émission de certains types de vocalisations relativement peu fréquentes répond typiquement à ces conditions. Dans le cas où le phénomène considéré apparaît à une fréquence trop élevée, il demeure possible de procéder à un échantillonnage exhaustif, en modifiant la définition de l'objet du prélèvement. On peut ainsi relever non pas les événements eux-mêmes mais les unités de temps au cours desquelles ils se seront produits un certain nombre de fois (une fois par exemple).

### 1.3.3. L'échantillonnage séquentiel

Le relevé de la durée relative des états ("proportions de temps passé à ..." des anglo-saxons) peut être effectué de deux manières. On peut noter le début et la fin de chaque état. Si cette méthode est bien la plus précise puisqu'on chronomètre la durée réelle des états, elle exclut par contre l'utilisation des tests statistiques classiques dans la mesure où les états consécutifs manifestés par un même individu ne sauraient être considérés comme indépendants. De plus, il n'est possible d'observer qu'un seul animal "focal" à la fois. Or un individu particulier ne saurait être considéré comme représentatif de l'ensemble des membres d'une bande, et encore moins de tous ceux de son espèce. On peut également relever les états à intervalles de temps réguliers. Ces échantillonnages séquentiels ("scanning" des anglo-saxons), dont HADDOW fut le pionnier en 1952, fournissent des données à valeurs discrètes commodes à traiter statistiquement. Par ailleurs le pourcentage des observations d'un état particulier mesure également la proportion de temps passé dans cet état et peut donc être tout aussi bien exprimé en durée.

La réalisation pratique reste toutefois délicate. Le choix de la fréquence d'échantillonnage est le résultat d'un compromis entre la nécessité d'obtenir une représentation suffisante tout en évitant l'interdépendance des données recueillies. Après quelques essais avec une durée d'une minute, nous avons retenu, avec CLUTTON-BROCK (1972, 1973, 1974) une période d'un quart d'heure.

La définition des états prélevés ne doit en aucun cas apporter des biais au moment des relevés. STRUHSAKER (1975), par exemple, élimine arbitrairement tout état d'une durée inférieure à 5 secondes. Selon ce critère, un animal qui se déplacerait par bonds d'une durée inférieure à 5 secondes (un Galago par exemple), en marquant un temps d'arrêt de plus de 5 secondes entre chaque bond, serait ainsi systématiquement noté au repos, même en pleine phase de locomotion.

Les derniers points sur lesquels reposent l'exactitude des mesures sont l'objectivité et la neutralité de l'observateur et des sujets au moment du relevé : les relations observé-observateur ne doivent en aucun cas influencer les relevés. La première difficulté est d'être certain de n'avoir pas perturbé les sujets. Le second écueil est la tendance de l'observateur à noter soit des états liés à des comportements qu'il juge plus "intéressants" que d'autres, soit les états des individus ayant attiré son attention (émissions sonores, parades). Cette difficulté peut être surmontée en prédéterminant le début de l'échantillonnage (par exemple un top horaire). Cette première précaution, évidente, reste toutefois insuffisante, car elle suppose que les individus à observer sont instantanément et simultanément visibles, ce qui est loin d'être le cas. Il convient donc de prédéterminer l'ordre selon lequel les sujets seront observés (par exemple de gauche à droite), et surtout de prédéterminer le moment précis du relevé, une fois que l'animal-échantillon a été repéré. Le plus simple est de laisser s'écouler une période de temps standard après le repérage. Cette période peut être utilisée à s'assurer de la qualité de certains paramètres liés au relevé. L'état que nous relevons est ainsi celui que nous observons à la cinquième seconde qui suit le contact visuel. De même que pour le début du relevé, il convient également d'en prédéterminer la fin.

Ce peut être après un nombre prédéterminé d'observations, pratique impliquant soit d'excellentes conditions de visibilité (pas de temps perdu pour le repérage des sujets, certitude de pouvoir effectuer l'ensemble des relevés), soit un nombre d'observations très faible (une par échantillonnage par exemple). Ce peut être aussi après l'écoulement d'un laps de temps prédéterminé. Nos conditions d'observation ont conduit à retenir cette seconde méthode en fixant la durée à 5 mn au Sénégal et à 7 mn 30 s, puis 10 mn en Côte d'Ivoire.

Dans cette dernière méthode, le nombre d'observations est variable d'un échantillon à l'autre, il est d'autant plus élevé que les conditions de visibilité sont meilleures, augmentant d'autant la précision de la mesure. Afin d'éliminer tout biais lié à l'existence de rythmes journaliers, les valeurs des variables mesurées sont calculées pour chaque tranche horaire, le résultat global étant la somme ou la moyenne des résultats horaires (GAUTIER-HION, 1971; QURIS, 1975). Ainsi obtenu, ce résultat constitue la mesure la plus exacte possible de la valeur de la variable étudiée.

#### 1.3.4. Informatisation du traitement

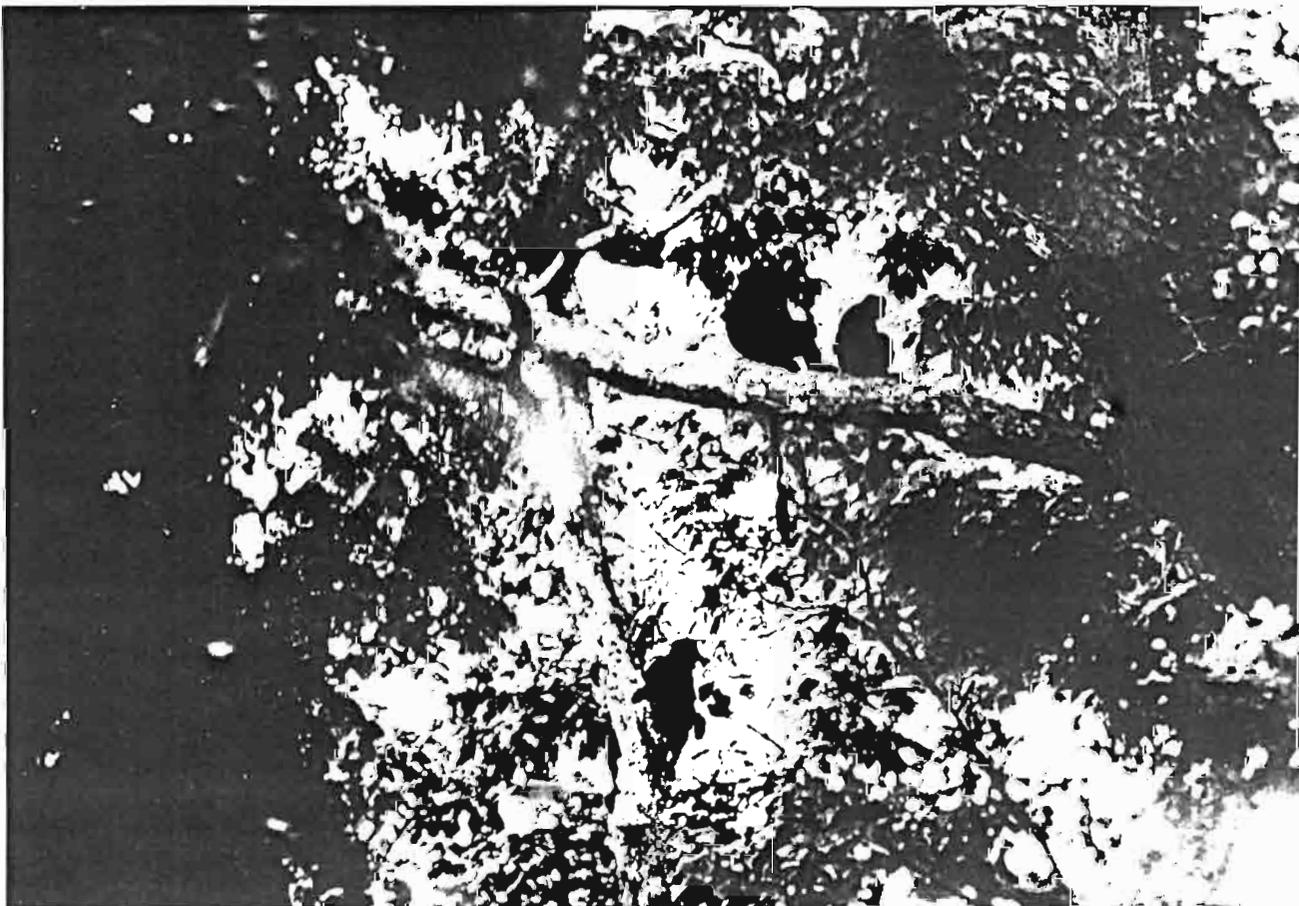
Portant simultanément sur un nombre relativement important de variables, les observations recueillies sont, bien sûr, rarement complètes, ce qui contribue à rendre leur maniement rapidement complexe et nous a conduit à informatiser le traitement. Les données de terrain, codées dès leur prélèvement, sont transcrites sur bordereaux et confiées aux Services Informatiques de l'ORSTOM de Bondy où elles sont saisies sur ordinateur. Un programme simple, "OSIRIS", de type "dépouillement d'enquête", fournit en retour des tableaux indiquant les fréquences horaires des observations triées selon certains critères (espèce, âge, sexe etc...). Les Services de Bondy n'allant pas au delà de la simple fourniture de ce type de résultats primaires, les calculs (pourcentages, moyennes, intervalles de confiance et tests statistiques) et la matérialisation graphique des résultats (diagrammes et projections par analyse factorielle des composantes principales) ont été exécutés sur micro-ordinateur individuel à l'aide de programmes conçus ou adaptés par G. GALAT.

Dans les graphiques et tableaux, nous avons respecté la convention suivante:

- = non significatif ( $P > 0,5$ )
- \* = significatif ( $0,5 > P > 0,1$ )
- \*\* = hautement significatif ( $0,1 > P > 0,01$ )
- \*\*\* = très hautement significatif ( $P < 0,01$ )



GROUPES DE COLOBES BAIS AU REPOS (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, A. GALAT-LUONG, 1982).



## 2. LA STRUCTURE DES GROUPES.

### 2.1. Les effectifs des bandes et leur cohésion.

L'effectif des bandes est l'une des premières grandeurs permettant de traduire une pression éventuelle du milieu et de situer la stratégie de la répartition des individus entre une répartition relative homogène par petits groupes proches les uns des autres et au contraire une distribution hétérogène de grandes troupes se déplaçant sur des domaines vitaux importants.

Soixante dix neuf bandes de Colobes ont été recensées dans le Parc National de Taï. La certitude des comptages dans ce milieu à médiocre visibilité est d'autant plus faible que les bandes sont nombreuses. Sur le tableau 21-I qui présente les

TABLEAU 21 - I

Effectifs moyens et extrêmes des bandes de Colobes recensées en Côte d'Ivoire de 1976 à 1982.

<u>Espèce</u>	<u>Effectif moyen</u>	<u>Extrêmes</u>	<u>Nombre d'observations</u>
<i>Colobus badius</i>	36,8 +	8-70	17
<i>Colobus polykomos</i>	10,5 (+)	5-19	45
<i>Colobus verus</i>	7,1 (+)	3-14	17

(+), + : 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. Tout comptage de ce type inférieur à la moyenne des comptages a été éliminé.

dénombrements effectués depuis 1976, on remarque que seul Colobus badius vit en bandes d'effectifs importants, allant jusqu'à 70 individus. C.polykomos et C.verus vivent en bandes d'une dizaine de membres.

Les bandes de Colobes bails sont généralement très cohérentes et il est fréquent de rencontrer plus de 50 de ces singes dans un même émergent .Il arrive toutefois que la bande soit parfois scindée en plusieurs sous-groupes d'une vingtaine d'individus éloignés les uns des autres de 50 à 80m.

Les Colobes Magistrats sont également souvent rencontrés réunis dans un seul arbre , souvent peu feuillu. Cependant, les membres d'une même bande se dispersent fréquemment lors des phases de repos, qu'il s'agisse de la sieste où certains individus peuvent dormir en haut de grands arbres alors que d'autres se reposent à quelques mètres du sol, ou du sommeil nocturne, où les membres de la bande peuvent être éloignés les uns des autres de 50 à 100m , le rassemblement s'effectuant au matin par un chœur de rugissements ("roaring").

Il est rare de voir une bande de Colobes de Van Beneden groupée en dehors d'exceptionnelles phases de locomotion monospécifiques pendant lesquelles les déplacements s'effectue parfois d'une manière cohérente. Difficiles à observer individuellement, il est encore plus rare de voir deux de ces espèces singes simultanément et l'estimation des distances interindividuelles en devient délicate. Nous verrons plus loin que la stratégie anti-prédateur de cette espèce l'amène à s'associer avec des bandes d'autres espèces. Il s'en suit que les membres d'une même bande de Colobes de Van Beneden se retrouvent souvent mêlés à des bandes d'espèces différentes et de ce fait dispersés d'une manière importante.

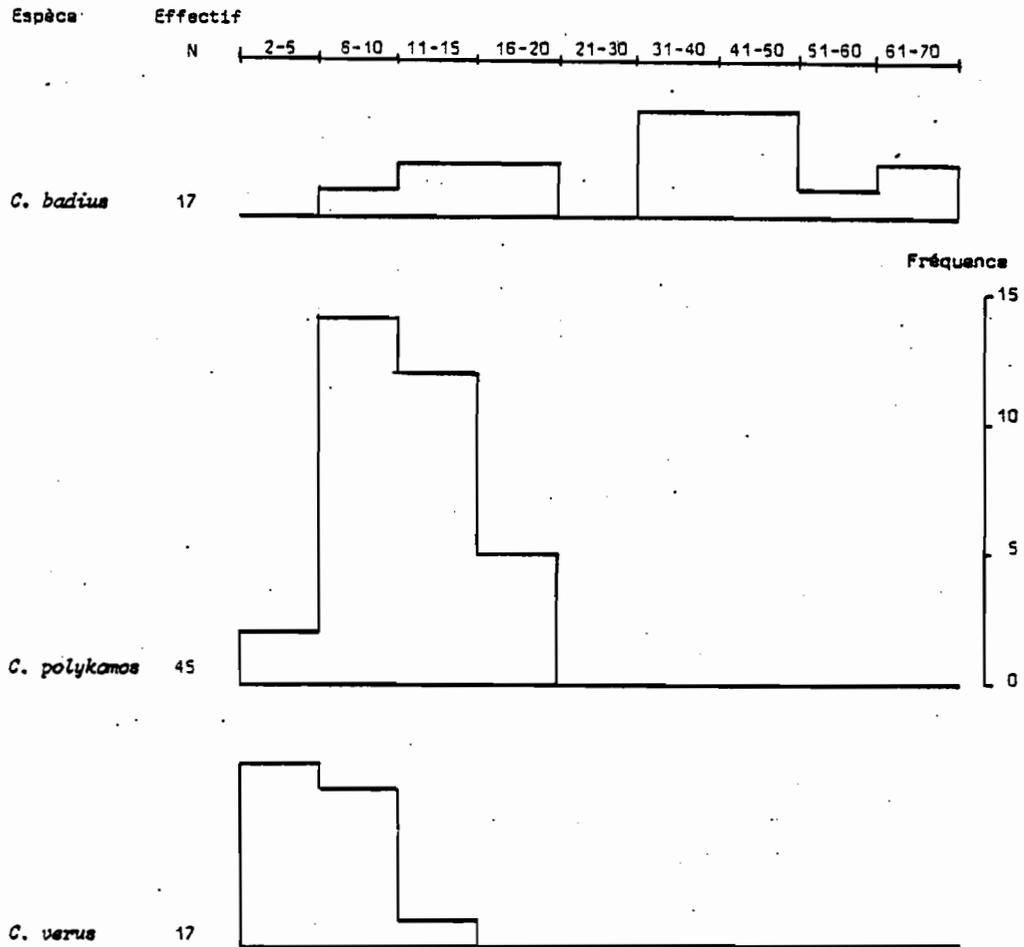


FIGURE 21-1

DISTRIBUTION DES FREQUENCES DES EFFECTIFS DES BANDES DE COLOBES RECENSEES EN COTE D'IVOIRE DE 1976 A 1982.

La figure 21-1 montre que les distributions des fréquences des effectifs des bandes de Colobes recensées sont très différentes, même pour les deux espèces à faibles effectifs. La première partie, comprenant les valeurs d'effectifs 6 à 20 de l'histogramme des fréquences des effectifs de Colobus badius est séparée du bloc principal. Deux phénomènes peuvent y concourir: d'une part les bandes de Colobes badius vivant au Sud et hors du Parc ont des effectifs plus faibles (GALAT 1978c) probablement du fait d'une pression de chasse plus importante et d'une dégradation du milieu par déforestation, et d'autre part, il reste possible que certains comptages n'aient concernés que des sous-groupes qui auraient été distants du reste de la bande ainsi que nous l'avons mentionné précédemment.

## 2.2. Les taux de masculinité et d'immatures.

Colobes bair et Colobes de Van Beneden ne supportent pas la captivité, aussi ne dispose-t-on pas de critères d'âge applicables de manière certaine aux trois espèces. Pour la détermination des classes d'âge, nous avons appliqué aux Colobes les critères que nous avons utilisés jusqu'à présent pour le Singe Vert Cercopithecus aethiops (GALAT et GALAT-LUONG 1977) Il s'en suit que les classes d'âges retenues ressemblent plus à celles de STRUHSAKER (1975 ) qu'à celles de CLUTTON-BROCK (1972) ou de GATINOT (1975). Les critères d'âge et les symboles utilisés dans les tableaux et figures sont les suivants:

MA = Mâle adulte ou subadulte. Chez l'adulte, le scrotum est développé et la maturité sexuelle atteinte. Les mâles subadultes ont la taille des mâles adultes mais le scrotum n'est pas développé et ils n'ont probablement pas atteint leur maturité sexuelle.

FA = femelle adulte ou subadulte. Les femelles subadultes ont la taille des femelles adultes mais les têtons, quoique développés, ne dépassent pas de la fourrure comme c'est le cas chez les adultes. En fait il s'agit de femelles nullipares qui peuvent être de grande taille, non encore adultes et sexuellement immatures, ou de jeunes adultes, sexuellement matures mais non encore fécondées, ou encore des adultes âgées mais stériles

a = adulte ou subadulte de sexe indéterminé.

J = juvénile. Les juvéniles ont environ les 2/3 de la taille de l'adulte de leur sexe. Chez le mâle le scrotum est petit, chez la femelle les têtons ne sont pas développés.

E ou EII : enfant II. Leur taille est d'environ la moitié de celle des juvéniles, et ils ne sont plus portés par leur mère.

I ou eI : enfant nouveau-né ou encore porté par la mère. Chez Colobus polykomos , la robe du nouveau-né est entièrement blanche et ne noircit que vers l'âge de six mois au moment du sevrage.

j : jeunes. classe correspondant au total J +E+I.

Quelques recensements de bandes de Colobes du Parc National de Taï sont présentés sur le tableau 22-I.

TABLEAU : 22-I

EXEMPLES DE STRUCTURE SOCIALE DE BANDES  
DE COLOBES RECENSEES EN COTE D'IVOIRE DE 1976 à 1982

Espèce	date	MA	FA	a	J	E	I	?	Total	F/1M	J/1a
<i>Colobus badius</i>											
	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
<i>C. polykomos</i>											
	80 04 19	2	4		2		4		12	2	1
	82 03 29	3	4		1	3			11	1,33	0,57
<i>C. verus</i>											
	82 05 10	1	2		1	1	1	1	7	2	1
	82 05 12	1	2		1	1	1		6	2	1



MALE ADULTE MAGISTRAT RUGISSANT (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, G. GALAT , 1980)

TABLEAU 22 - II

TAUX DE MASCULINITE ET TAUX D'IMMATURES DES COLOBES DE TAÏ

ESPECE	NOMBRE DE FEMELLES POUR UN MALE	NOMBRE DE BANDES	NOMBRE DE JEUNES POUR UN ADULTE	NOMBRE DE BANDES
<i>Colobus badius</i>	3,3	6	0,7	10
<i>C. polykomos</i>	1,8	11	0,8	23
<i>C. verus</i>	2,5	2	0,9	9

Du fait des médiocres conditions de visibilité, les valeurs des taux de masculinité et d'immatures du tableau 22-II sont les moyennes des proportions calculées lors de chaque recensement à partir des seuls animaux déterminés et ne proviennent pas exclusivement de bandes déterminées de manière exhaustive.

Les bandes de Colobus badius présentent une structure multimâles où nous n'avons pu mettre en évidence un individu particulier jouant le rôle de "leader" comme c'est le cas chez les Cercopithèques. Une éventuelle hiérarchie linéaire n'est pas non plus évidente quoique les supplantations et les comportements de soumission soient fréquents, en particulier à l'occasion des accouplements qui provoquent souvent des conflits entre mâles adultes.

Contrairement au Colobe bai, on peut reconnaître chez Colobus polykomos la présence d'un seul mâle adulte "leader" et les bandes de cette espèce présentent donc une structure "unimâle" de type "harem". En une occasion toutefois, nous avons observé deux grands mâles adultes dans la même bande, exécutant ensemble des éléments d'une parade territoriale (rugissements avec secouages de branches).

Dans les deux bandes de Colobus verus dont nous avons pu entièrement déterminer la composition, nous avons dénombré qu'un seul mâle adulte. Il en était de même pour l'ensemble des bandes dont le sexe des membres n'a pu être que partiellement déterminé; le Colobe de Van Beneden a donc lui aussi une structure sociale unimâle.

Les bandes des trois espèces présentent un excès de femelles adultes (tableau 22-II) dont l'ampleur est du même ordre de grandeur que celle des Cercopithécinés du même site: 1,8 à 3,3 Colobes femelles pour un mâle contre 1.9 à 3.9 chez les Cercopithécinés (GALAT 1983) . Se pose alors la question du devenir des mâles excédentaires. Où se trouvent-ils? Ont-ils disparu ? Le tableau 22-III présente le sexe et l'âge des Colobes solitaires rencontrés. Dans le cas de Colobus badius où les bandes sont multimâles, nous n'avons jamais rencontré de mâle adulte solitaire. En revanche, pour C.polykomos et C.verus, les trois individus adultes rencontrés étaient des mâles. La situation apparaît donc très semblable à celle des Cercopithécinés pour lesquels nous n'avons pas observé de solitaire chez le Mangabey, Cercocebus atys , seul Cercopithéciné à structure multimâle, tous les solitaires rencontrés étant des mâles de Cercopithèques à structure unimâle (GALAT 1983). Par ailleurs, une bande de trois mâles Magistrats célibataires a été observée de 6h à 7h le 1-IV-1983.

TABLEAU 22 -III

Nombre et nature des Colobes solitaires rencontrés en Côte d'Ivoire de 1976 à 1982.

<u>Espèce</u>	<u>Nombre d'observations</u>	<u>Sexe</u>	<u>Age</u>	<u>Région</u>
<i>Colobus badius</i>	3		a	Taï
	1		J	Taï
	1	M	J	Taï
	1	F	S	Taï
	2			Taï
<i>C. polykomos</i>	1		J	Taï
	2	M	A	Taï
<i>C. verus</i>	1	M	A	Taï

### 3. L'UTILISATION SPATIO-TEMPORELLE DU MILIEU

#### 3.1. L'abondance relative, les domaines vitaux et les densités

##### 3.1.1. L'abondance relative des trois espèces

L'abondance relative des trois espèces est ici mesurée par la proportion des rencontres des bandes des différentes espèces. Les résultats sont fondés sur 439 rencontres de bandes effectuées au cours de prospections pédestres dans le Parc National de Tafi et dans la Réserve de Faune du N'Zo entre juillet et décembre 1977 ainsi qu'au cours d'une semaine en avril-mai 1976. Les différences entre les rencontres effectuées dans la zone du point G et celles effectuées dans la zone du point N sont analysées ailleurs (GALAT 1978c).

Le contact avec une troupe n'a en général été maintenu que le temps nécessaire à la détermination des espèces présentes. Le terme association ne préjuge donc pas de leur stabilité dans le temps et nous préférons utiliser le terme de groupe ou groupement au lieu de association.

Un groupe dont la composition en espèces n'a pas varié lors de plusieurs rencontres au cours d'une même journée n'est compté qu'une fois, de même si une troupe a été retrouvée identique à elle-même quant à sa composition en espèces le matin au lieu où nous l'avons quittée la veille au soir.

Un changement intervenant dans la composition en espèces d'une troupe au cours d'une période de contact donne par contre lieu à de nouvelles observations.

Ainsi<sup>si</sup> une bande de Colobes bair associée à une bande de Colobes Magistrats s'en sépare, nous noterons trois rencontres:

- une plurispécifique: bair + Magistrats
- une mono spécifique : bair
- une monospécifique : Magistrats

Le groupement de bandes différentes ne préjuge pas du mélange spatial des individus : les bandes peuvent, soit être juxtaposées dans l'espace, soit se succéder dans le temps en un même lieu, auquel cas les bandes se suivent en restant étroitement accolées, les déplacements étant simultanés et l'orientation la même (cf GAUTIER-HION et GAUTIER 1969).

Les 439 rencontres de bandes ont été effectuées au cours de 206 contacts de groupes mono ou plurispécifiques. Les Cercopithèques sont les espèces les mieux représentées puisqu'elles totalisent 61,74 % des contacts; Les Colobes viennent ensuite avec 29,16% des rencontres. Les résultats détaillés par espèce figurent au tableau 311-I.

Les trois espèces les plus fréquentes, Cercopithecus diana (25,97%) C.petaurista (20,50%) et Colobus badius (15,26%) totalisent ensemble 61,73% des rencontres. C.badius est le plus abondant des Colobes dans le Parc National de Taï, suivi par C.polykomos (8,43% des rencontres), C.verus étant à l'inverse le plus difficile à repérer . La faible représentation de cette espèce (5,47%) est toutefois probablement amplifiée du fait de ses comportements de dissimulation très efficaces.

- Tableau 311-I

ABONDANCE RELATIVE DES ESPECES DE PRIMATES DIURNES  
DU PARC NATIONAL DE TAI, EXPRIMEE EN POURCENTAGE  
DU NOMBRE TOTAL DES RENCONTRES DE BANDES.

Espèce	Nombre de rencontres	Abondance relative %	Rang
<u>C.campbelli</u>	63	14,36	4
<u>C.diana</u>	114	25,97	1
<u>C.nictitans</u>	4	0,91	9
<u>C.petaurista</u>	90	20,50	2
<u>C.atys</u>	32	7,29	6
<u>C.badius</u>	67	15,26	3
<u>C.polykomos</u>	37	8,43	5
<u>C.verus</u>	24	5,47	7
<u>P.troglodytes</u>	8	1,82	8
Total	439	100	

### 3.1.2. Le domaine vital et les densités.

Les domaines vitaux sont définis ici par le cumul de l'ensemble des parcelles utilisées au moins une fois par les bandes sous observations de 1979 à 1982. Les domaines vitaux de deux bandes de Colobes Magistrats (CPO et BPO) et de deux bandes de Colobes de Van Beneden (CVE et HVE) ont ainsi été délimités (figure 42-1). Deux bandes de Colobes bais (CBA et HBA) ont également été suivies, mais leurs domaines vitaux s'étendant au delà de la zone layonnée (figure 1211-5), les relevés sont incomplets du fait des difficultés de localisation hors des limites du site d'étude. Les valeurs présentées pour cette espèce sont donc des estimations basées d'une part sur les portions du domaine vital effectivement mesurées et d'autre part sur la proportion des rencontres effectuées sur le site et hors du site. L'estimation présentée (100 ha) est très proche de la valeur mesurée par CLUTTON-BROCK (1975) sur le Colobe bai d'Ouganda Colobus badius tephrosceles qui est de 114 ha. Ce n'est que vers la fin de l'étude que nous avons pu suivre les bandes de Colobes de Van Beneden sur de plus longues périodes, aussi préférons-nous considérer les valeurs présentées pour cette espèce comme des valeurs minimales.

Les effectifs et la structure démographique ont également été relevés pour chacune des bandes des trois Colobes chaque fois que des conditions de visibilité favorables se sont réalisées. Les surfaces des domaines vitaux ainsi que les effectifs des bandes correspondantes ont été rassemblés dans le tableau 312-I. On remarque que seul Colobus badius, dont la bande nombreuse comprend 66 membres vit sur un grand domaine vital. Les quatre bandes des deux autres espèces, peu nombreuses (6 à 11 membres), évoluent sur des domaines vitaux deux à trois fois plus petits (29 à 46 ha). Rangés par ordre d'effectifs croissants, les cinq bandes ont des domaines vitaux d'autant plus étendus que l'effectif est plus important.

TABLEAU 312 - I

EFFECTIF DES BANDES, DOMAINES VITAUX ET DENSITES  
DES TROIS COLOBINES DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI  
(COTE D'IVOIRE)

ESPECE	REF BANDE	EFFECTIF	AIRE DU DOMAINE VITAL (ha)	DENSITE (individus/km <sup>2</sup> )
<i>Colobus badius</i>	CBA	66	100 (e) (39+)	66 (169,3-)
<i>C. polykomos</i>	CPO	8	35	22,9
	BPO	11	46	23,9 23,5 (m)
<i>C. verus</i>	CVE	6	29(+)	20,7(-)
	HVE	7	33(+)	21,2(-) 21(-) (m)

(m) = moyenne

(e) = estimation

(+)(-) = éventuellement par excès ou par défaut

Les densités (densité des membres d'une bande sur leur propre domaine vital non pondérée par d'éventuels recouvrements des bandes adjacentes) des trois espèces de Colobes ont également été reportés sur le tableau 312-I. Si l'estimation de la densité de Colobus badius est correcte, la confrontation avec les densités présentées dans GALAT (sous presse) pour les Cercopithécinés montre que cette espèce est de loin la plus abondante sur le site (66 individus au Km<sup>2</sup>). On remarque

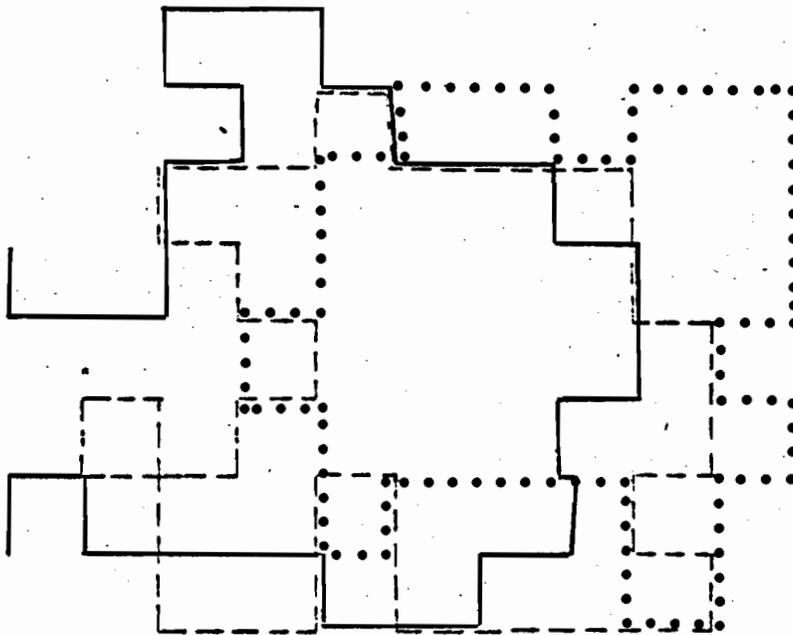


FIGURE 312-1 . DOMAINES VITAUX DE TROIS BANDES DE COLOBINES DU  
DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

- CBA , *Colobus badius*
- - - CPO, *Colobus polykomos*
- CVE, *Colobus verus*

aussi que C.verus est bien plus abondant que le simple décompte des rencontres de bandes pouvait le faire croire puisque sa densité de 21 individus au Km<sup>2</sup> le met au 4ème rang de l'ensemble des Primates du site, devançant en particulier la Diane qui occupait le premier rang d'après le critère des rencontres des bandes. L'influence du comportement des espèces sur les relevés d'abondance relative calculés d'après les rencontres de bandes est ici clairement révélée: de tous les Primates de la communauté, la Diane est en effet le Singe le plus bruyant, le plus coloré et le plus facilement repérable lors de ses rapides et fréquents déplacements, alors que le Colobe de Van Beneden est à l'inverse le plus silencieux, le plus terne et le plus discret. Les limites <sup>des domaines vitaux</sup> d'une bande de chacune des trois espèces de Colobes ont été tracées sur la figure 312-1. On remarque que l'aire centrale (14 ha) est commune aux trois bandes et que les bandes CPO de Colobes Magistrats et CVE de Colobes de Van Beneden partagent ainsi une importante surface de leur domaine vital (50% pour la bande CVE et 40% pour la bande CPO). De plus, les domaines vitaux des bandes de ces deux espèces sont entièrement inclus dans les limites du domaine vital de la bande CDI de Cercopithecus diana et recouvrent aussi en grande partie ceux des bandes CCA et CBU de Mones et de Pétauristes (GALAT 1983). Ces recouvrements multiples de domaines vitaux sont en fait la traduction des forts taux d'associations plurispécifiques que présentent la plupart de ces espèces et le Colobe de Van Beneden en particulier (voir en 4.3 ).

### 3.2. La stratification des espèces

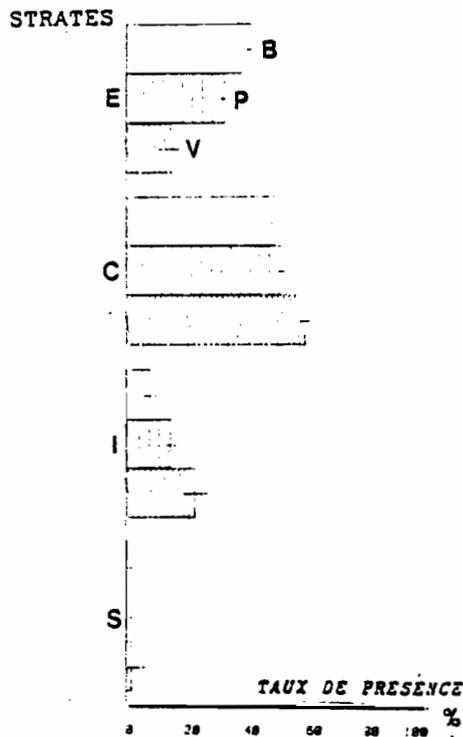
Calculés à partir d'un échantillon total de 4542 observations, les taux d'utilisation des différentes strates pour chaque espèce sont présentés dans le tableau 32-I. Pour chacune des espèces de Colobes, les limites des intervalles de confiance à accorder aux valeurs d'utilisation de chaque strate, au coefficient de sécurité de 95%, sont représentées sur la figure 32-1. Les variations interspécifiques sont différemment marquées selon la strate considérée.

TABLEAU 32 - I

UTILISATION COMPAREE DES STRATES PAR LES COLOBINES  
DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE

STRATE	SOL INFÉRIEURE CANOPEE EMERGENTS				NOMBRE D'OBSERVATIONS
ESPECES	TAUX DE PRESENCE				
<i>Colobus badius</i>	0,1	8,2	50,1	41,6	1903
<i>C. polykomos</i>	0,2	15,1	51,8	32,9	2242
<i>C. verus</i>	2,0	23,1	59,7	15,2	397
				<u>TOTAL</u>	<u>4542</u>

Le sol est nettement plus fréquenté par le Colobe de Van Beneden que par les autres espèces (figure 32-2). C'est surtout pour fuir et lorsqu'elle est associée à Cercocebus atys que cette espèce se déplace au sol. Un seul Colobe bai a été aperçu à terre alors qu'il s'alimentait dans un bas-fond marécageux. Les deux mâles adultes C.polykomos solitaires notés plus haut (tableau 22-III) ont été observés se déplaçant d'un



**FIGURE 32-1 . TAUX DE PRESENCE DES COLOBINES DANS LES DIFFERENTES STRATES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.**

E= EMERGENT; C = CANOPEE; I= STRATE INFERIEURE;  
S= SOL.

B = Colobus badius ; P = C.polykomos

V = C.verus

galop lourd si rapide qu'ils ne voyaient guère les obstacles placés sur leur trajet, que l'un d'entre eux est passé à quelques mètres de G.GALAT alors que l'autre passait entre G.GALAT et l'auteur sans manifester de comportements particuliers vis-à-vis des deux observateurs.

L'utilisation de la strate inférieure est très significativement différente chez les trois espèces (figures 32-2). Elle est surtout fréquentée par le Colobe de Van Beneden où il est fréquemment associé avec Cercopithecus campbelli et C.petaurista. Le Magistrat a dans cette strate dense et ombragée un taux de présence intermédiaire. Il s'y réfugie surtout lors des fortes chaleurs de la mi-journée.

La canopée, strate la plus volumineuse dans notre découpe de la végétation (figure 1211-6) est aussi la plus fréquentée. Le taux d'utilisation n'est significativement plus important que pour le Colobe de Van Beneden. C'est là que cette espèce dont la tendance spécifique à l'association est la plus forte de toutes celles présentes sur le site (GALAT-LUONG et GALAT 1978), a la plus forte probabilité de rencontrer une autre espèce puisque toutes, sauf Cercocebus atys s'y trouvent plus de la moitié du temps (tableau 32-I pour les Colobes et GALAT 1983 pour les Cercopithécinés).

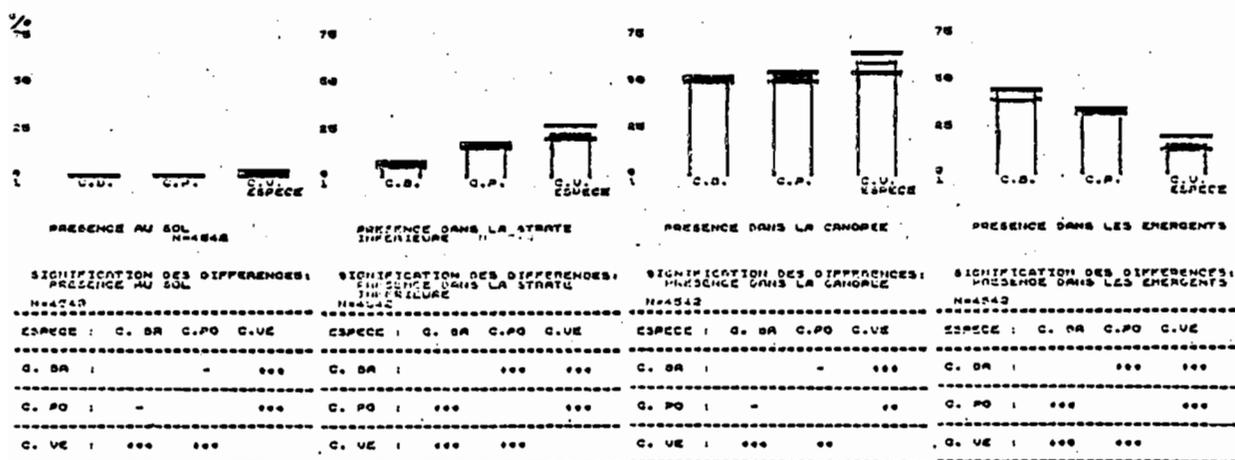


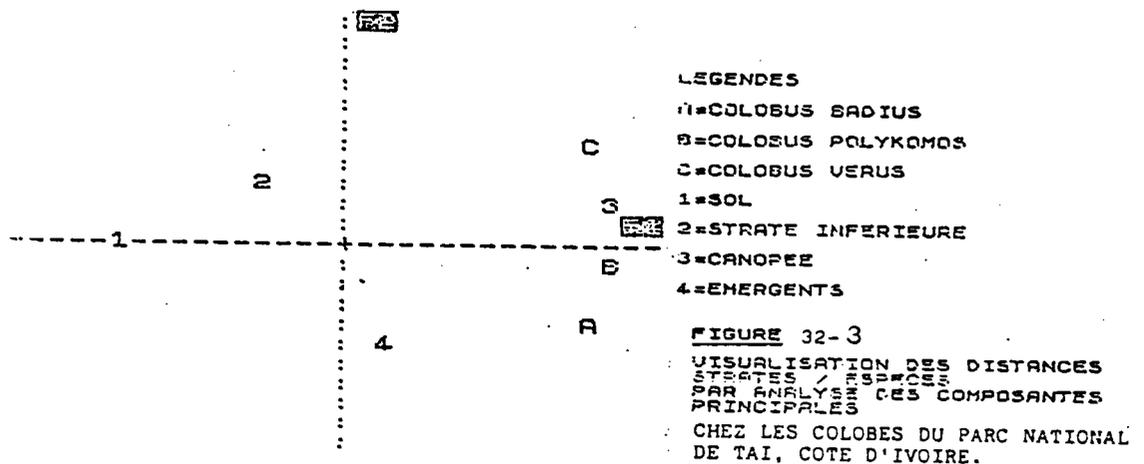
FIGURE 32-2 . COMPARAISON DES TAUX DE PRESENCE DANS LES DIFFERENTES STRATES DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI. COTE D'IVOIRE.

C.B. : Colobus badius ; C.P. : Colobus polykomos ;

C.V. : Colobus verus

De même que pour la strate inférieure, les émergents sont différemment utilisés (figure 32-2). La durée de présence y est pour les trois espèces inversement proportionnelle au temps passé dans la strate inférieure. Le Colobe bai est d'ailleurs, de toutes les espèces du site, celle qui utilise les plus hautes strates (GALAT-LUONG & GALAT sous presse, GALAT sous presse).

L'utilisation différentielle des strates de la forêt de Taï par les trois espèces de Colobes apparaît totalement indépendante du poids des individus puisqu'il se traduit par un étagement où le Colobe bai vit haut dans la végétation, et où le plus léger des trois, le Colobe de Van Beneden fréquente les strates les plus basses, le Colobe Magistrat se déplaçant à une hauteur moyenne intermédiaire, ce que traduit l'axe F2 de l'analyse factorielle des composantes principales de la figure 32-3. L'axe F1 rappelle également l'importance relative des différentes strates pour les espèces, la canopée étant la plus fréquentée, le sol très peu, alors que les émergents et la strate inférieure, quoique relativement peu utilisés, apparaissent comme les facteurs les plus discriminants de la séparation des niches écologiques des trois espèces dans cette dimension.



Le taux d'utilisation des différentes strates n'est pas constant au cours de la journée. Les variations horaires de la fréquentation des différentes strates est présentée pour chaque espèce sur la figure 32-4. Les proportions de temps passé dans les différentes strates par le Colobe bai ne présentent pas de variations importantes en fonction de l'heure. C'est également le cas pour la Diane (GALAT sous presse) qui est l'autre espèce vivant dans les hautes strates avec le Colobe bai. Pour les deux autres espèces, on remarque une tendance à descendre dans la strate inférieure laquelle peut être liée à l'augmentation de la température. Chez le Colobe Magistrat, on remarque en plus une augmentation l'après-midi de la présence dans la canopée au détriment des émergents.

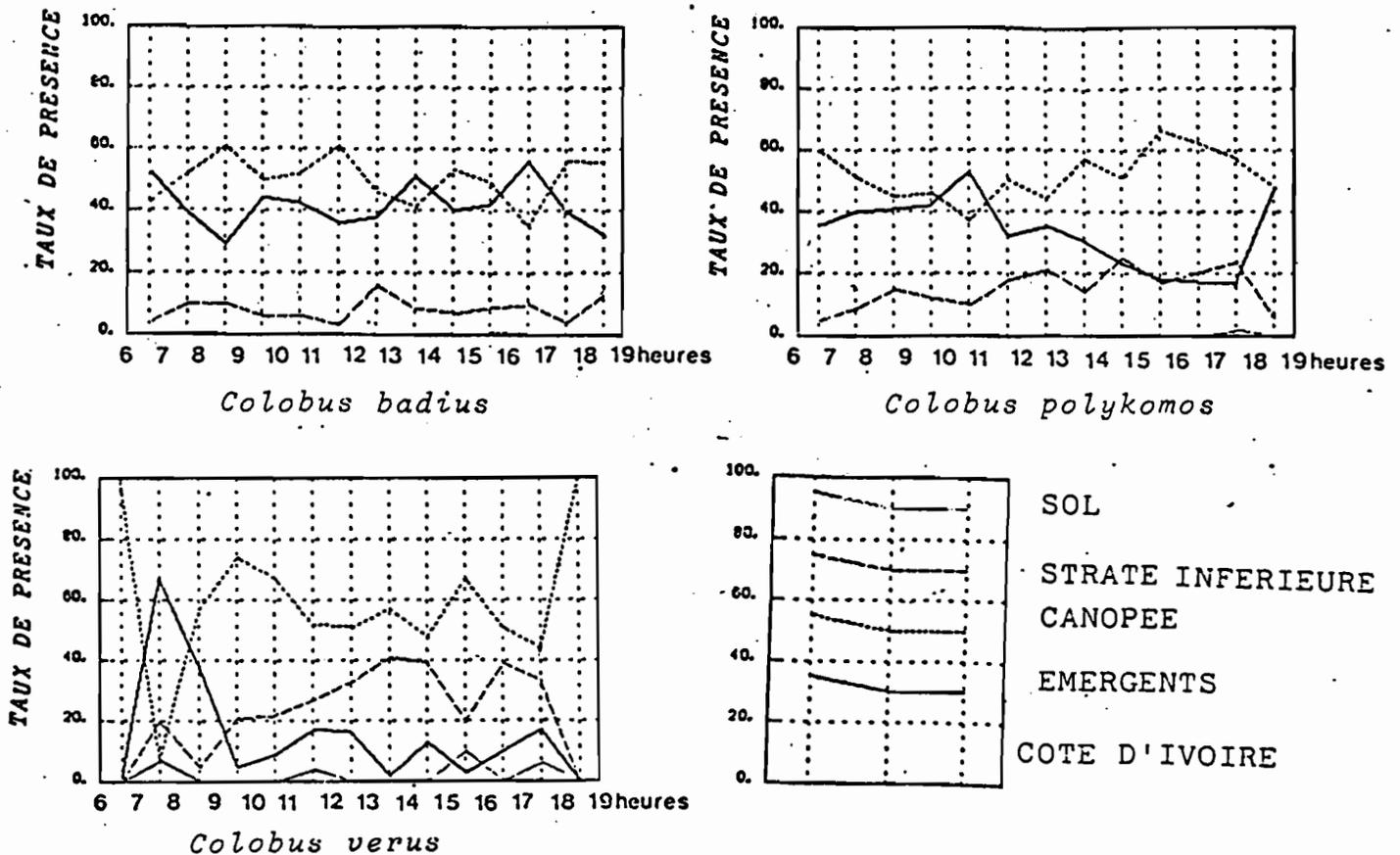


FIGURE 32-4 . RYTHME JOURNALIER DE L'UTILISATION DES DIFFÉRENTES STRATES PAR LES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI COTE D'IVOIRE.



BONDS DE COLOBES BAIS (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE,  
A. GALAT-LUONG, 1980).

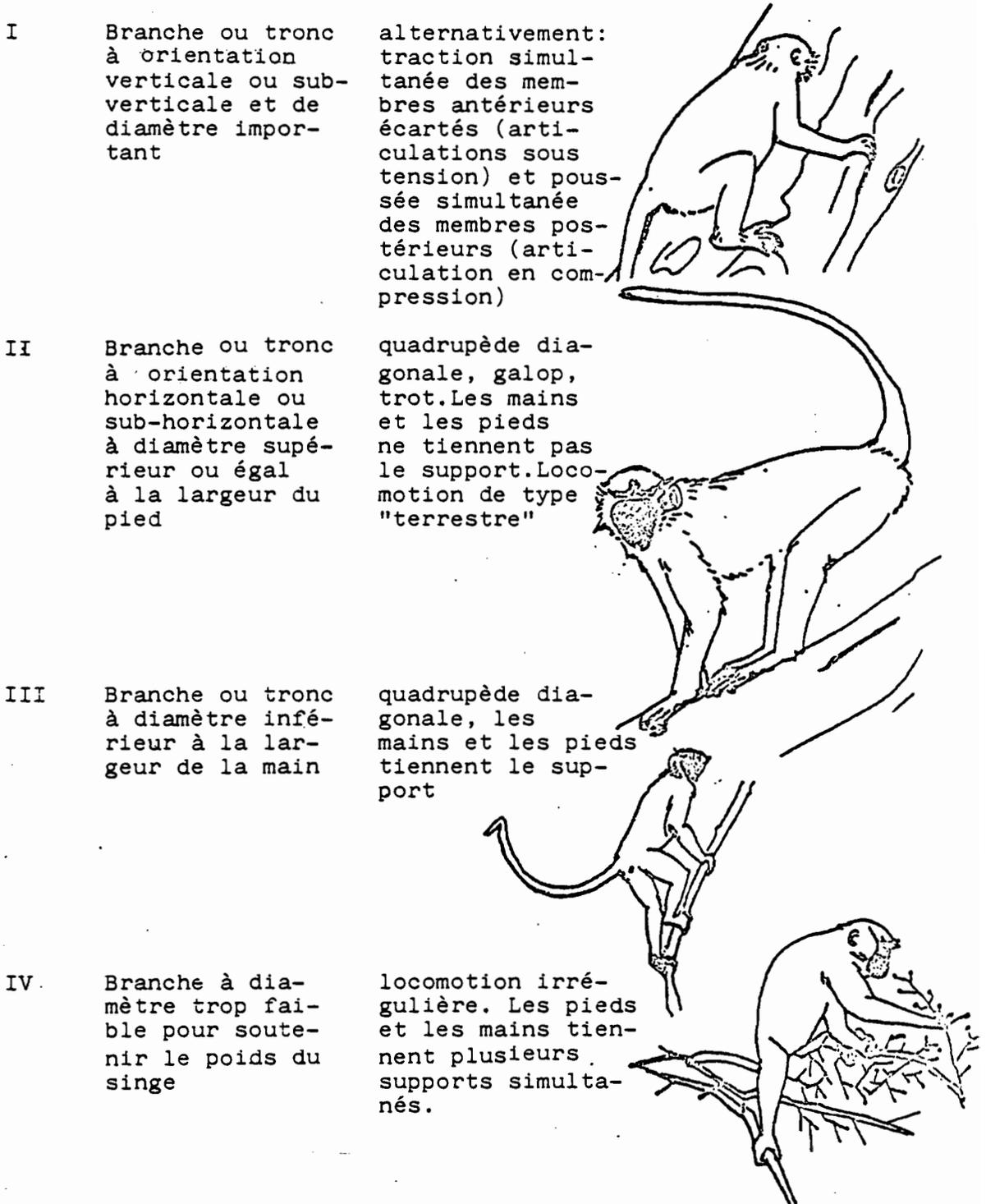


Les strates les plus fréquentées de 6 à 7 h le matin et de 18 à 19 heures le soir sont un excellent indicateur des strates utilisées pour le sommeil nocturne. La figure 32-4 montre que le Colobe bai et le Colobe Magistrat tendent à passer la nuit dans la canopée et les émergents. Les observations qualitatives permettent de préciser que les bandes de Colobes bais s'installent généralement soit dans un seul grand émergent, soit dans un groupe d'arbres de grande taille, les membres de la bande s'installant alors plus ou moins haut dans la végétation sans descendre dans la strate inférieure. La situation est différente chez le Colobe Magistrat où au contraire, les individus d'une même bande se dispersent fréquemment et dorment à différentes hauteurs. Les variations très marquées présentées par le Colobe de Van Beneden sur la figure 32-4 en début et fin de journée sont dues aux difficultés d'observation de cette espèce, accentuées aux périodes de faible luminosité, et ne permettent pas d'effectuer des déductions de ce type. Toutefois, les observations qualitatives montrent que ce Colobe passe la nuit plutôt dans la strate inférieure ou juste dans la canopée, souvent en association avec Cercopithecus campbelli et/ou C. petaurista.

### 3.3. Les supports utilisés.

Si les strates permettent de situer les espèces en hauteur dans la végétation, les micro-milieus dans lesquels elles 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 sur la figure 33-1. 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.

TYPE	DESCRIPTION	LOCOMOTION
I	Branche ou tronc à orientation 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 orientation 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 33 - 1 CLASSIFICATION FONCTIONNELLE DES SUPPORTS**

TABLEAU 33 - I

UTILISATION COMPAREE DES SUPPORTS CHEZ LES COLOBINES  
DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

TYPE DE SUPPORT	I	II	III	IV	NOMBRE D'OBSERVATIONS
ESPECE	TAUX DE PRESENCE				
<i>Colobus badius</i>	1,2	36,2	52,7	9,9	1854
<i>C. polykomos</i>	1,1	39,7	46,6	12,6	2117
<i>C. verus</i>	0,8	24,1	57,6	17,6	376
				<u>TOTAL</u>	<u>4347</u>

Les taux d'utilisation par les trois espèces de Colobes des quatre types de supports, fondés sur un total de 4347 observations sont indiqués dans le tableau 33-I et les limites de confiance pour un coefficient de sécurité de 95% sont portées sur la figure 33-2. Pour les trois espèces, l'utilisation des troncs verticaux est très faible quoique le Colobe bai, habitué des émergents les emprunte significativement plus souvent que le Colobe de Van Beneden qui vit dans les plus basses strates denses en fines branches. Pour les trois autres types de branches les taux d'utilisation, quoique voisins et de même rang pour chaque espèce (dans l'ordre décroissant: type III de 47 à 58%; type II de 24 à 40% et type IV de 10 à 18%) sont significativement différents pour chaque type et chaque espèce (figure 33-3). Hormis les troncs verticaux, la nature des branches support participe pleinement à la séparation des niches écologiques même si les préférences sont les mêmes pour chaque

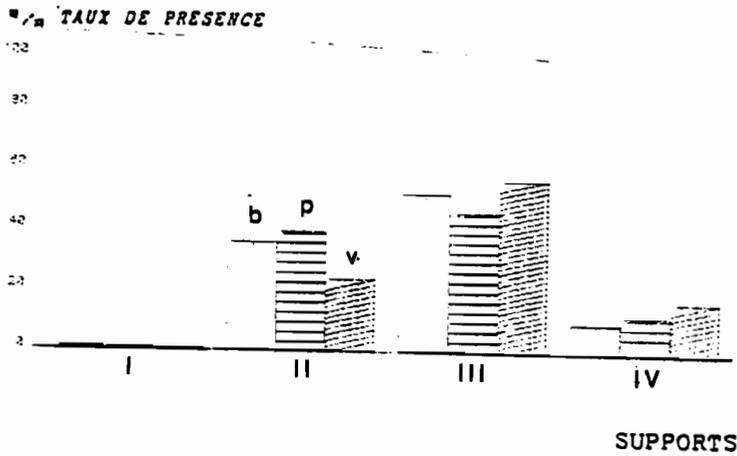


FIGURE 33-2 . UTILISATION DES DIFFERENTS SUPPORTS PAR LES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

b = Colobus badius ; p = C.polykomos  
 v = C.verus

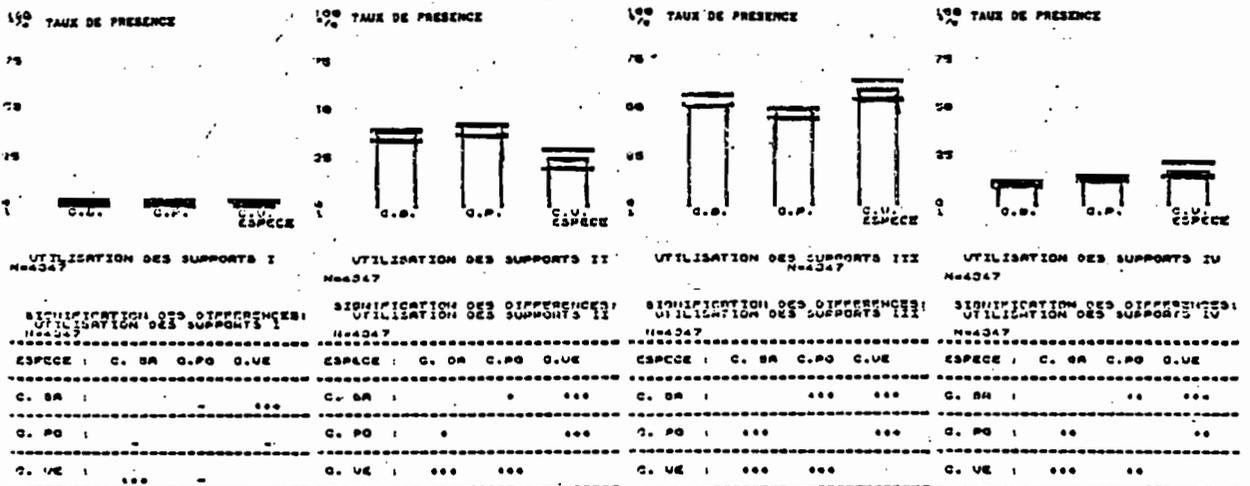
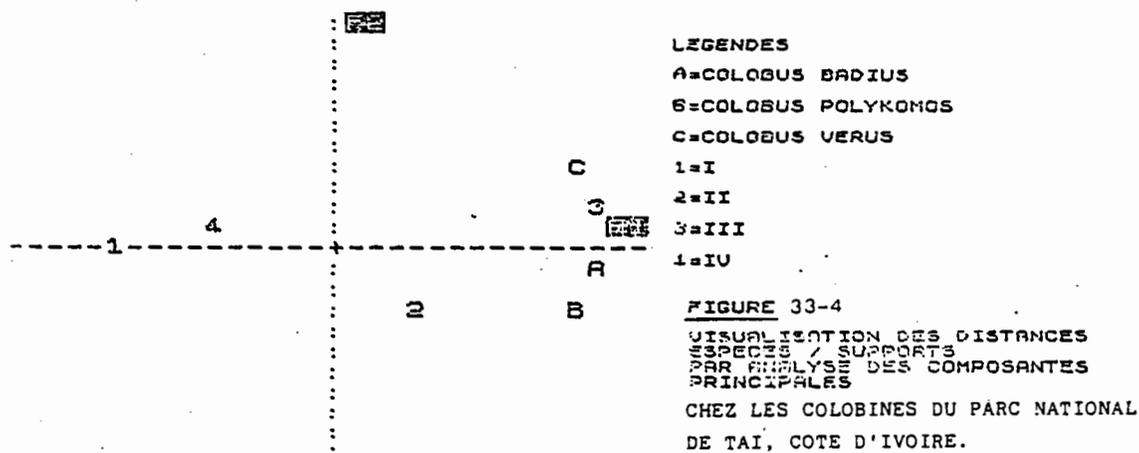
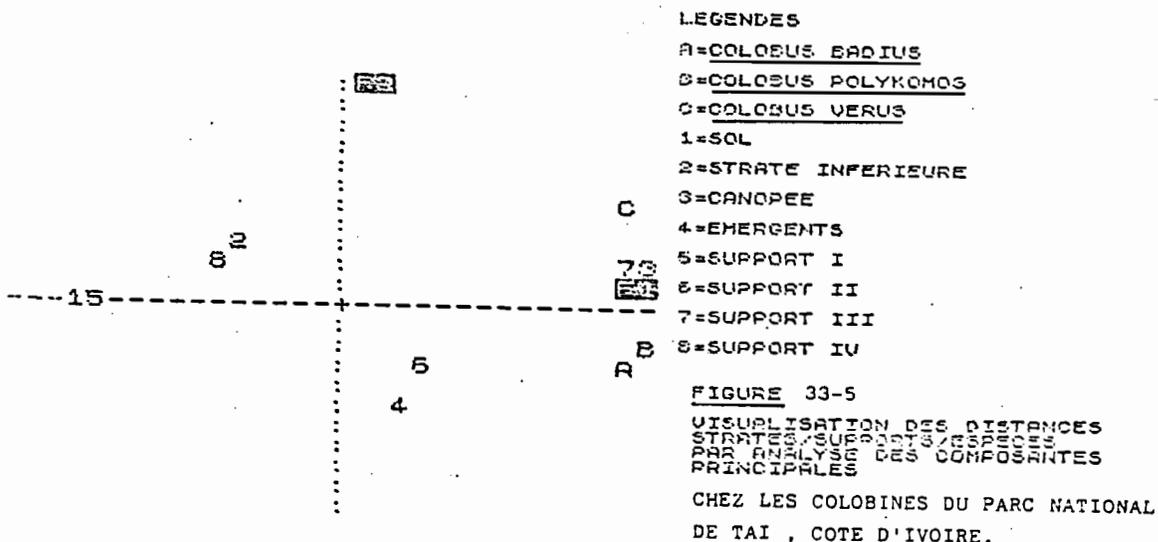


FIGURE 33-3 . COMPARAISON DES TAUX DE PRESENCE SUR LES DIFFERENTS TYPES DE SUPPORT DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

espèce. Les supports sont rangés selon leur préférence le long de l'axe F1 de l'analyse F1 de la figure 33-4, alors que les trois espèces sont faiblement discriminées par une préférence relativement peu marquée dans le sens de l'axe F2 entre les supports de type II et de type III, le Colobe de Van Beneden se déplaçant plus sur les branches plus fines (types III et IV) que les deux autres espèces, ce que lui permet son poids deux fois plus faible. Contrairement donc aux strates, la taille des individus influe sur le type de supports utilisés.



Projetées simultanément sur le même plan par l'analyse factorielle de la figure 33-5 les distances de chaque espèce aux strates et aux types de supports conduisent à opposer le Colobe de Van Beneden aux deux autres espèces en fonction surtout d'une préférence plus marquée chez Colobus verus pour la canopée et la strate inférieure contre une présence plus fréquente des deux autres Colobes dans les émergents et sur les branches maîtresses de type II.



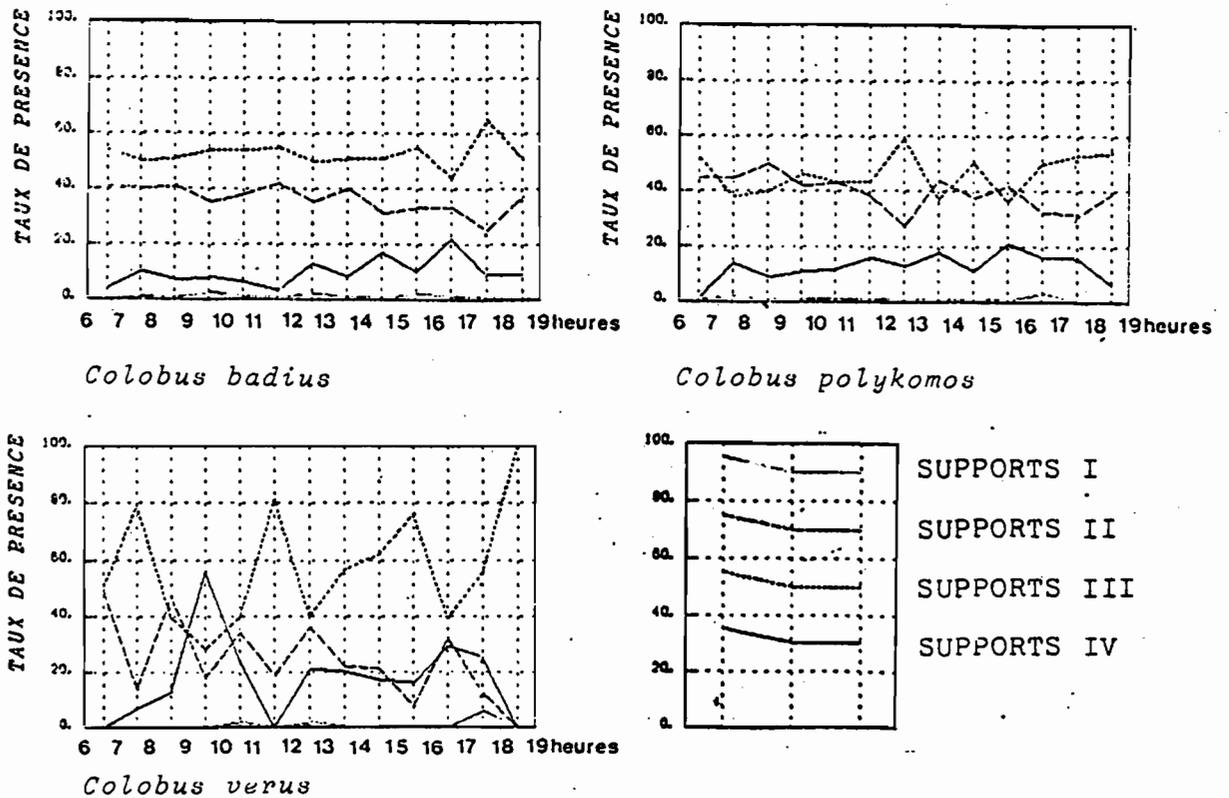


FIGURE 33-6 . RYTHME JOURNALIER DE L'UTILISATION DES DIFFERENTS TYPES DE SUPPORTS PAR LES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

La figure 33-6 présente les variations du taux d'utilisation des quatre types de supports par les trois espèces en fonction de l'heure au cours de la journée. Ces variations ne sont pas très marquées, les valeurs présentées pour le Colobe de Van Beneden étant de plus basées sur un échantillon trop faible. On remarque chez le Colobe Magistrat une tendance à l'augmentation de l'utilisation des supports de type IV au cours de la journée, parallèle à l'augmentation de la présence dans la strate inférieure, riche en branches et lianes de ce type. La diminution à mi-journée du taux de présence sur les branches maîtresses de type II au profit des branches de type III plus étroites relève du même phénomène, les Magistrats descendant dans les basses strates à cette heure chaude de la journée.

### 3.4. La distribution temporelle des activités : le budget-temps

Le temps disponible au cours d'une journée est consacré par les différentes espèces animales à l'exécution de tâches en relation avec la survie des individus et des espèces. Ces activités peuvent être classées en quatre groupes:

- la dépense de l'énergie nécessaire au déplacement des animaux sur les lieux propices à l'exécution de leurs activités. Cette catégorie comprend tous les comportements leur permettant de se mouvoir: marche, trot, galop, bonds et brachiation; nous la désignerons par activité locomotrice ou "locomotion" (abréviation LOC dans les tableaux et figures);

- l'absorption de l'énergie nécessaire au métabolisme et à l'exécution de l'ensemble des activités que nous désignerons par "alimentation" (abréviation ALI);

- la dépense d'énergie due à des comportements semblant moins directement liés à la survie de l'individu mais apparaissant comme un "investissement" assurant l'avenir de l'espèce. Il s'agit des comportements sexuels, agonistiques, d'épouillage et autres comportements de contact non agressifs inter-individuels. L'ensemble de ces comportements est rassemblé sous le qualificatif d'activités sociales (abréviation SOC). La dépense énergétique au cours de ces activités est généralement inférieure à l'activité locomotrice;

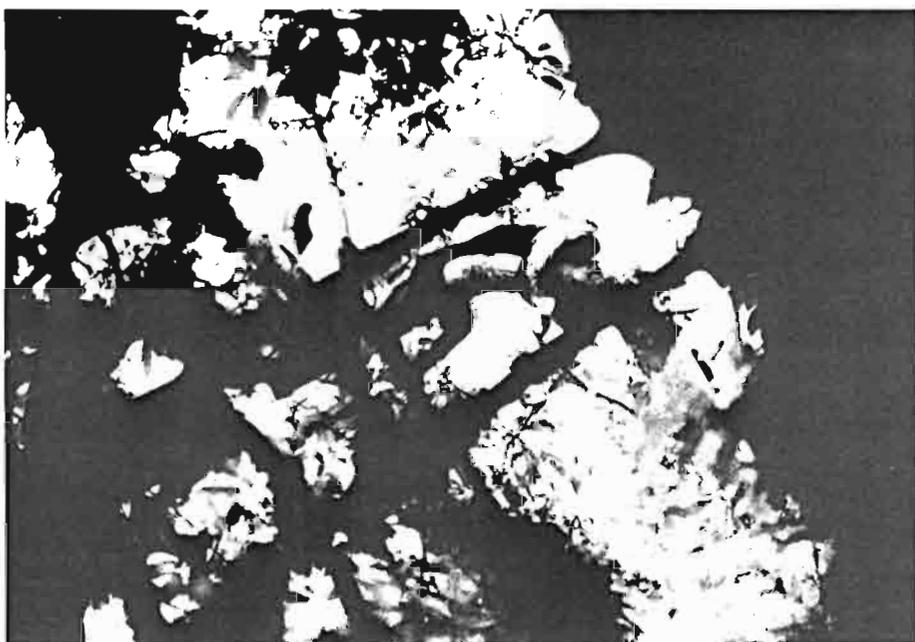
- une dernière catégorie qui comprend les comportements permettant de réduire les dépenses énergétiques au minimum: le repos, le sommeil. Si le sommeil assure une meilleure économie

d'énergie, le repos a l'avantage d'être moins dangereux pour l'individu grâce au maintien d'un niveau minimal de vigilance. Nous classons ces deux comportements dans l'activité de "repos" (REP en abrégé).

En dehors des remarques présentées en 1.3 , la distinction de ces activités ne pose pas de problème majeurs, hormis pour les activités alimentaires, qui peuvent s'effectuer en même temps que les autres. Aussi avons-nous considéré en phase d'alimentation tout individu ingérant, mâchant, transportant des aliments dans les poches buccales ou dans la gueule, ou les manipulant, sans tenir compte d'une éventuelle autre activité manifestée simultanément. Il s'en suit qu'un animal est comptabilisé dans l'une des trois autres catégories que s'il ne s'alimente pas au sens qui vient d'être exposé . Cette définition a l'avantage de l'objectivité par rapport à la "quête alimentaire" ("foraging" des anglo-saxons) qui repose partiellement sur une appréciation subjective de la motivation de l'animal. Si celle-ci peut effectivement parfois être clairement reconnaissable (Cercopitèque à la recherche d'insectes), elle est parfois bien imprévisible (Colobe se réveillant en sursaut pour se précipiter sur une branche ni plus ni moins feuillue que les autres).

Les quatre activités ainsi définies sont exclusives les unes des autres. En ce qui concerne l'alimentation, il ne sera retenu ici que du temps que les animaux y consacrent. La nature des aliments ingérés sera analysée séparément au chapitre suivant.

La durée d'une journée étant limitée, les quatre catégories peuvent être considérées comme quatre "chapitres" d'un "budget-temps" qu'il incombe aux individus de gérer au mieux de leur intérêts individuels et spécifiques, toute variation de l'un des chapitres ayant des répercussions sur les autres.



POSTURES DE REPOS DU COLOBE MAGISTRAT (PARC NATIONAL DE TAI,

TABLEAU 34 - I

BUDGET-TEMPS COMPARES DES COLOBINES DU PARC NATIONAL  
DE TAI, COTE D'IVOIRE.

ACTIVITE	ALIMENTATION	REPOS	LOCOMOTION	SOCIAL	NOMBRE D'OBSERVATIONS
ESPECES	TAUX D'ACTIVITE				
<i>Colobus badius</i>	21,4	43,5	23,4	11,6	1896
<i>C. polykomos</i>	15,9	53,8	22,7	7,6	2233
<i>C. verus</i>	6,6	44,8	46,6	2,0	421
				<u>TOTAL</u>	<u>4550</u>

Calculé à partir d'un total de 4550 observations, le temps consacré aux différentes activités par chaque espèce est indiqué en pourcentage de temps total sur le tableau 34-I. Un premier examen de la figure 34-1 où nous avons indiqué les limites de confiance pour une sécurité de 95% fait apparaître une similitude globale entre Colobus badius et C.polykomos alors que C.verus se caractérise par un profil sensiblement différent. En fait la figure 34-2 indique que la durée des différentes activités est significativement différente pour toutes les activités et pour toutes les espèces sauf dans le cas du temps consacré à la locomotion qui est identique chez le Colobe bai et le Colobe Magistrat. On remarque plus particulièrement qu'alimentation et activités sociales sont plus importantes chez le Colobe bai que chez le Colobe de Van Beneden, le Magistrat présentant des valeurs intermédiaires; que le repos dure plus longtemps chez le Magistrat et que le Colobe de Van Beneden se déplace plus que les autres espèces. Ces deux derniers traits sont les plus marqués et les seuls remarquables qualitativement sur le terrain. Les Magistrats passent de très longues heures tôt le matin et en début d'après midi souvent en plein

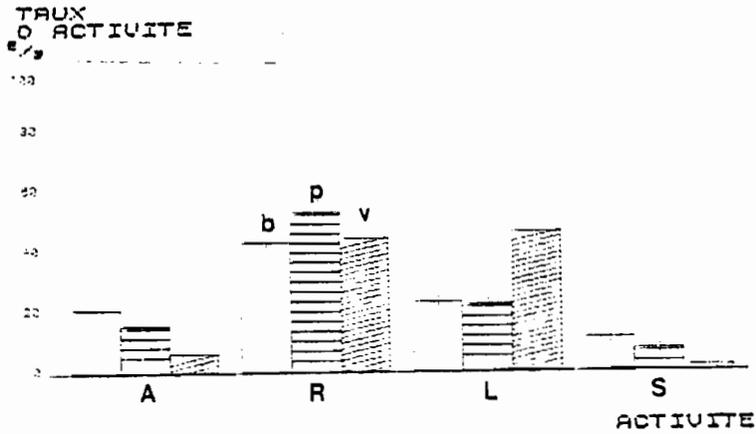


FIGURE 34-1. BUDGET-TEMPS DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

A : alimentation; R : repos; b = Colobus badius ; p = C.polykomos  
 L : locomotion ; S : activités sociales v = C.verus

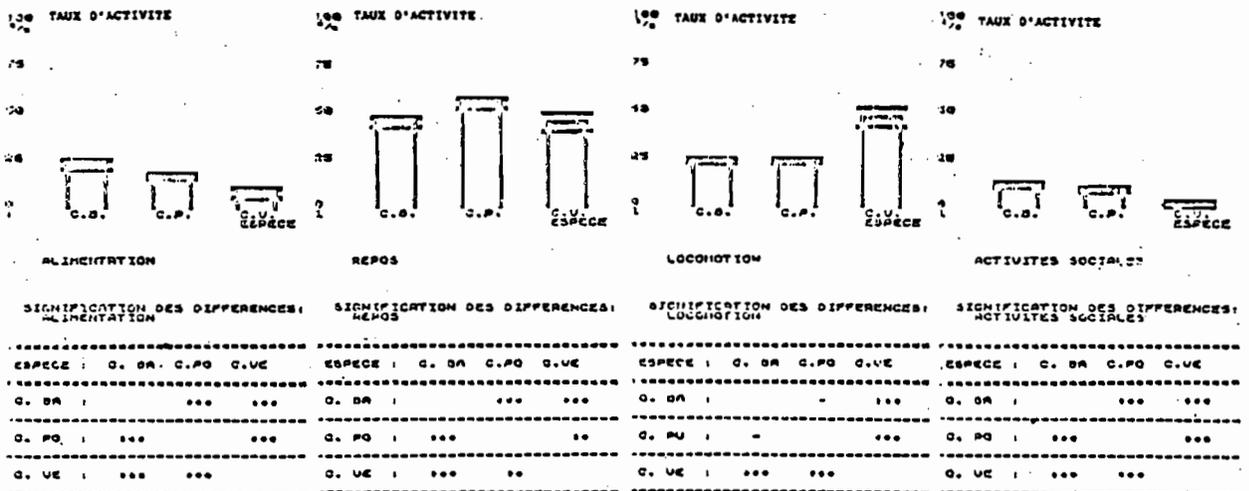
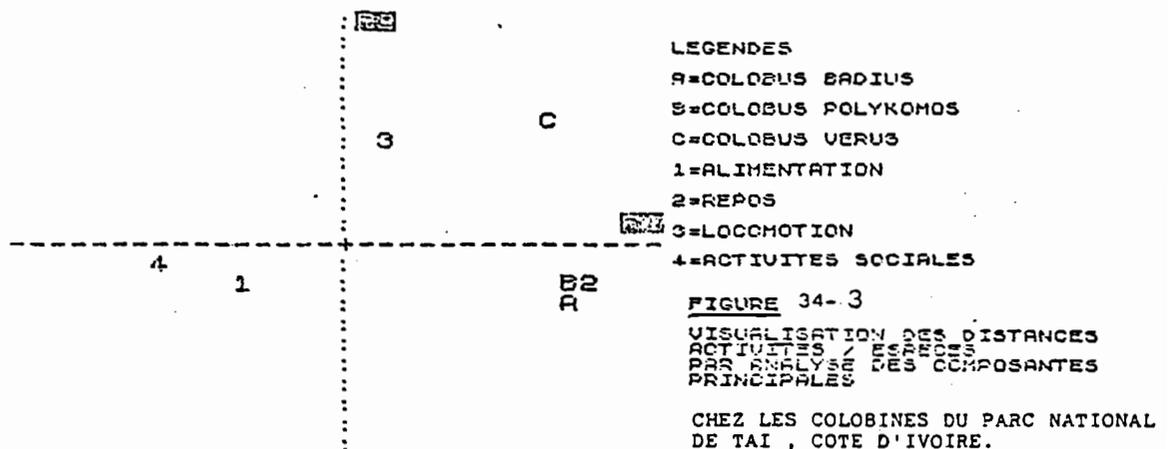


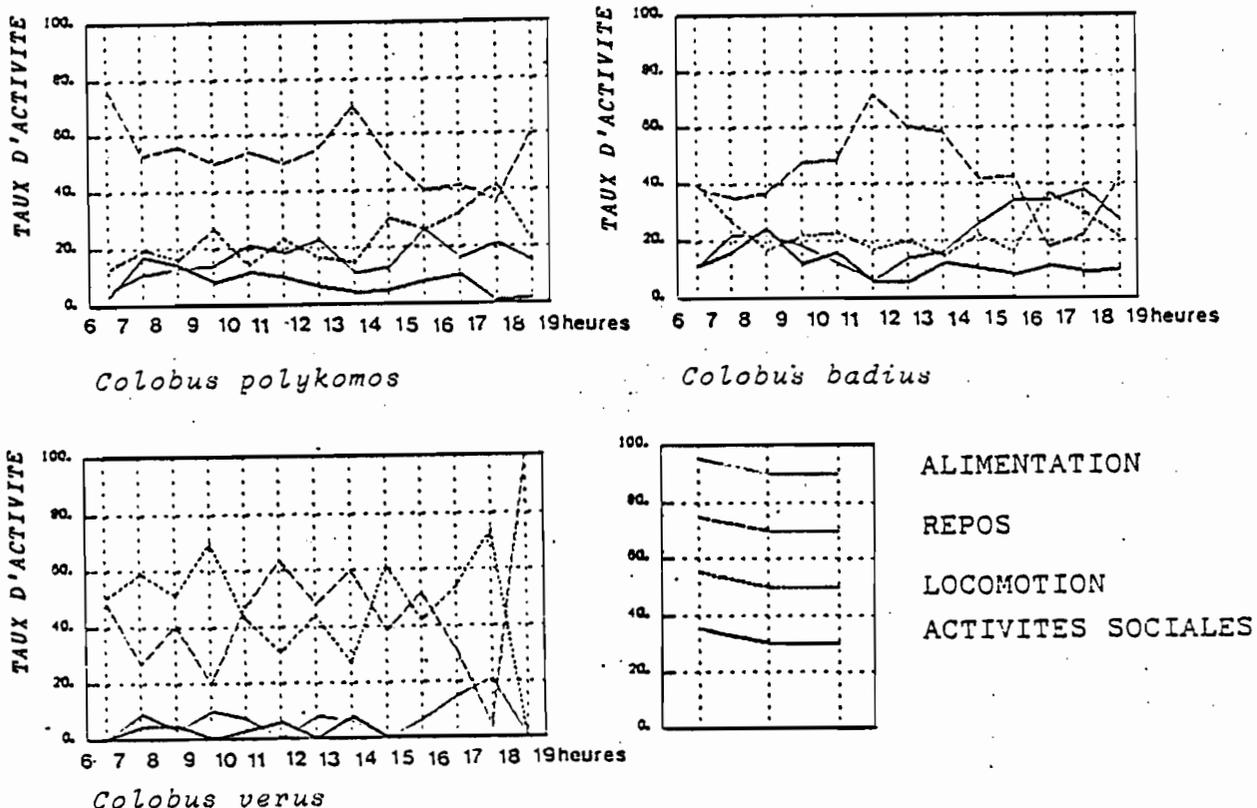
FIGURE 34-2. COMPARAISON DU BUDGET-TEMPS DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

soleil au repos sur des branches dégagées (voir plus loin figure 34-4) . Les progressions des Colobes de Van Beneden sont également remarquables, en raison de leur extrême rapidité de déplacement, ces singes donnant l'impression, lorsqu'ils se déplacent en groupes monospécifiques , de galoper en ligne droite à travers la végétation indépendamment de la nature des supports et de la densité du feuillage.

L'analyse factorielle de la figure 34-3 distingue ici encore le Colobe de Van Beneden des deux autres espèces, essentiellement du fait de l'importance de la locomotion chez cette espèce qui la rapproche des Cercopithécinés sur ce plan (GALAT sous presse) et qui est le principal facteur de discrimination de l'axe F2.

L'importance du repos pour les trois espèces (axe F1) distingue l'ensemble des Colobes des Cercopithécinés pour lesquels l'activité la plus importante est la locomotion (GALAT sous presse). Nous verrons en 3.5 que le régime alimentaire est à l'origine de cette inversion locomotion/repos chez ces deux familles.





**FIGURE 34-4** . RYTHME JOURNALIER DES ACTIVITES DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

Les rythmes journaliers de certaines des activités sont nets chez Colobus badius et C. polykomos (figure 34-4). On remarque en particulier une phase de repos au milieu de la journée. Cette sieste est plus tardive chez le Magistrat que chez le Colobe bai. Ces espèces présentent aussi toutes deux une phase de locomotion en fin d'après midi à partir de 16 heures, au cours de laquelle les bandes rejoignent le site de sommeil de la nuit à venir.

Les données quantitatives sur le Colobe de Van Beneden sont plus difficiles à interpréter, d'une part parce que les échantillons horaires sont plus faibles, et d'autre part du fait que cette espèce adopte le rythme des activités des espèces avec lesquelles elle s'associe, espèces qui peuvent varier, même au cours d'une journée.

### 3.5. Le régime alimentaire

La folivorie des trois espèces de Colobes apparait dès l'examen du tableau 35-I qui regroupe les pourcentages des observations de prises d'aliments relevées. Les régimes alimentaires sont présentés graphiquement sur la figure 35-1.

TABLEAU 35 - I

COMPARAISON DU REGIME ALIMENTAIRE DES COLOBINES  
DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE

ESPECE	<i>Colobus badius</i>	<i>C. polykomos</i>	<i>C. verus</i>
ALIMENT	POURCENTAGE DES OBSERVATIONS		
<u>VEGETAUX</u>	<u>97,0</u>	<u>98,6</u>	<u>73,9</u>
Fruits	10,1	32,1	0,0
Feuilles	81,0	52,4	69,6
Fleurs	0,0	4,2	0,0
Divers végétaux	5,9	9,9	4,3
<u>MATIERES ANIMALES</u>			
Lait	<u>3,0</u>	<u>1,4</u>	<u>26,1</u>
<u>NOMBRE D'OBSERVATIONS</u>	<u>237</u>	<u>212</u>	<u>23</u>
		<u>TOTAL</u>	<u>472</u>

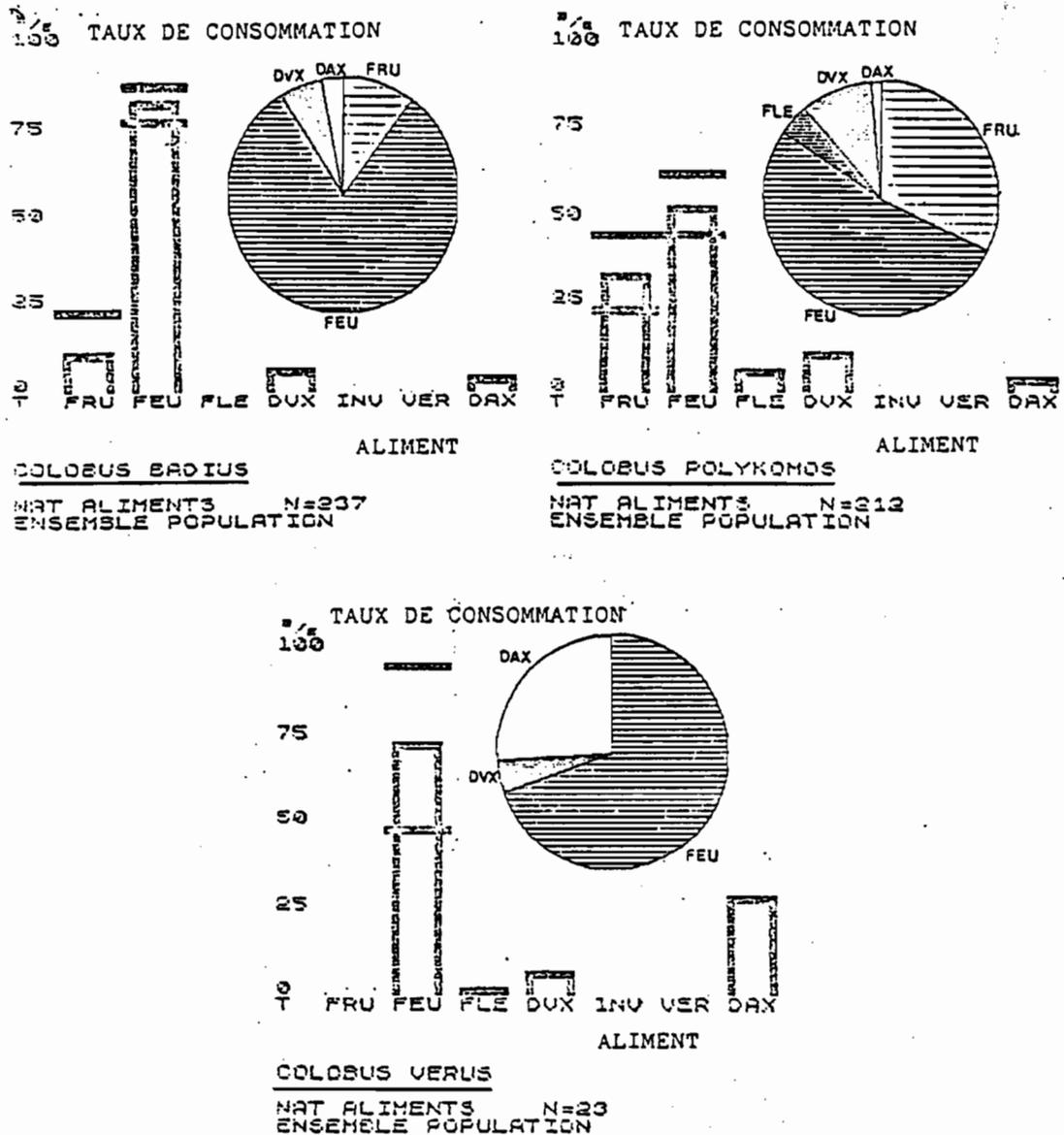


FIGURE 35-1 : REGIME ALIMENTAIRE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

Colobus polykomos se distingue nettement des deux autres espèces par l'importance du taux de la frugivorie (32%), valeur élevée pour un Colobe, et même supérieure à celle présentée par GALAT (1983) pour le Singe Vert, Cercopithecus aethiops sabaeus (27%). En revanche, le Magistrat consomme significativement

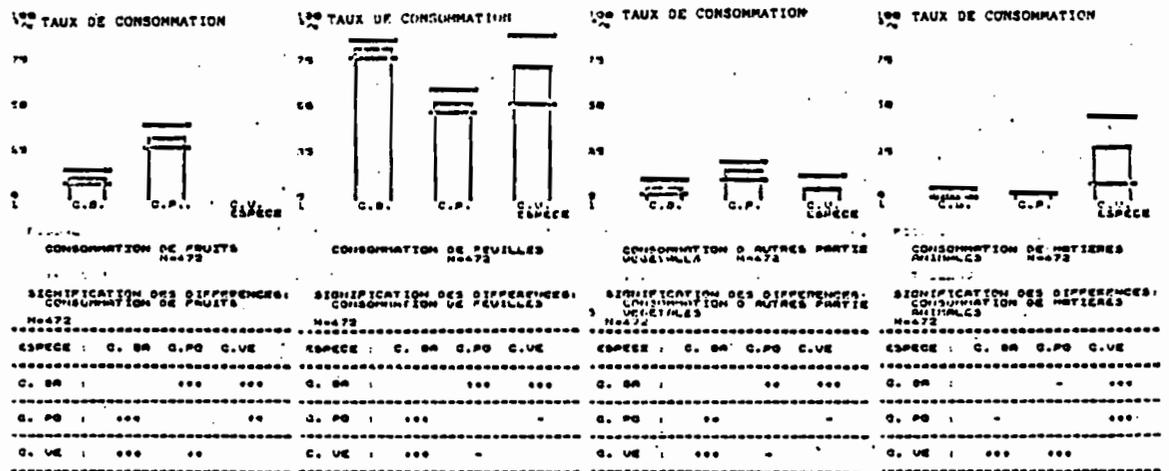
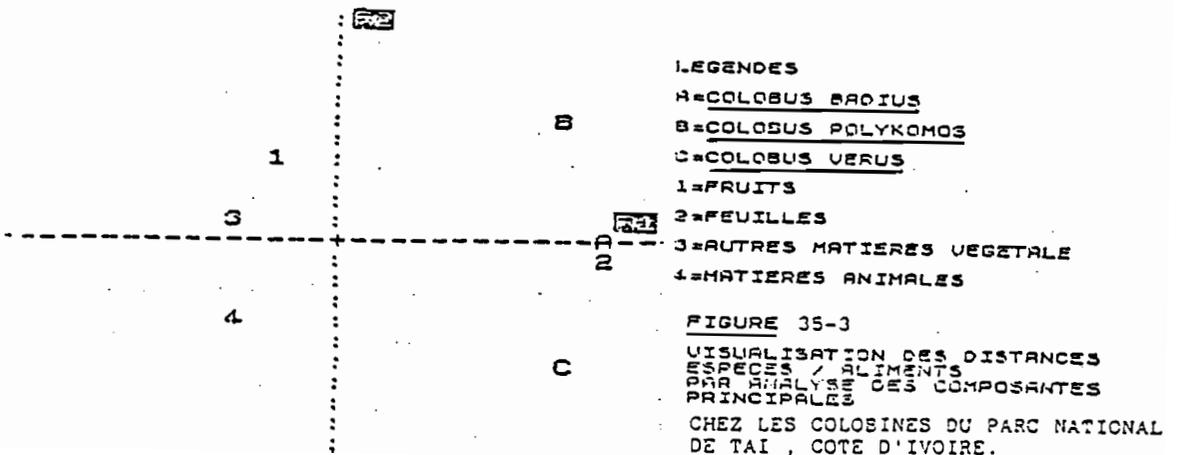


FIGURE 35-2 : COMPARAISON DU TAUX DE CONSOMMATION DE FRUITS, DE FEUILLES, D'AUTRES PARTIES VEGETALES ET DE MATIERES ANIMALES (LAIT MATERNEL) CHEZ LES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

moins de feuilles (figure 35-2). Le Colobe Magistrat présente donc un régime alimentaire plus varié qui se confirme également par une consommation plus importante de parties végétales autres que les fruits et les feuilles (fleurs, bourgeons, boutons, mousses ou lichens etc.), alors que le Colobe bai ne se distingue pas du Colobe de Van Benenden sur ce plan. La plus forte consommation de matières animales chez les Colobe de Van Beneden est simplement due à un relativement plus grand nombre d'observations de phases d'allaitement.

L'analyse de la figure 35-3 met en relief l'importance de la folivorie (axe F1), particulièrement marquée chez Colobus badius et place le long de l'axe F2 (fruits-matières animales) C.polykomos plus près du point fruits et C.verus plus près du point artefact matières animales (lait maternel).



C'est donc la grande consommation de feuillages qui caractérise le régime alimentaire des Colobes et qui explique également l'importance prise par le repos par rapport aux Cercopithèques sympatriques (voir 3.4.). Les feuilles constituent un aliment riche en cellulose et très long à digérer malgré la présence d'un estomac sacculé et de très longs intestins. Les Colobes qui restent parfois toute une journée dans un même arbre alternent fréquemment des phases d'ingestion relativement brèves sans recherche exploratoire préalable marquée, avec des périodes de digestion de plus longue durée, alors que la nourriture plus disséminée et localement moins abondante des Cercopithèques les conduit à faire précéder leurs périodes d'alimentation de phases de recherche exploratoire plus longues avec une digestion ultérieure plus brève. Les phases les plus importantes du comportement alimentaire dans les deux groupes sont donc la digestion chez les Colobes (digestion qui s'effectue d'ailleurs généralement à proximité de la nourriture, ne nécessitant ainsi qu'un déplacement réduit au minimum pour sa recherche) et la locomotion exploratoire ("foraging" des anglosaxons) chez les Cercopithèques. Ceci explique les différences constatées dans les deux groupes sympatriques entre l'importance respective de la locomotion et du repos au cours du budget-temps quotidien d'activité.

#### 4. L'ORGANISATION SOCIALES ET LES RELATIONS INTERSPECIFIQUES.

##### 4.1. Les rôles sociaux

##### 4.1.1. L'influence de l'âge et du sexe sur la stratification

Les taux de présence dans les différentes strates des classes d'âge et de sexe des trois espèces de Colobes sont présentés dans la figure 411-1. Si des écarts significatifs entre classes d'âge et de sexe sont peu fréquents pour le sol et la strate inférieure (sauf pour les jeunes Magistrats et Colobes de Van Beneden qui fréquentent davantage la strate inférieure que les adultes, des différences plus tranchées apparaissent dans l'utilisation des strates supérieures de la végétation (figure 411-2). Pour toutes les espèces, les jeunes se rencontrent significativement plus souvent dans la canopée que dans les émergents, alors que les adultes, sauf dans le cas du Colobe de Van Beneden où la différence n'a pas de valeur statistique, passent significativement plus de temps dans les émergents. Ceci est peut-être en rapport avec la défense contre les prédateurs, les jeunes qui sont une proie plus faciles pour les Rapaces, hésitant à emprunter les espaces découverts que sont les branches maîtresses des émergents et cherchent à se déplacer sous le couvert du feuillage dense et continu des frondaisons de la canopée. De plus petite taille, les jeunes choisissent en outre, des trajets leur évitant des sauts trop importants.

Pour toutes les espèces également, les femelles utilisent davantage la canopée que les mâles (différence significative chez le Colobe bai), alors que ceux-ci se rencontrent plus que les femelles dans les émergents (différence significative chez le Colobe de Van Beneden). Outre la raison

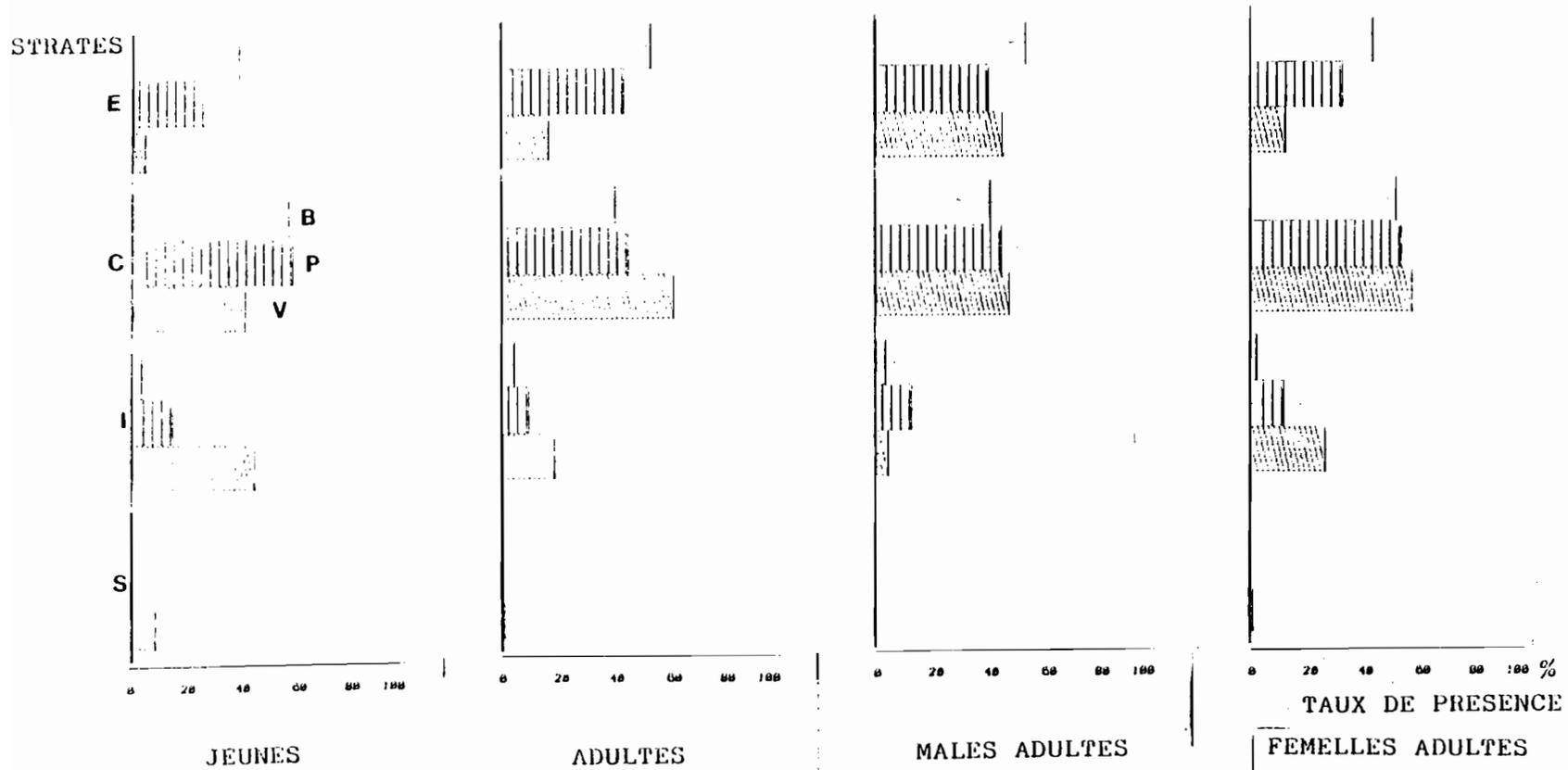


FIGURE 411-1. UTILISATION DES STRATES PAR LES CLASSES D'AGE ET DE SEXE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

b = Colobus badius ; p = C. polykomos E : émergents; C : canopée; I : strate inférieure ; S : sol  
 v = C. verus

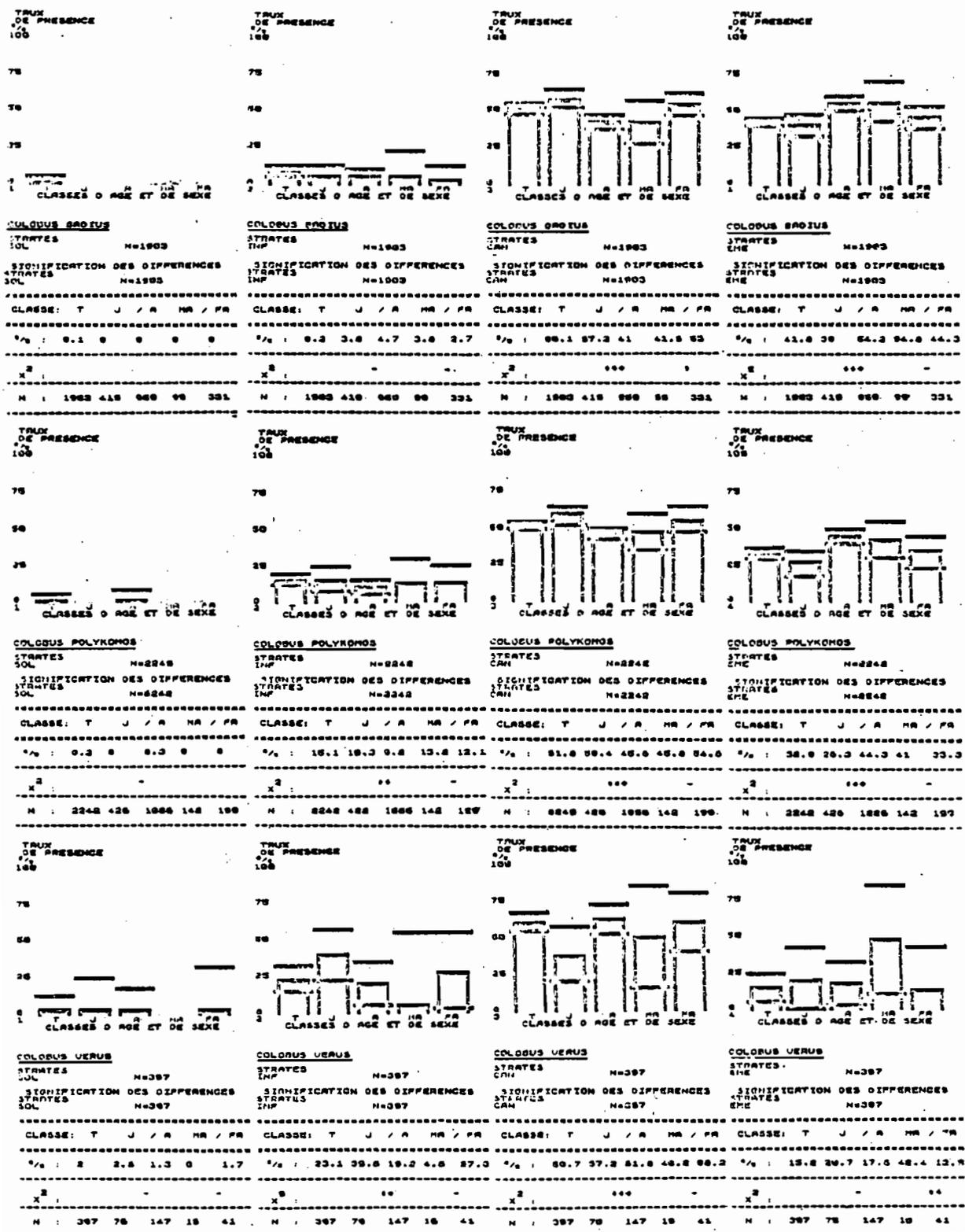
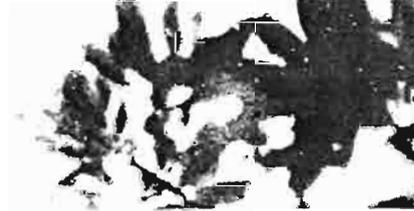


FIGURE 411-2 . COMPARAISON DE L'UTILISATION DES STRATES PAR LES CLASSES D'AGE ET DE SEXE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

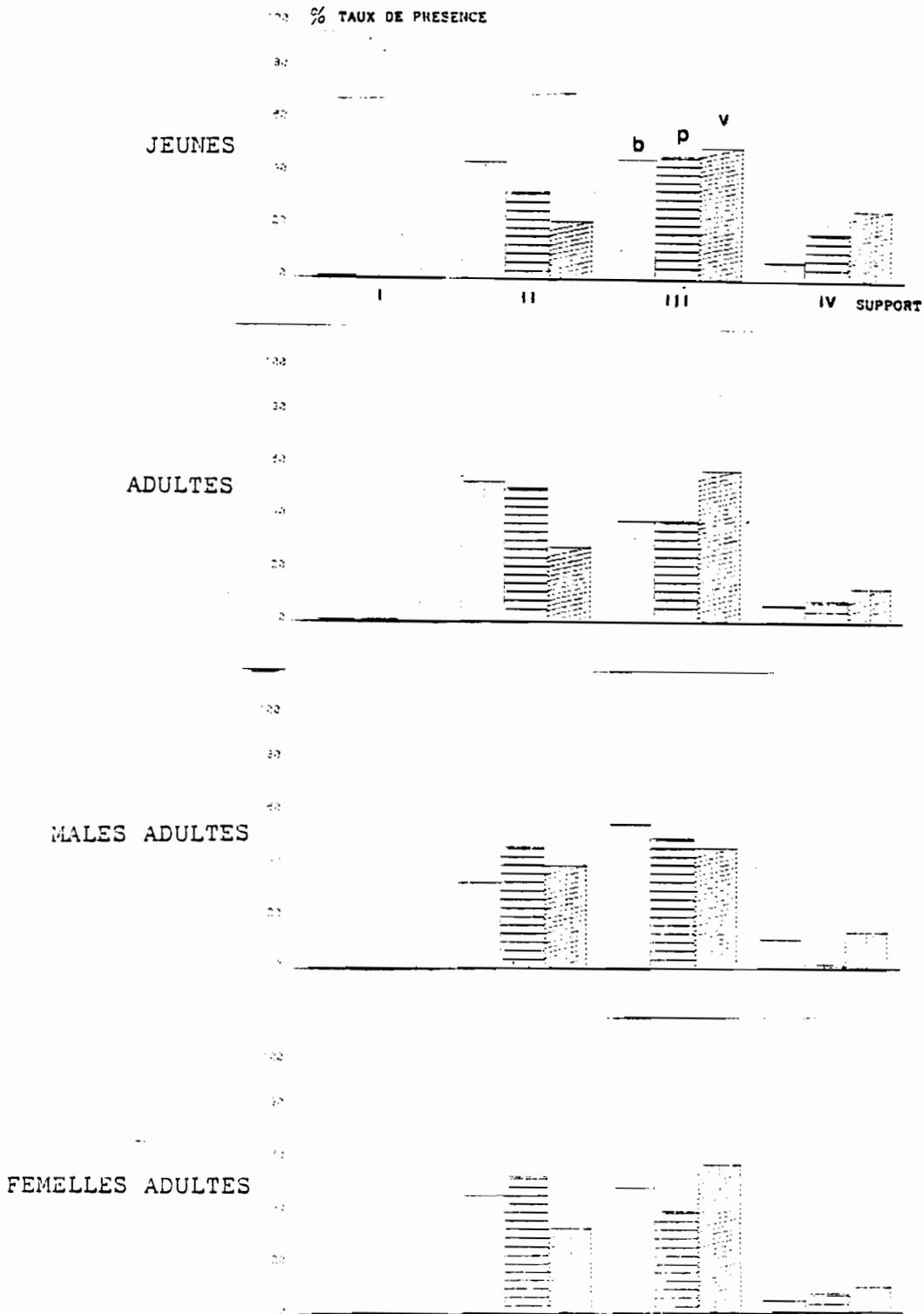


MALE JUVENILE COLOBE DE VAN BENEDEEN DE LA BANDE HVE AU REPOS DANS UN EMERGENT (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, A. GALAT-LUONG, 1982).

précédente qui s'applique de la même manière aux femelles, moins agiles quand elles sont gestantes, la présence des mâles dans les émergents est liée à leur rôle de vigiles, fonction particulièrement évidente chez le Magistrat et le Colobe de Van Beneden.

#### 4.1.2. L'influence de l'âge et du sexe sur l'utilisation des supports

Les profils d'utilisation des quatre types de supports par les classes d'âge et de sexe des trois espèces sont présentés sur la figure 412-1. Des différences d'utilisation significatives n'apparaissent qu'entre les classes d'âge et aucune entre les deux sexes (figure 412-2). Les adultes utilisent significativement plus les branches importantes de type II que les jeunes (différences significatives chez le Colobe bai et le Magistrat, valeur inverse chez le Colobe de Van Beneden, mais non significative) alors que les jeunes préfèrent les plus petites branches de type III (différences significatives également chez le Colobe bai et le Magistrat, valeur inverse chez le Colobe de Van Beneden, mais non significative) et surtout de type IV (différences significatives chez les trois espèces). Il apparait donc que ces préférences ne sont pas le reflet de fonctions sociales particulières mais sont plutôt liées aux différences de poids. Encore faut-il qu'elles soient importantes comme c'est le cas entre jeunes et adultes, les jeunes plus légers ayant accès à des voies plus directes impraticables par les adultes qui sont contraints d'effectuer des détours sur des supports plus solides.



**FIGURE : 412-1 : UTILISATION DES SUPPORTS PAR LES CLASSES D'AGE ET DE SEXE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.**

b = Colobus badius ; p = C.polykomos

v = C.verus

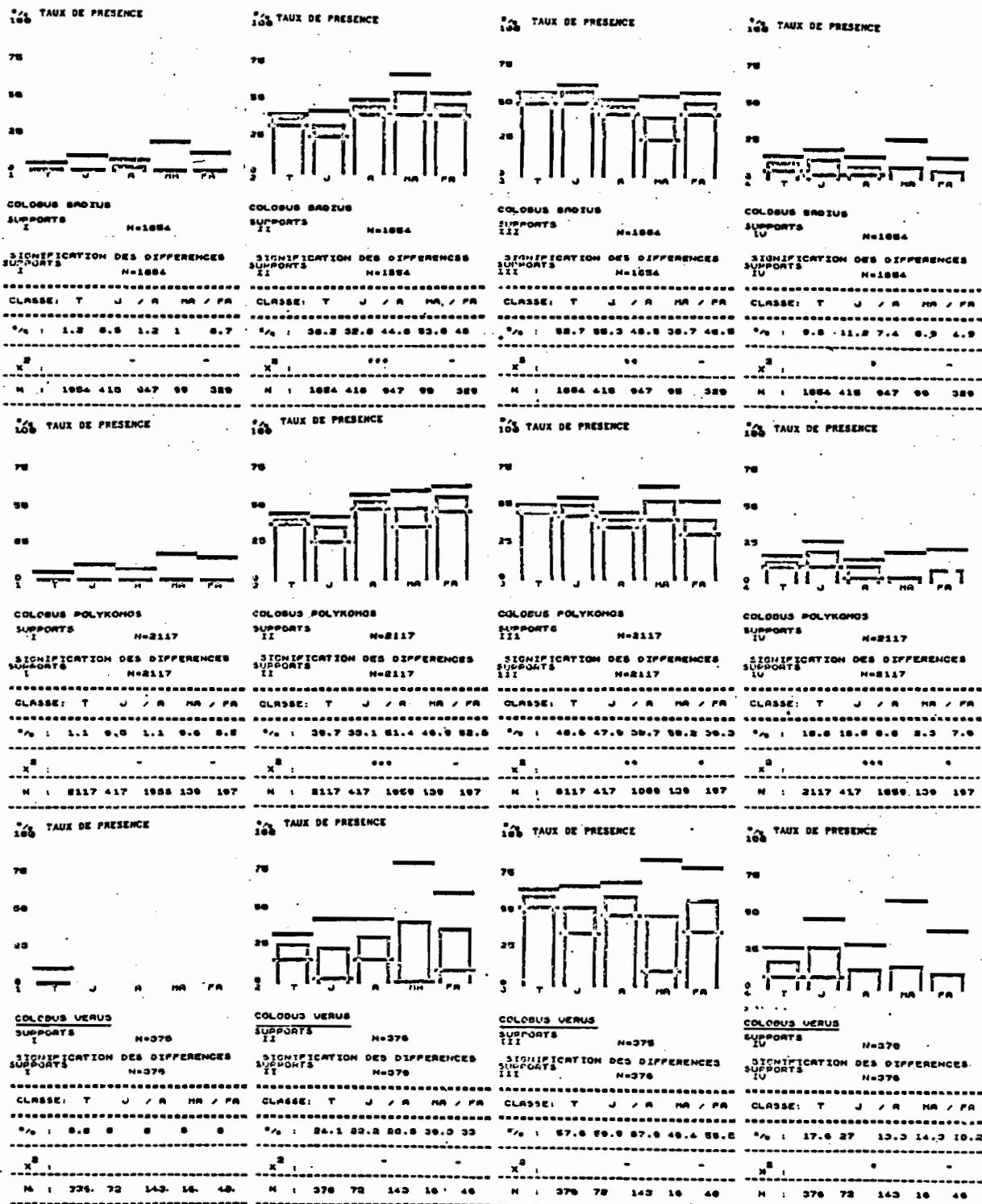


FIGURE 412-2 : COMPARAISON DE L'UTILISATION DES SUPPORTS PAR CLASSES D'AGE ET DE SEXE CHEZ LES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.



COLOBE MAGISTRAT MALE ADULTE VIGILE AU REPOS AU SOLEIL SUR UN SUPPORT DE TYPE II (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, G. GALAT , 1980).

#### 4.1.3. L'influence de l'âge et du sexe sur le budget-temps.

La durée relative des activités présentées par les classes d'âge et de sexe des trois espèces est indiquée sur la 413-1. Dans la plupart des cas, les différences entre adultes et jeunes vont dans le même sens chez les trois espèces. Les adultes consacrent plus de temps à s'alimenter que les jeunes (différences significatives pour le Colobe bai seulement, tendance inverse mais non significative chez le Colobe de Van Benenden, figure 413-2). Les adultes des trois espèces se reposent plus que les jeunes (différences significatives chez le Colobe bai et le Magistrat), alors qu'à l'inverse les jeunes ont tendance à se déplacer davantage (différences significatives également chez le Colobe bai et le Magistrat) et à exprimer plus de comportements sociaux que les adultes (tendance manifestée par les trois espèces, significative chez le Colobe bai et le Magistrat).

Les jeunes consacrent moins de temps à leur alimentation que les adultes. Leur poids plus faible qui entraîne des besoins alimentaires moindres est vraisemblablement l'une des causes à l'origine de cette différence. De plus les protéines apportées par l'allaitement maternel contribuent à cette réduction pendant une période probablement plus longue que chez les Cercopithèques. En effet, les mères portent souvent des enfants de grande taille comparée à celle des Cercopithèques. Bien que nous ne disposions pas de points de comparaison obtenus sur des singes d'élevage d'âge connu, la grande taille des jeunes portés par leur mère in natura fait penser que le sevrage doit se faire à un âge plus avancé que chez les Cercopithèques.

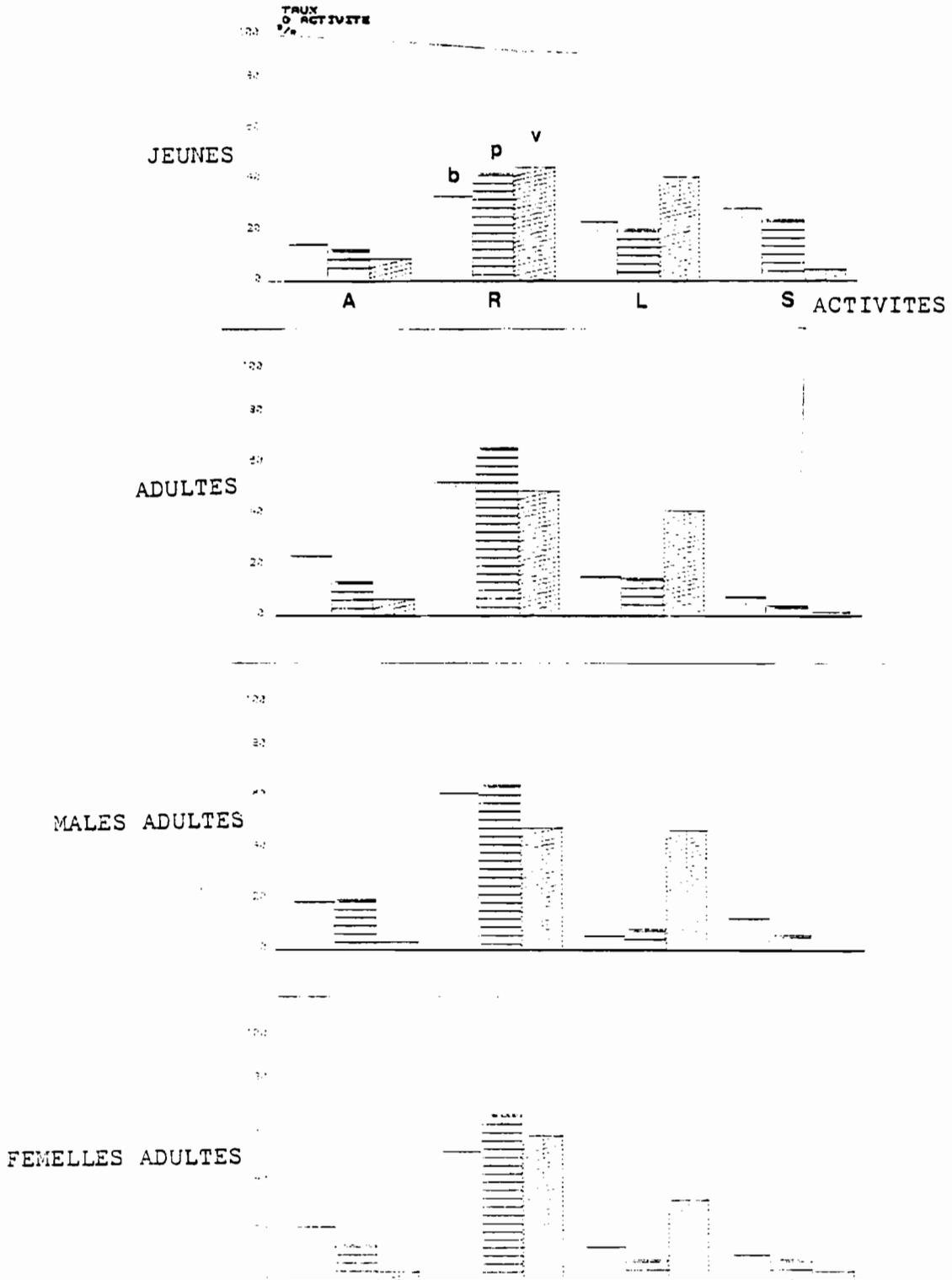


FIGURE 413-1 : BUDGET-TEMPS DES CLASSES D'AGE ET DE SEXE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

A : alimentation; R : repos;  
 L : locomotion ; S : activités sociales,  
 b = Colobus badius ; p = C.polykomos  
 v = C.verus

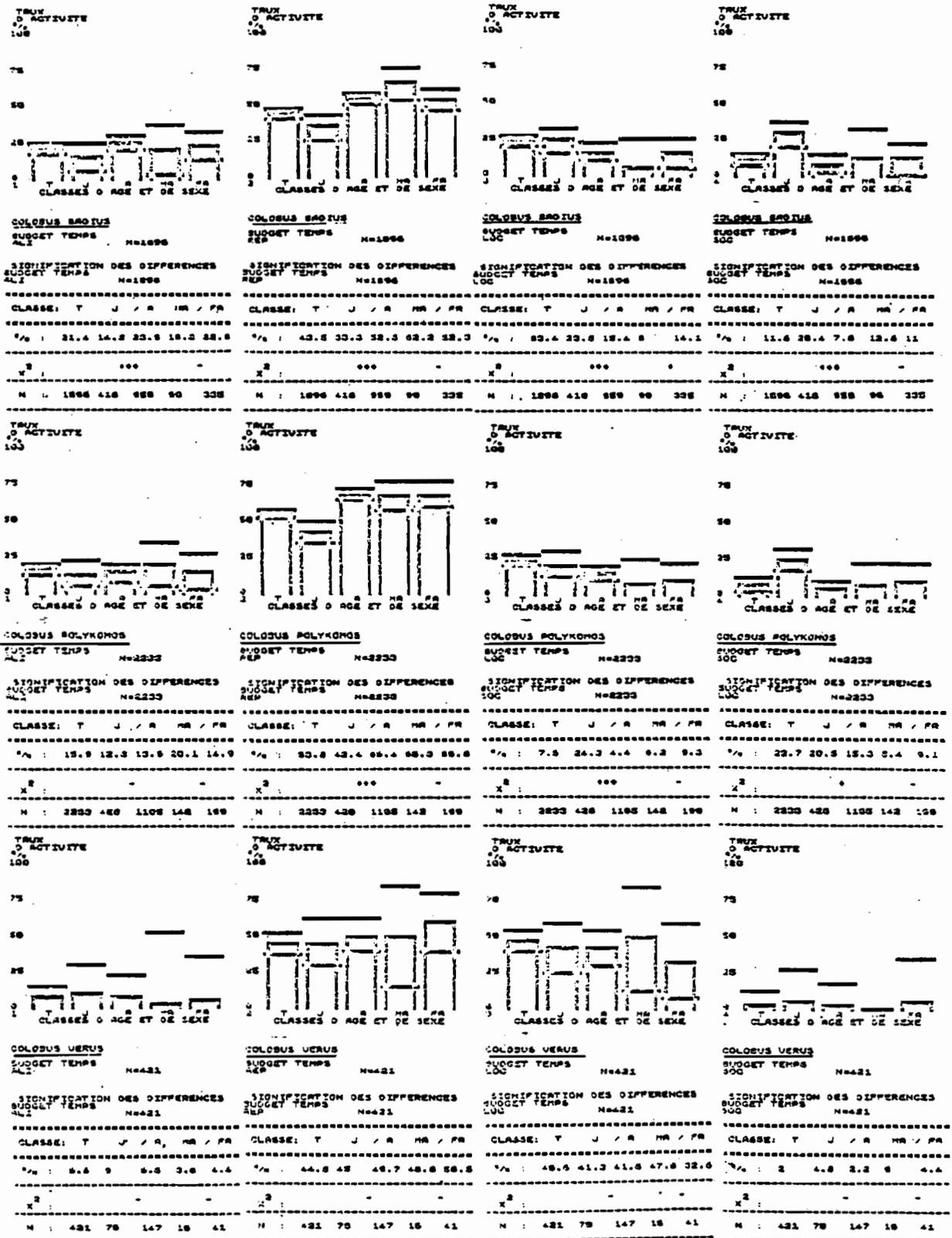


FIGURE 413-2 . COMPARAISON DES BUDGET-TEMPS PAR CLASSES D'AGE ET DE SEXE DES COLOBINES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE

Les adultes se reposent plus que les jeunes. Ce point apparaît être directement la conséquence de la plus grande quantité de matières foliaires ingérée qui nécessite donc une digestion plus longue. C'est probablement la réduction de temps de digestion chez les jeunes qui leur permet de consacrer plus de temps aux activités locomotrices, aux comportements exploratoires liés à l'apprentissage de leur environnement ainsi qu'aux activités sociales, les jeux en particulier, liés à l'apprentissage de relations sociales.

#### 4.2. Les relations intergroupes.

Contrairement aux domaines vitaux présentés en 3.1.2 qui ne sont liés à aucun comportement des individus autre que leur simple présence dans une parcelle, nous considérons les territoires comme la zone activement défendue par des comportements manifestés par les membres d'un groupe envers un autre groupe ou un individu et dont les résultats se traduisent par le retrait de l'un ou des deux groupes (ou de l'individu intrus). Les limites territoriales sont alors balisées par les points où ces comportements territoriaux se sont manifestés.

Nous n'avons jamais observé de comportements interprétables en termes de comportements territoriaux chez le Colobe bai. Les limites des domaines vitaux de deux bandes adjacentes de Colobes bails, CBA et HBA, ont été reportées sur la figure 42-1. On remarque que ceux ci ne se recouvrent pas. Nous avons observé à plusieurs reprises les deux bandes s'approcher à environ 100 m l'une de l'autre. Lors de ces rencontres, les deux bandes de Colobes n'ont montré aucun signe d'hostilité particulier l'une envers l'autre, mais ont à chaque fois fait demi-tour, évitant

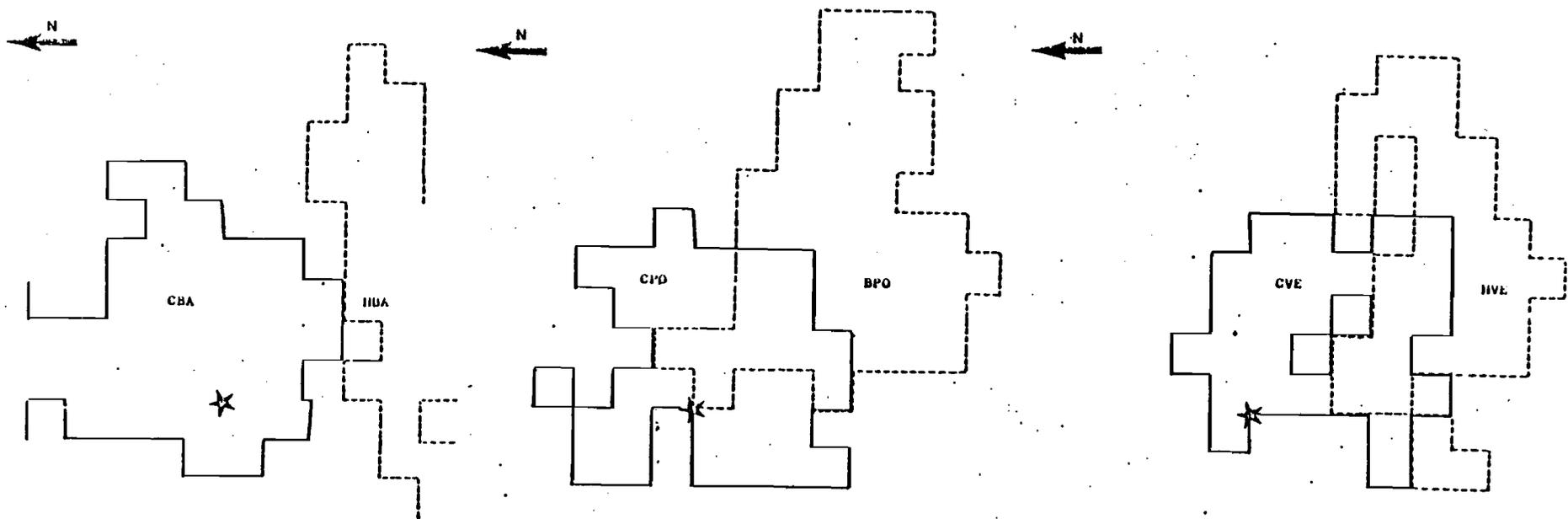
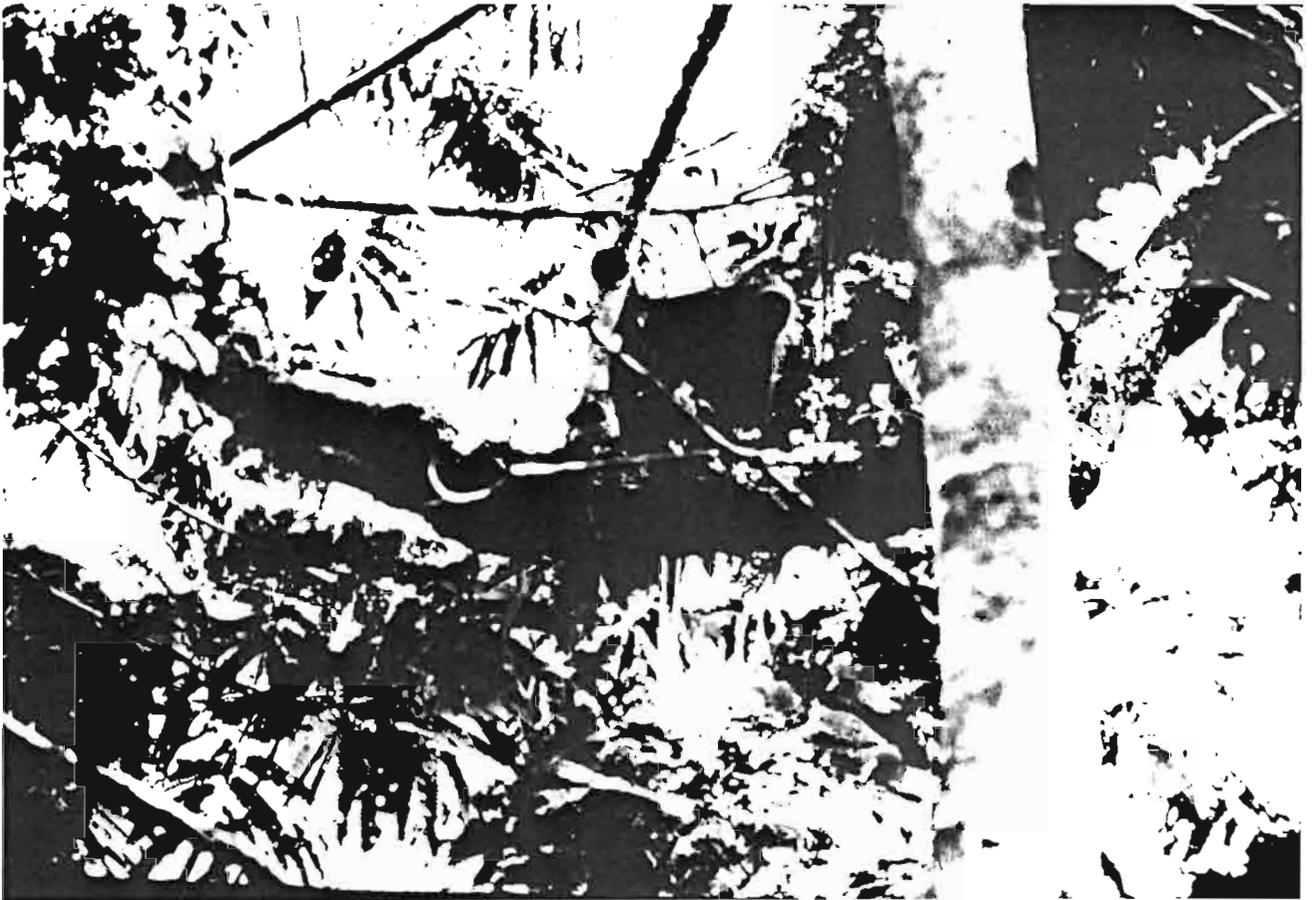


FIGURE 42-1 : LIMITES DES DOMAINES VITAUX DES BANDES ADJACENTES CBA ET HBA DE *Colobus badius*, CPO ET HPO DE *Colobus polykomos* ET CVE ET HVE DE *Colobus verus* DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

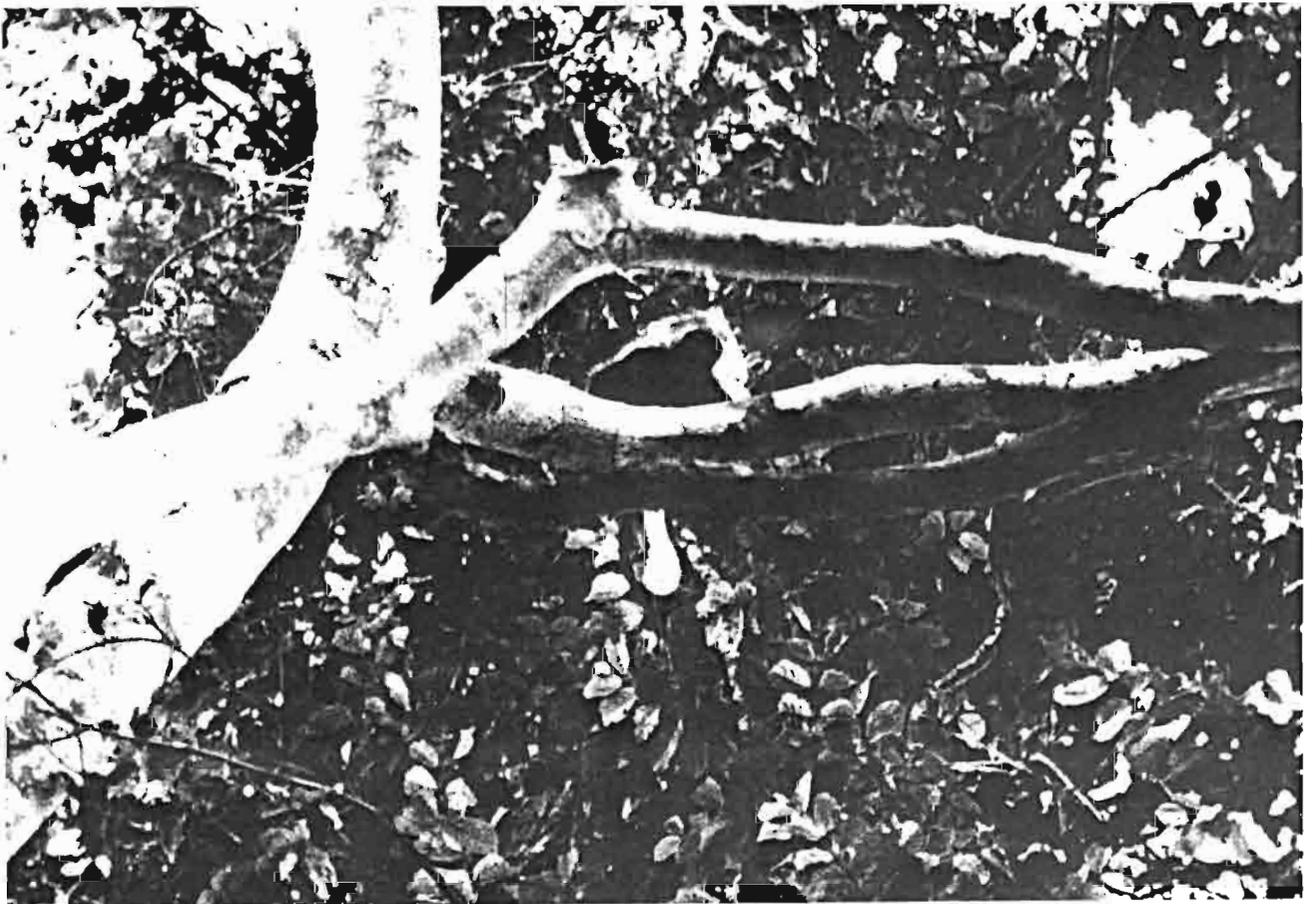
ainsi tout contact ou mélange d'individus. S'il est possible de parler d'absence de comportement territorial, il est en revanche plus délicat d'affirmer qu'il n'y ait jamais eu de recouvrement des deux domaines vitaux dans la mesure où s'il était relativement aisé de reconnaître les deux bandes lorsque nous les voyions simultanément, il n'en était pas de même lorsqu'une seule se trouvait dans la zone limite. Dans tous les cas où l'identité de la bande était douteuse, les relevés de déplacements ont été éliminés, aussi reste-t-il possible qu'un recouvrement de domaine vital ait eu lieu à l'une de ces occasions.

Un recouvrement des domaines vitaux apparaît par contre pour les deux bandes CPO et BPO de Colobes Magistrats. Les taux de recouvrement calculés d'après la figure 42-1 (11/35ha soit 31% pour la bande CPO et 11/46ha soit 24% pour la bande BPO) ne peuvent toutefois servir à pondérer les estimations de densités présentées en 31.2, car il faudrait non seulement connaître les durées relatives d'utilisation des zones communes, mais aussi la surface et la durée d'utilisation relative de toutes les bandes adjacentes. De plus, l'effort de recherche a été plus intense pour la bande CPO en début de séjour et pour la bande BPO en fin de séjour.

Les deux bandes n'ont jamais été observées au contact l'une de l'autre. En revanche, des échanges vocaux interbandes ont parfois lieu le matin. Nous avons déjà signalé que le regroupement des membres de la bande de Colobes Magistrats dispersés pendant la nuit s'effectue au cours d'un chœur de rugissements ("roaring") où il semble que tous les membres participent. Une autre bande de Magistrats située à proximité répondra à ce chœur et déclenchera de plus une parade territoriale de la part du mâle adulte "leader" de la bande



POSTURES PENDANT LE RUGISSEMENT ("ROARING") CHEZ LE COLOBE MAGISTRAT (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, G. GALAT, 1979).



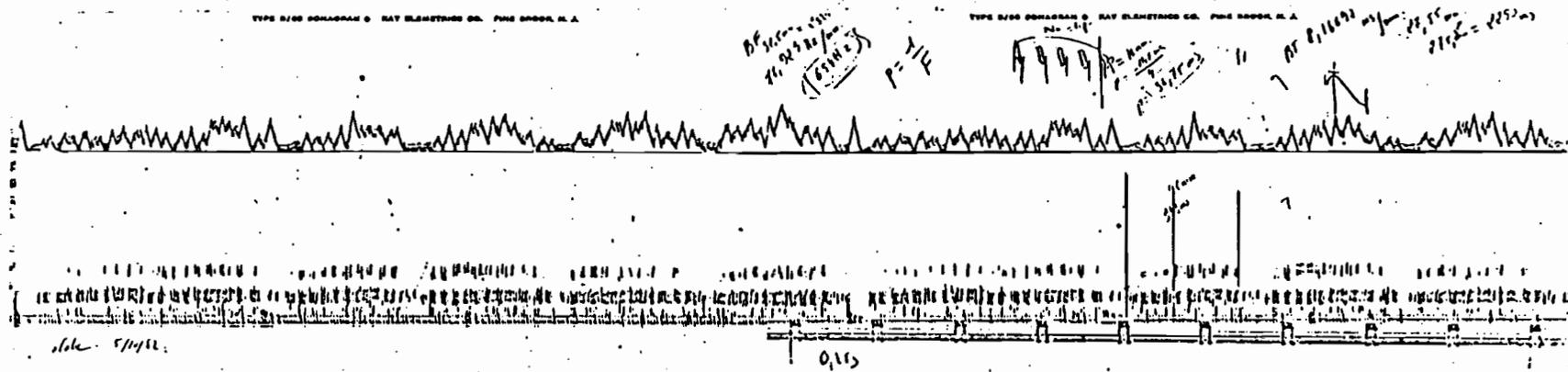
assez semblable à celle du Singe Vert. A l'occasion de cette parade le mâle adulte exécute des secouages de branches très spectaculaires, en s'interrompant pour émettre son rugissement tout en hochant le tronc en direction de l'autre bande, avec parfois une érection pénienne.

Les domaines vitaux des deux bandes voisines CVE et HVE comportent également une zone commune (figure 42-1). Celle-ci représente 9ha sur 29 (31%) pour la bande CVE et 9ha sur 33 (27%) pour la bande HVE. Ces taux de recouvrement sont du même ordre de grandeur que ceux relevés pour le Colobe Magistrat. Un conflit territorial a été observé à l'Ouest de la zone commune aux deux bandes.

*Le 28 mars 1982:*

*A 10h00, à la suite de vocalisations de monte d'une femelle Colobe bai émises à l'ouest à plus de 150m de distance, l'émission de cris forts par le mâle adulte leader de la bande de Dianes HDI à environ 150m de distance au sud, auquel répond immédiatement le mâle adulte leader de la bande CDI, nous indique l'occurrence d'un conflit territorial. Celui-ci apparaît plurispécifique, car répondent alors également avec des cris forts un mâle adulte de Mone de Campbell, un mâle Pétauriste puis un mâle adulte Mone. Un Colobe de Van Beneden émet un ricanement à proximité de nous au sud-est.*

*A 10h15, nous entrons en contact visuel avec les bandes de Mones ACA et de Pétauristes ABU. Le mâle leader de la bande ACA émet un cri fort auquel répond le mâle leader de la bande ABU. En nous déplaçant vers l'est de moins de 100 m nous observons également, dans la zone où s'est déroulée la veille un autre conflit territorial plurispécifique (GALAT, 1983), un groupe plurispécifique comprenant la bande de Mones CCA dont les membres émettent des éternuements d'alerte ("Sneeze call", GAUTIER com. pers.), la bande de Colobes de Van Beneden CVE dont un individu émet un ricanement prolongé et la bande de Pétauristes CBU émettant des grognements de cohésion.*



SONAGRAMME D'UN RUGISSEMENT D'UN COLOBE MAGISTRAT *Colobus polykomos* DE LA BANDE CPO DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

A 10h30, nous repérons aussi la bande de Magistrats BPO au sein de l'association.

Nous maintenons le contact avec cette bande multispécifique qui ne se déplace guère.

A 11h15, peu après un sifflement d'alerte d'un Diane, six Colobes de Van Beneden passent à proximité des observateurs, se poursuivant d'un galop rapide. Un hullulement semblable à un ricanement est émis, deux des Colobes fuient au galop et les quatre autres s'installent dans la strate inférieure à moins de 5m de hauteur et moins de 15m des observateurs sans réagir à leur présence.

A 11h30, des "tsia" extrêmement aigus laissant deviner la présence de fréquences ultrasoniques et des hullulements que nous localisons en deux sources distinctes sont émis par des membres des bandes HVE et CVE; ils nous amènent à penser que les individus qui se poursuivaient comprenaient des singes des deux bandes et exprimaient ainsi un conflit interbande. Peu après, le mâle adulte leader de la bande de Mones CCA émet un cri fort formé de nombreuses unités monosyllabiques ("kreinh!") auquel répond le mâle adulte de la bande de Mones DCA avec deux "Houm" suivis d'une série d'unités à deux syllabes ("Krahou"). Des membres de la bande de Mones CCA émettent des vocalisations d'isolement ("meuh") en chœur.

A partir de 11h45, les Colobes bais, les Dianes rejoignent la bande de Mangabeys que nous avons localisée vers l'ouest dès 10h15. Les Colobes de Van Beneden, très dispersés, des deux bandes continuent d'échanger des hullulements à une distance d'émission d'environ 100m les uns des autres.

A 12h45, les hullulements des Colobes de Van Beneden se font plus fréquents. L'ensemble des membres des deux bandes apparaît disséminé sur 2ha. Nous maintenons le contact avec les bandes de Mones CCA, de Pétauristes CBU et de Magistrats BPO avec lesquelles la bande de Colobes de Van Beneden CVE apparaît associée.



MALE ADULTE COLOBE DE VAN BENEDEN DE LA BANDE CVE AU REPOS, VIGILE SUR SUPPORT DE TYPE III DANS LA STRATE INFERIEURE PENDANT UN CONFLIT TERRITORIAL PLURISPECIFIQUE (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, A.GALAT-LUONG 1982).

A 12h30, nous parvenons à localiser la bande de Colobes de Van Beneden HVE sur une parcelle alors que des individus des deux bandes HVE et CVE continuent d'être mélangés sur deux autres parcelles d'un hectare. Alors que les Dianes se rapprochent de nouveau, un mâle adulte de la bande CVE passe au galop extrêmement rapidement près des observateurs et une femelle adulte le rejoint aussitôt après dans la strate inférieure. Le mâle adulte, assis sur une fourche à 8m de hauteur manifeste des comportements de vigilance. Les déplacements s'effectuent par galops rapides d'environ 5 à 10m suivis d'une immobilisation en boule, la tête entre les genoux de quelques secondes à plus d'une minute. Un cri fort de Mone complet avec deux "houm" est alors émis. Des hullulements indiquent que la bande CVE de Colobes de Van Beneden part vers l'ouest. Le mâle et la femelle les rejoignent et le contact visuel avec les Colobes de Van Beneden est perdu.

A 12h45, des hullulements des Colobes de Van Beneden de la bande HVE nous indiquent que ceux-ci s'éloignent vers le sud.

A 13h00 le mâle adulte Diane leader de la bande HDI émet un dernier cri fort pour rassembler sa bande vers le sud et clôt la rencontre territoriale.

A 13h15, à 100m au sud, nous repérons une odeur très fortement nauséabonde localisée au niveau de la principale source de hullulements de la bande de Colobes de Van Beneden HVE. Nous l'interprétons comme un marquage lié au conflit territorial.

Ainsi lors de deux journées consécutives, les Colobes de Van Beneden se sont trouvés mêlés au même endroit à des conflits territoriaux entre deux troupes plurispécifiques. Les comportements manifestés apparaissent essentiellement être des poursuites entre individus, des sifflements chuintés extrêmement aigus & agonistiques, des hullulements permettant l'interlocalisation et liés aux progressions, ainsi que le marquage par une odeur extrêmement désagréable pour l'Homme.

TYPE 8/68 SONAGRAM © KAY ELECTRONIC CO. PINE BROOK, N. J.

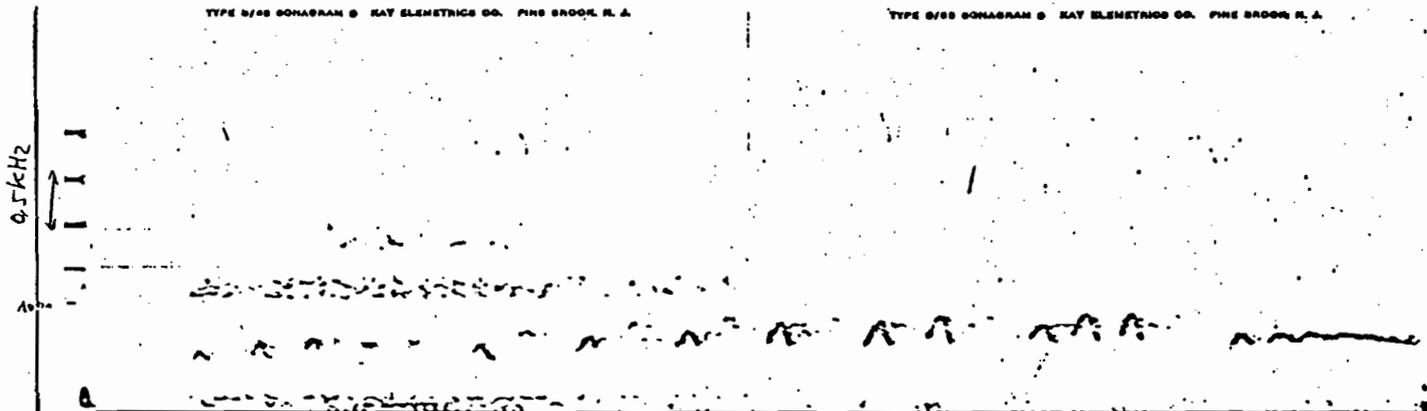
SAM © KAY ELECTRONIC CO. PINE BROOK, N. J.



N°	Q	Att.	V	Pr	2V	Pr	Pr	S	Pr	S	Pr	CD	ACC	A	Pr	Pr	
CVE	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10

TYPE 8/68 SONAGRAM © KAY ELECTRONIC CO. PINE BROOK, N. J.

TYPE 8/68 SONAGRAM © KAY ELECTRONIC CO. PINE BROOK, N. J.



N°	Q	Att.	V	Pr	2V	Pr	Pr	S	Pr	S	Pr	CD	ACC	A	Pr	Pr	
CVE	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10

SONAGRAMMES DE HULULLEMENTS D'UN COLOBE DE VAN BENEDEN, *Colobus verus*, DE LA BANDE CVE DU SITE CH DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

### 4.3. Les relations interspécifiques

#### 4.3.1. Les associations plurispécifiques

Les Cercopithécidés du Parc National de Taï montrent une forte tendance à s'associer les uns aux autres, puisque 80% des bandes rencontrées l'ont été au sein de troupes plurispécifiques.

##### 4.3.1.1. Tendances spécifiques à l'association.

La nature de 206 rencontres de troupes mono ou plurispécifiques (439 bandes de diverses espèces) est présentée dans le tableau 4311-I qui précise les proportions des différents types de rencontres. L'analyse des espèces composant les troupes plurispécifiques montre que toutes les espèces ne s'associent pas avec la même fréquence. La tendance spécifique à l'association, calculée selon la méthode GAUTIER et GAUTIER-HION (1969, tableau 4311-II), montre que la tendance à l'association est la plus forte pour Colobus verus (0,92). C.badius (après Cercopithecus petaurista) vient au second rang des Colobes avec une tendance à l'association de 0,87. C.polykomos montre en revanche une tendance très faible à s'associer avec d'autres espèces (0,68).

##### 4.3.1.2. Affinité entre espèces.

Ainsi, de tous les types de groupements possibles en associant les espèces deux à deux, seuls certains sont rencontrés. La méthode utilisée par GAUTIER et GAUTIER-HION (1969) permet d'attribuer à chaque couple d'espèces un indice d'affinité rendant compte de leur tendance à se regrouper (tableau 4312-I).

TABLEAU 4311-I : Composition et abondance relative des divers types de groupements plurispécifiques des Primates diurnes du Parc National de Taï.

Type de rencontre	Espèce composante	Nombre de rencontres	% des types de rencontres
Monospécifique	<u>C.campbelli</u> .....	15 87	42,23
	<u>C.diana</u> .....	16	
	<u>C.nictitans</u> .....	2	
	<u>C.petaurista</u> .....	11	
	<u>C.atys</u> .....	12	
	<u>C.badius</u> .....	9	
	<u>C.polykomos</u> .....	12	
	<u>C.verus</u> .....	2	
	<u>P.troglodytes</u> .....	8	
Bispécifique	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> .....	3 53	25,73
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> .....	11	
	<u>C.diana</u> + <u>C.atys</u> .....	1	
	<u>C.badius</u> + <u>C.diana</u> .....	14	
	<u>C.diana</u> + <u>C.polykomos</u> .....	4	
	<u>C.atys</u> + <u>C.badius</u> .....	1	
	<u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .....	4	

Type de rencontre	Espèce composante	Nombre de rencontres	% des types de rencontres
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.polykomos</u> ....	1	
	<u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> .....	2	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.atys</u> .....	3	
	<u>C.diana</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.petaurista</u> + <u>C.campbelli</u> ....	4	
	<u>C.petaurista</u> + <u>C.polykomos</u> ...	1	
	<u>C.atys</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.petaurista</u> + <u>C.verus</u> .....	2	
Trispécifique	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.</u>		
	<u>badius</u> .....	2	34 16,50
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.</u>		
	<u>petaurista</u> .....	10	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.petaurista</u> +		
	<u>C.badius</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> +		
	<u>C.atys</u> .....	2	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> +		
	<u>C.badius</u> .....	11	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> +		
	<u>C.polykomos</u> .....	3	
	<u>C.diana</u> + <u>C.polykomos</u> +		
	<u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> +		
	<u>C.badius</u> .....	1	

Type de rencontre	Espèce composante	Nombre de rencontres	% des types de rencontres
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.verus</u> .....	2	
	<u>C.diana</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .....	2	
Quadrispécifique	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> .....	4	17
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.polykomos</u> ...	1	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.verus</u> .....	3	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .....	1	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.badius</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.verus</u> .....	1	

Type de rencontre	Espèce composante	Nombre de rencontres	% des types de rencontres
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.polykomos</u> .....	1	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.polykomos</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
Pentaspécifique	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petau</u> <u>rista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.badius</u> .....	4	13
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petau</u> <u>rista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .	1	6,31
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petau</u> <u>rista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.verus</u> ....	3	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petau</u> <u>rista</u> + <u>C.nictitans</u> + <u>C.badius</u> .	1	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.pe</u> <u>taurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.verus</u> ...	2	
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.badiu</u> + <u>C.polykomos</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
	<u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.atys</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> .....	1	

Type de rencontre	Espèce composante	Nombre de rencontres	% des types de rencontres
Hexaspécifique	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.nictitans</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.verus</u> .....	1 2	0,97
	<u>C.campbelli</u> + <u>C.diana</u> + <u>C.petaurista</u> + <u>C.badius</u> + <u>C.polykomos</u> + <u>C.verus</u> .....	1	
Total		206	100

TABLEAU 4311-II

Tendance spécifique à l'association des Primates diurnes  
du Parc National de Taï

Rp : rencontres plurispécifiques

Rm : rencontres monospécifiques

Ta : tendance à l'association

Espèces	Rp	Rm	Ta	Rang Ta	Rang Abondance	X <sup>2</sup>
<i>C. campbelli</i>	48	15	0,76	5	4	17,29 S
<i>C. diana</i>	98	16	0,86	4	1	58,98 S
<i>C. nictitans</i>	2	2	0,50	8	9	-----
<i>C. petaurista</i>	79	11	0,88	2	2	51,38 S
<i>C. atys</i>	20	12	0,63	7	6	2,00 NS
<i>C. badius</i>	58	9	0,87	3	3	35,84 S
<i>C. polykomos</i>	25	12	0,68	6	5	4,57 S
<i>C. verus</i>	22	2	0,92	1	7	16,67 S
<i>P. troglodytes</i>	0	8	0,00	9	8	8,00 S
Total ou moyenne	352	87	0,80			

TABLEAU 4312-I : AFFINITES ENTRE LES PRIMATES DIURNES DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE. Le nombre total de rencontres suit le nom de l'espèce. Les indices d'affinité sont soulignés. Le nombre de rencontres des deux espèces associées figure entre parenthèses.

<u>C.campbelli</u>	63	<u>0,44</u>	<u>0,66</u>	<u>0,50</u>	<u>0,23</u>	<u>0,31</u>	<u>0,12</u>	<u>0,28</u>	<u>0</u>
	(39)	(2)	(38)	(11)	(20)	(6)	(12)	(0)	
<u>C.diana</u>	114	<u>0,03</u>	<u>0,67</u>	<u>0,19</u>	<u>0,55</u>	<u>0,25</u>	<u>0,26</u>	<u>0</u>	
		(2)	(68)	(14)	(50)	(19)	(18)	(0)	
( <u>C.nictitans</u>	4	<u>0,04</u>	<u>0</u>	<u>0,06</u>	<u>0</u>	<u>0,07</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	)
		(2)	(0)	(2)	(0)	(1)	(0)		
<u>C.petaurista</u>	90	<u>0,23</u>	<u>0,43</u>	<u>0,17</u>	<u>0,32</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	
		(14)	(34)	(11)	(18)	(0)	(0)	(0)	
<u>C.atys</u>	32	<u>0,14</u>	<u>0,06</u>	<u>0,18</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	
		(7)	(2)	(5)	(0)	(0)	(0)	(0)	
<u>C.badius</u>	67	<u>0,21</u>	<u>0,16</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	
		(11)	(7)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	
<u>C.polykomos</u>	37	<u>0,13</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	
		(4)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	
<u>C.verus</u>	24	<u>0</u>							
		(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	
<u>P.troglodytes</u>	8	<u>0</u>							

d : Cercopithecus diana; n : C.nictitans; p : C.petaurista ;  
a : Cercocebus atys; b : Colobus badius; po : C.polykomos;  
v : C.verus; t : Pan troglodytes

Colobus badius, le Colobe le plus abondant, se rencontre le plus fréquemment avec l'autre espèce la plus abondante Cercopithecus diana (indice d'affinité = 0,55) et avec C.petaurista qui est fréquemment lié e à C.diana (indices d'affinité C.badius - Cercopithecus petaurista = 0,43; C. diana - C.petaurista = 0,67, le plus fort indice). Colobus polykomos, dont la tendance à l'association est l'une des moins fortes, se rencontre plutôt en compagnie de Cercopithecus diana et de Colobus badius "choix" probablement lié ici aussi à la plus grande abondance de ces deux espèces.

En revanche, les espèces pour lesquelles le Colobe de Van Beneden montre le plus d'affinité ne sont pas forcément les plus abondantes. Les indices d'affinité les plus forts sont ceux qui lient Colobus verus à Cercopithecus petaurista (0,32), puis à C.campbelli (0,28) et à C.diana (0,26), montrant que ce Colobe a une réelle et forte affinité pour les trois Cercopithèques du site

#### 4.3.1.3. Préférences pour les divers types de groupements.

L'analyse des rencontres en fonction du nombre d'espèces composant les groupements montre que les troupes sont d'autant plus rares que les espèces qui les composent sont plus nombreuses (figure 4313-1). La distribution de leur fréquence s'ajuste sur une courbe de fonction logarithmique (figure 4313-2):

$$y = 86,14 - 47,24 \ln X$$

avec un coefficient d'ajustement :

$$r^2 = 0,995.$$

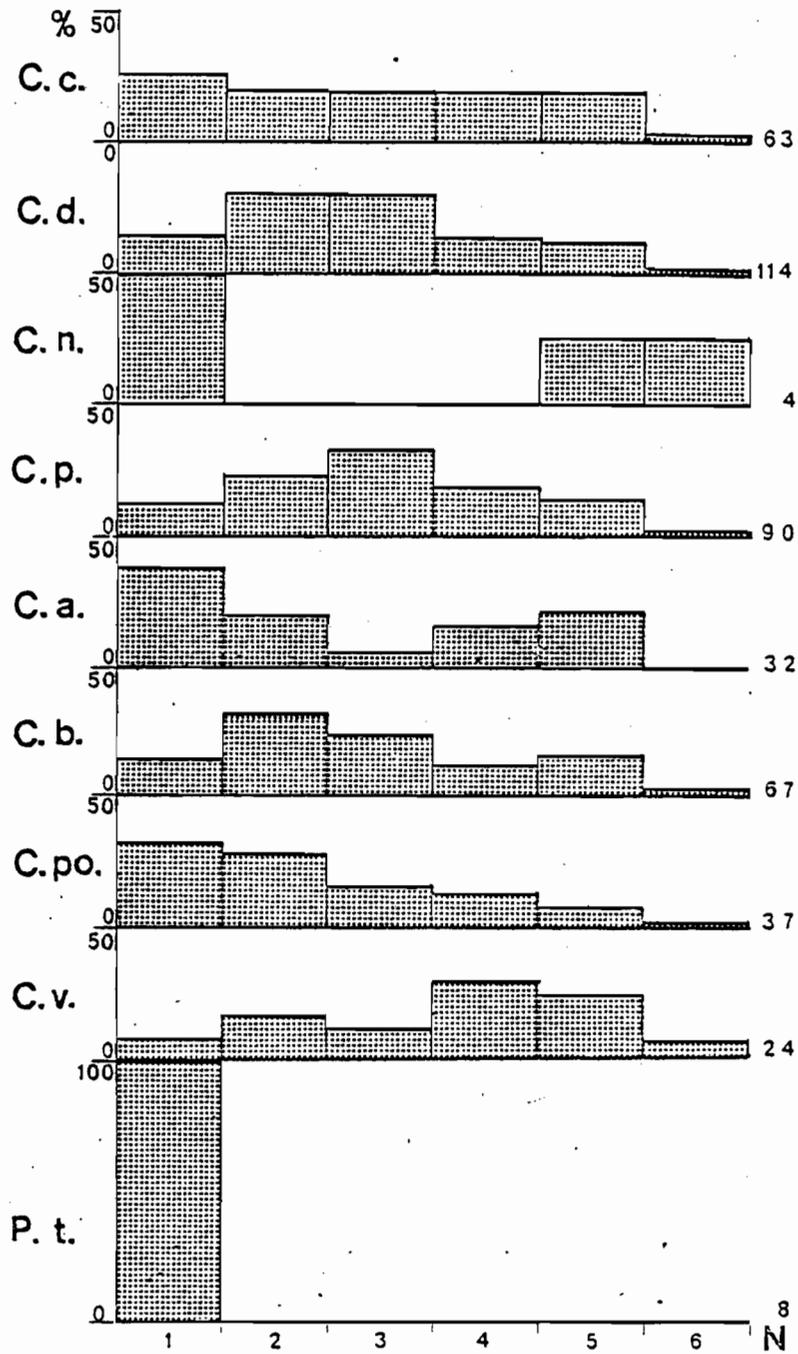


FIGURE 4313-1 : Préférences spécifiques pour les divers types de groupements exprimés en pourcentage du nombre total de rencontres de chaque espèce .

C.c. : Cercopithecus cambelli; C.d. : C.diana

C.n. : C.nictitans; C.p. : C.petaurista

C.a. : Cercocobus atys; C.b. : Colobus badius

C.po. : C.polykomos ; C.v. : C.verus

P.t. : Pan troglodytes .

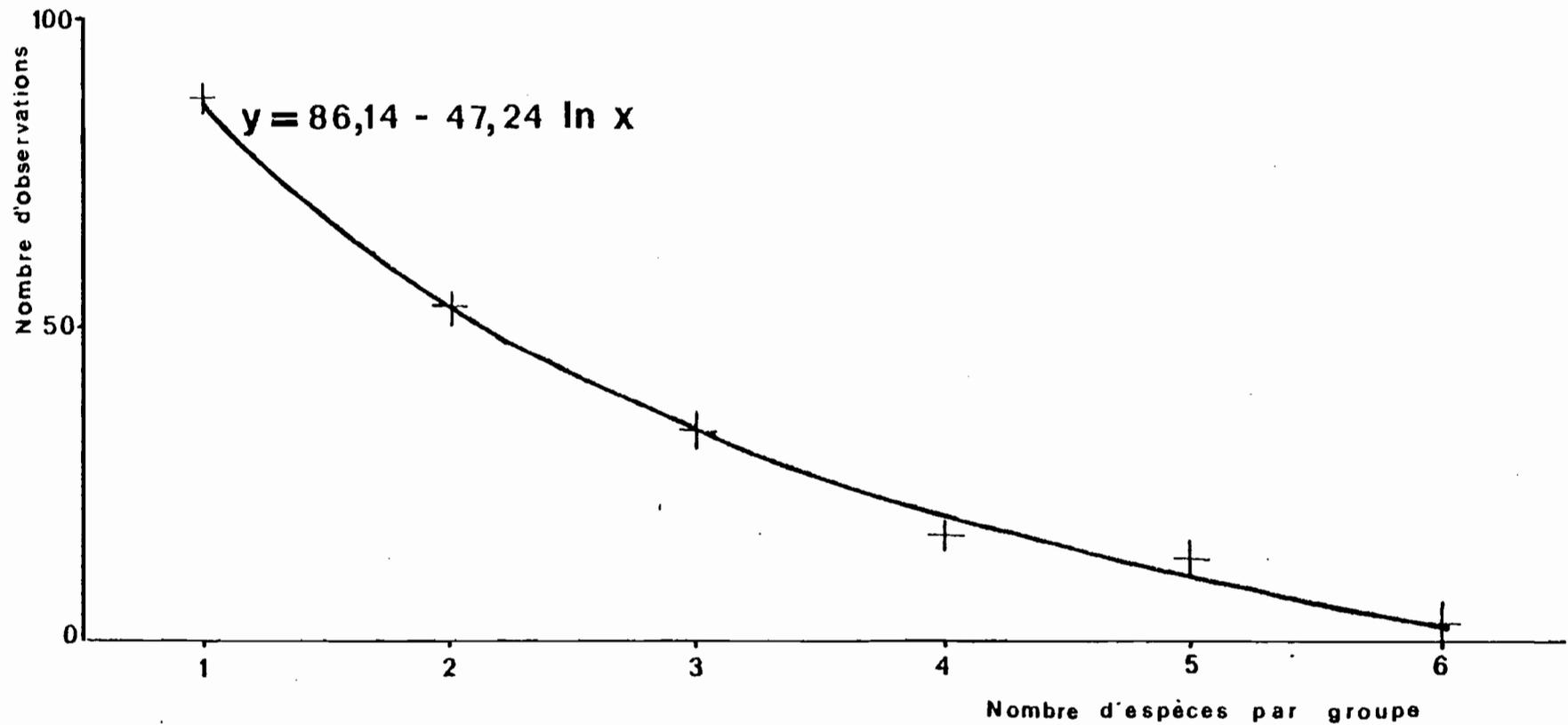


FIGURE 4313-2 : Préférence globale pour les divers types de groupements, exprimées en nombre d'observations pour chaque type de rencontre.

La courbe représente la fonction logarithmique

$$y = 86,14 - 47,24 \ln x$$

Les + sont les valeurs observées.

En analysant cette distribution espèce par espèce, on s'aperçoit que certaines d'entre elles s'en écartent pour certains types de groupements. Si pour une espèce, une valeur correspondante à un certain type de groupement s'écarte d'une manière significative de la valeur globale, nous considérons que cette valeur indique une préférence (positive) ou (négative) pour ce type de groupement. Seul Colobus polykomos a une distribution s'ajustant au même type de courbe avec:

$$y = 12,91 - 6,15 \ln X$$

et  $r^2 = 0,96$ .

ce qui laisse penser que ce Colobe n'a pas de préférence marquée pour un type de groupement particulier. C'est par contre le cas pour Cercopithecus diana, C.petaurista, Colobus badius et C.verus que l'on rencontre significativement moins fréquemment (exclusion des valeurs limites de sécurité P,0,005) en groupes monospécifiques que l'on pourrait s'y attendre en considérant la distribution globale pour l'ensemble des espèces. Rappelons que la tendance globale à la formation de groupements plurispécifiques indépendamment de leur type est significative pour toutes les espèces en dehors de Cercocebus atys et de Pan trglodytes. Bien que non significatives, d'autres tendances apparaissent également. C'est notamment le cas pour le Colobe de Van Beneden qui montre une tendance aux groupements importants: quadri-, penta- et hexa-spécifiques (alors que la Diane et le Pétauriste montrent une préférence pour les groupements tri-spécifiques).

#### 4.3.1.4. Représentation des espèces dans les divers types de groupements.

Autour de quelles espèces se forment les groupements ? La présence fréquente d'une espèce dans un certain type de groupement peut signifier, soit que cette espèce représente un noyau d'attraction lors de la formation d'un groupement de ce type, soit que l'espèce est particulièrement attirée par ce type de groupement. Remarquons, pour les Cercopithèques, que le tableau 4314-I montre la présence de Cercopithecus diana dans tous les groupements penta-spécifiques, et que C.campbelli et C.petaurista y figurent dans 92% des cas. La première est donc l'espèce "meneuse" les autres la suivent.

Chez les Colobes, outre les associations hexaspécifiques dont Colobus badius et C.verus font toujours partie, c'est dans les troupes pentaspécifiques que ces mêmes espèces sont le plus souvent présentes (84,6% des troupes pour C.badius , 46,2% pour C.verus) . Au sein des Colobes, c'est donc le Colobe bai , l'espèce la plus abondante et aux bandes les plus nombreuses, qui apparaît <sup>être</sup> l'espèce la plus attractive, à laquelle le Colobe de Van Beneden tend à se joindre, et ce d'autant plus fréquemment qu'elle est déjà mêlée à trois ou quatre autres espèces.

#### 4.3.1.5. Interactions interindividuelles interspécifiques.

La proximité, au sein des associations plurispécifiques d'espèces phylogénétiquement voisines au point de permettre l'obtention d'hybrides en captivité, comme l'ont montré A. et J.P. GAUTIER dans leur élevage expérimental de la Station Biologique de Paimpont, pose le problème du risque de leur

TABLEAU 4314-I

Représentation des espèces dans les divers types de groupements exprimée en pourcentage du nombre total de rencontres de chaque type de groupement.

Type de groupement	1	2	3	4	5	6	%	N
<u>Espèce</u>								
<u>C.campbelli</u>	17,2	20,8	35,3	64,7	92,3	100,0	14,4	63
<u>C.diana</u>	18,4	64,2	97,1	94,1	100,0	100,0	26,0	114
<u>C.nictitans</u>	2,3	0,0	0,0	0,0	7,7	50,0	0,9	4
<u>C.petaurista</u>	12,6	37,7	85,3	94,1	92,3	100,0	20,5	90
<u>C.atys</u>	13,8	11,3	5,9	29,4	53,8	0,0	7,3	32
<u>C.badius</u>	10,3	39,6	47,1	47,1	84,6	100,0	15,3	67
<u>C.polykomos</u>	13,8	18,9	17,7	29,4	23,1	50,0	8,4	37
<u>C.verus</u>	2,3	7,6	8,8	41,2	46,2	100,0	5,5	24
<u>P.troglodytes</u>	9,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	8
N	87	53	34	17	13	2	206	439

hybridation naturelle lors de ces contacts et celui des mécanismes visant à maintenir leur intégrité génétique spécifique.

Des exemples d'interactions interindividuelles interspécifiques sont présentés dans le tableau 4315-I et la fréquence selon les espèces impliquées fondé sur un échantillon de 43 interactions observées entre 1976 à 1978 est analysée dans le tableau 4315-II.

Tous les grands types d'interactions sociales ont été observés entre individus d'espèces différentes. Une première catégorie n'implique pas de contact car celles-ci s'effectuent à moyenne ou longue distance: il s'agit de la simple présence d'individus d'espèces différentes au sein d'une même troupe et du synchronisme fréquent de leurs activités qui implique que les différents individus s'interlocalisent soit visuellement, soit à l'aide de signaux sonores. Le tableau 4315-III donne un exemple de ce type d'interactions lors d'une traversée d'espace découvert par un sous-groupe d'une troupe quadri-spécifique ayant emprunté un même trajet (une longue branche inclinée d'un diamètre d'environ 25 cm) le 29 avril 1976. Lors de cette traversée, nous avons vu passer successivement en 20 mn (de 17h30 à 17h50), des individus de Cercopithecus diana, C.petaurista, C.diana, C.petaurista, C.diana, C.petaurista, C.diana, C.petaurista, Colobus verus, Cercopithecus petaurista, Colobus verus, Cercopithecus campbelli, C.diana et C.petaurista. Le sous-groupe comprenait au total 44 individus 14 C.diana, 24 C.petaurista, 4 Colobus verus et 2 Cercopithecus campbelli, soit : 2 mâles adultes ou subadultes, 14 femelles adultes portant enfant, 2 femelles adultes, 4 juvéniles, 1 enfantII, 14 enfants I et 7 individus d'âge indéterminé.

TABLEAU 4315-I : EXEMPLES D'INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES OBSERVEES  
DANS LE PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

c.: *Cercopithecus campbelli* ; d.: *C. diana* ; p.: *C. petaurista* ;  
b.: *Colobus badius* ; po.: *C. polykomos* ; v.: *C. verus* ; A : adulte ;  
a : adulte ou subadulte ; SA : subadulte ; AI : adulte portant enfant ;  
J : juvénile ; eII : enfant ; VJ : vieux juvénile.

Date	Espèces	Nature des individus	Interactions
1977			
6II	d.c.	d( $\sigma^A$ )	d( $\sigma^A$ ) supplante c.
8II	d.b.	2d.(VJ);3b.(J)	2d.(VJ) jouent "chasse-poursuite" avec 3b.(J).
28III	p.po.	po.(eII)	po.(e) suit en sautillant (jeux)
	p.po.	p(J);po.(a)	p(J) épouille po.(a)
29III	d.po.		d supplante po. avec conflit agressif
30V	c.b.	c(a);b.( $\phi$ a)	c.(a) sollicite épouillement à b.( $\phi$ a) puis b( $\phi$ a) épouille c(a).
	c.b.	c.(a);b.(J)	b.(J) supplante c.(a) qui était épouillé par b.( $\phi$ a).
7VII	d.b.		5 b. chassent 3 d. de leur arbre dortoir
18VIII	b.po.		b. supplante po.
9IX	p.po.		p. supplante po.
2X	b.v.	b.( $\phi$ AI)	b.( $\phi$ AI) supplante V.
6X	d.b.	d.( $\phi$ AI);b.( $\sigma^A$ )	b.( $\sigma^A$ ) sollicite puis tentative de monte sur d.( $\phi$ AI); d.( $\phi$ AI) refuse avec menace "crouching" puis fuit; b.( $\sigma^A$ ) poursuit d.( $\phi$ AI).
1978			
8II	d.b.	d(J);d.(eII);d.(SA) 2b.(J);b.(eII).	Jeux "chasse-poursuite"
28III	d.po.	d.(a);po.(a).	un chorus de po. au lointain provoque le jumping de 2po.(a). po.(a) supplante d. d'un bond.
29III	p.v.	2p.(J);2v.(J).	p.(J) assis au contact de v.(J); quand p.(J) part, v.(J) pousse un "soupir". 2p.(J) sont assis au contact de v.(J). v.(J) se met devant p1, p.2 rejoint p1, contact v. puis flaire nez de v. qui sursaute et se blottit derrière p1. Les 2p.(J) partent. En partant p1 flaire flanc de v. qui laisse faire.v1 est assis à 5 cm de p1 et 10 cm de p2 et examine les reins de p1. p1 sollicite épouillage ; v. épouille p1 sur le flanc puis sur le dos pendant 40" (puis "gape" sur l'observateur). p1 flaire menton de v.

TABLEAU 4315-I suite

31V	d.b.	d.(a);2b.(a)	b.(a) 1 s'alimente en contact avec b.(a)2. d.(a) regarde b1 puis vient ramasser une miette de b.1. b.1 laisse faire en regardant d.(a).b.2 part. b.1 touche le bras de d.(a). d.(a) suit b2. d.(J);b.(J). d.(J) joue "saute-mouton" avec b.(J);
20VIII	b.po.	b.(eII);po.(a)	po(a) assis au contact de b.(e), tend la main vers b.(e) qui part.
9IX	d.po.	d.(a);po.(a)	d.(a) et po.(a) s'alimentent côte à côte des mêmes boutons floraux.
10IX	b.po.	po.(J).	b.supplante po.(J)
	c.b.	c.(J);b.(J).	c.(J) joue "lutte" avec b.(J).
11X	d.p.	2d.(J);d.(a).p(a)	2d.(J); d(a) et p.(a) s'alimentent côte à côte des mêmes boutons floraux.

N.B. : Les interactions comprenant des groupes entiers, mais sans contact n'ont pas été rapportées ici.

TABLEAU 4315-II : FREQUENCES DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES OBSERVEES DANS LE PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

Espèces	<i>C.campbelli</i>	<i>C.diana</i>	<i>C.petaurista</i>	<i>C.badius</i>	<i>C.polykomos</i>	<i>C.verus</i>	TOTAL
<i>C.campbelli</i>	-----	-		2			2
<i>C.diana</i>	1	-----	1	5	2		9
<i>C.petaurista</i>		1	-----		3	7	11
<i>C.badius</i>	3	6		-----	3	1	13
<i>C.polykomos</i>		2		1	-----		3
<i>C.verus</i>			5			-----	5
TOTAL	4	9	6	8	8	8	43

TABLEAU 4315-III: Nature et ordre de passage des individus observés au cours  
d'une phase de déplacement sur une même branche le 29-4-1976  
dans le Parc National de Taï :

♂ a : mâle adulte ou subadulte  
 ♀ A : femelle " "  
 ♀ AI : femelle adulte portant un enfant I  
 V/V : transport ventro-ventral  
 J : juvénile  
 e II : enfant II (non transporté)  
 ? : individu de sexe et d'âge indéterminés  
 (-1)(+1) : individu ayant parcouru le trajet une fois dans les  
deux sens.

Heure	♂ a	♀ A	♀ AI	Mode de transport du jeune		J	e II	?	Espèce
				oral	V/V				
17.30			1		+			2	<i>C. diana</i>
			1		+			1	"
						-		1	"
			1			+			<i>C. petaurista</i>
			1			+		(-1)	<i>C. diana</i>
							1		<i>C. petaurista</i>
17.35								(+1)	<i>C. diana</i>
			2		+				"
			2		+				<i>C. petaurista</i>
	1							1	"
		1		+				<i>C. verus</i>	
		1				1		<i>C. petaurista</i>	
			1		+			"	
			2		+			"	
17.40		1						1	"
			1		+				<i>C. verus</i>
			1						<i>C. campbelli</i>
17.45	1								<i>C. diana</i>
								1	<i>C. petaurista</i>
17.50								1	"
Total	2	2	14 ♀ A +14 e I			4	1	7	espèces : 4 individus : 44



COLOBE MAGISTRAT ADULTE DE LA BANDE BPO EPOUILLANT LA FEMELLE SUBADULTE COLOBE BAI PBA (PARC NATIONAL DE TAI COTE D'IVOIRE, A. GALAT-LUONG, 1982).

Un cas particulier des associations plurispécifiques est présenté par la bande BPO de Magistrats qui comprend un Colobe bai (individu "PBA"). Ce Colobe est une femelle qui vit en permanence au sein de cette bande de Magistrats et nous l'avons vu passer de la classe d'âge juvénile à la classe subadulte. Déplacements et activités se font au même rythme que la bande de Magistrats et le passage à proximité de bandes de Colobes bails ne provoque pas de réactions particulières, si ce n'est une légère augmentation de vocalisations de type "Aou" de la part de cet individu habituellement peu bavard. Des interactions d'épouillage avec les autres membres de la bande de Magistrats sont parfois observées, mais aucun comportement sexuel. En une occasion, PBA a eu un échange d'épouillage avec un Colobe de Van Beneden de la bande HVC.

L'analyse ne portera que sur les interactions à courte distance, généralement avec contact effectif entre les individus.

#### 4.3.1.5.1. Interactions agonistiques (type A)

Il s'agit des interactions de type agressif tendant à éloigner les individus les uns des autres.

- supplantations (déplacement d'un individu à l'arrivée d'un autre) : Cercopithecus diana sur C.campbelli et Colobus polykomos; Cercopithecus petaurista sur Colobus polykomos; C.badius sur Cercopithecus campbelli, Colobus polykomos sur C.verus; C.polykomos sur Cercopithecus diana ;

- chasse-poursuite : Colobus badius sur Cercopithecus diana ;

- menace: C.diana sur Colobus badius ;

- conflit agressif: entre C.polykomos et Cercopithecus diana ;

- en dehors de réactions de fuite, les observateurs ont également été l'objet de menaces de la part de Colobes bails et de Colobes de Van Beneden.



*Cercopithecus diana* ET *Colobus polykomos* DANS UN MEME EMERGENT DU SITE CH (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE 1980).

## 4.3.1.5.2. Interactions neutres (type N):

- contact <sup>physique</sup> sans activité particulière: Colobus verus et Cercopithecus diana , Colobus verus et Cercopithecus petaurista ; Colobus badius et Cercopithecus diana ; Colobus badius et C.polykomos; C.verus et C.badius;

- contact pendant la prise d'un aliment: Colobus badius et Cercopithecus diana; Colobus polykomos et Cercopithecus diana; C.diana et C.petaurista; Colobus verus et C.polykomos ;

-contact au repos: C.verus et C.badius; C.verus et Cercopithecus campbelli .

## 4.3.1.5.3. Interactions réduisant les distances interindividuelles (type H):

- jeux : "chasse-poursuite": Colobus badius et Cercopithecus diana; Colobus polykomos et Cercopithecus petaurista ; "saute mouton": Colobus badius et Cercopithecus diana ; "lutte": Colobus badius et Cercopithecus campbelli ; "roi de la montagne" (C.badius et Cercopithecus diana);

- sollicitation d'épouillage: Cercopithecus campbelli sur Colobus badius; Cercopithecus petaurista sur Colobus verus ;

- épouillage: Cercopithecus petaurista sur Colobus polykomos ; C.badius sur Cercopithecus campbelli; Colobus verus sur Cercopithecus petaurista; Colobus polykomos sur C.badius ; entre Colobus verus et Cercopithecus campbelli et entre Colobus verus et C.badius;

- flairages : nez, flanc et menton, Cercopithecus petaurista sur Colobus verus;

- interactions sexuelles, sollicitation puis tentative de monte: mâle adulte Colobus badius sur Cercopithecus diana femelle adulte portant enfant.

#### 4.3.1.5.4. Influence des types d'interactions interspécifiques sur d'éventuelles hybridations naturelles;

Le tableau 43154-I présente les fréquences et les pourcentages des trois types d'interactions décrits précédemment. Les tableaux 43154-II à 43154-IV en donnent le détail selon les espèces. Ces valeurs sont résumées dans le tableau 53154-V, mais en distinguant celles entre membres d'un même genre de celles entre membres de genres différents. On remarque que les interactions neutres et celles réduisant les distances interindividuelles (N et H) sont plus fréquentes (77%) que celles qui accroissent la distance entre individus (type A). On remarque aussi que les interactions entre membres d'un même genre sont dans l'ensemble moins fréquentes que celles entre membres de genres différents. L'analyse statistique en fonction des différents types et pour les différents genres, à l'aide d'un test  $\chi^2$  où l'on fait l'hypothèse qu'il devrait y avoir autant de chances d'observer des interactions intra-génériques qu'inter-génériques, est présentée dans les tableaux 43154-VI à 43154-VIII. Les tests ne sont pas significatifs pour les interactions agonistiques ou neutres; ils sont par contre significatifs aussi bien pour les Colobes que pour les Cercopithèques, dans le cas des interactions de type H qui rapprochent les individus: en effet, les 19 interactions observées de ce type l'ont été entre Colobes et Cercopithèques.

Les interactions interspécifiques, plus particulièrement celles de type H, où jeunes d'une espèce peuvent jouer avec ceux d'une autre, ne semblent donc pas jouer un rôle dans l'ontogénèse des groupes plurispécifiques et ne risquent pas d'aboutir à des "erreurs" lors du choix ultérieur d'un partenaire sexuel chez les adultes puisque les contacts de ce type entre espèces d'un même genre sont très peu probables. La seule ten-

**TABLEAU 43154-I : FREQUENCE DES DIFFERENTS TYPES D'INTERACTIONS  
INTERSPECIFIQUES OBSERVEES DANS LE PARC NATIONAL DE  
TAI , COTE D'IVOIRE.**

Type	Fréquence	Pourcentage
A	10	23
N	14	33
H	19	44
TOTAL	43	100

**TABLEAU 43154-II : FREQUENCE DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES  
DE TYPE A OBSERVEES DANS LE PARC NATIONAL DE TAI, COTE  
D'IVOIRE.**

Espèces	<i>C. campbelli</i>	<i>C. diana</i>	<i>C. petaurista</i>	<i>C. badius</i>	<i>C. polykomos</i>	<i>C. verus</i>	TOTAL
<i>C. campbelli</i>	-----						
<i>C. diana</i>	1	-----		1	1		3
<i>C. petaurista</i>			-----		1		1
<i>C. badius</i>	1	1		-----	2	1	5
<i>C. polykomos</i>		1			-----		1
<i>C. verus</i>						-----	
TOTAL	2	2		1	4	1	10

**TABLEAU 43154-III: FREQUENCE DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES  
DE TYPE N OBSERVEES DANS LE PARC NATIONAL DE TAI,  
COTE D'IVOIRE.**

Espèces	<i>C.campbelli</i>	<i>C.diana</i>	<i>C.petaurista</i>	<i>C.badius</i>	<i>C.polykomos</i>	<i>C.verus</i>	TOTAL
<i>C.campbelli</i>	----						
<i>C. diana</i>		----	1	1	1		3
<i>C.petaurista</i>		1	----			3	4
<i>C. badius</i>		1		----	1		2
<i>C.polykomos</i>		1		1	----		2
<i>C. verus</i>			3			----	3
TOTAL		3	4	2	2	3	14

**TABLEAU 43154-IV : FREQUENCE DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES  
DE TYPE H OBSERVEES DANS LE PARC NATIONAL DE TAI,  
COTE D'IVOIRE.**

Espèces	<i>C.campbelli</i>	<i>C.diana</i>	<i>C.petaurista</i>	<i>C.badius</i>	<i>C.polykomos</i>	<i>C.verus</i>	TOTAL
<i>C. campbelli</i>				2			2
<i>C. diana</i>				3			3
<i>C.petaurista</i>					2	4	6
<i>C. badius</i>	2	4					6
<i>C. polykomos</i>							
<i>C. verus</i>			2				2
TOTAL	2	4	2	5	2	4	19

TABLEAU 43154 -V

Comparaison statistique des fréquences des interactions interspécifiques intra-et inter-génériques selon les genres.

PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE

Genres	Interactions	intragénériques	intergénériques	TOTAL	X <sup>2</sup>
Cercopithèques	3		19	22	11,64 S
Colobes	5		16	21	5,76 S
TOTAL	8		35	43	16,95

TABLEAU 43154 -VI

Comparaison statistique des fréquences des divers types d'interactions interspécifiques intra et inter génériques (cercopithèques et colobes)

PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE.

Type d'interaction	intragénérique	intergénérique	TOTAL	X <sup>2</sup>
A	4	6	10	0,40 NS
N	4	10	14	2,57 NS
H	0	19	19	19 S
TOTAL	8	35	43	

TABLEAU 43 -VII

Comparaisons statistiques des fréquences des divers types d'interactions interspécifiques intra et inter génériques des cercopithèques.

(PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE)

Type d'interaction	Intragénérique	Intergénérique (cercopithèques sur colobes)	TOTAL	X <sup>2</sup>
A	1	3	4	1 NS
N	2	5	7	1,29 NS
H	0	11	11	11,00 S
TOTAL	3	19	22	

TABLEAU 43 -VIII

Comparaisons statistiques des fréquences des divers types d'interactions interspécifiques intra et inter génériques des colobes.

(PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE)

Types d'interaction	Intragénérique	Intergénérique (colobes sur cercopithèques)	TOTAL	X <sup>2</sup>
A	3	3	6	0 NS
N	2	5	7	1,29 NS
H	0	8	8	8 S
TOTAL	5	16	21	

tative de monte observée était d'ailleurs celle d'un Colobe sur un Cercopithèque : dans ce contexte, les hybridations naturelles apparaissent donc très peu probables.

#### 4.3.2. Relations proies-prédateurs

Les mauvaises conditions de visibilité en forêt, rendent extrêmement rares les observations d'interactions interspécifiques autres que les interactions entre singes ou avec des oiseaux frugivores sur les arbres à fruits.

La seule interaction que nous ayons pu convenablement observer est une action de chasse d'un Chimpanzé sur un Colobe bai.

*Le 3 mai 1982.*

*Nous suivons la bande de Dianes CDI depuis 6h30. Après s'être associée à la bande de Magistrats CPO et à la bande de Pétauristes CBU à 8h15, elle se joint également à la bande de Colobes bair CBA à 9h45. Nous entrons en contact visuel avec les Colobes bair à 10h00. A 12h00, alors que la troupe plurispécifique comprenant les Dianes, les Pétauristes et les Colobes bair, effectue sa sieste au dessus d'un bas-fond marécageux et après quelques "coups de marteaux" de Chimpanzés éloignés vers l'Est, un Chimpanzé à la face blanche s'approche silencieusement d'un Colobe bai de taille adulte qui dort dans la strate inférieure à moins de 3 m du sol. Le Chimpanzé saisit la queue du Colobe bai qui lui échappe, émet une vocalisation d'alarme brève et aigue et se réfugie plus haut dans le feuillage dense, mais en restant toujours dans la strate inférieure fournissant au Chimpanzé l'occasion d'une seconde tentative de capture également infructueuse.*

✓ A 12h15, nous revoyons le Chimpanzé se déplacer sur un tronc dans la strate inférieure et tenter une troisième essai de capture tout aussi infructueux. Le contact avec ce Chimpanzé et le Colobe bai est alors perdu, mais l'absence de bruits ultérieurs nous fait conclure que le prédateur s'est éloigné. Aucun des singes situés dans le même arbre, ni Colobe bai ni Diane, n'a réagi à ces trois actions de chasse.

C'est en fait, au contact de l'homme, et en particulier des observateurs, que les comportements anti-prédateurs peuvent le mieux être observés.

Le Colobe bai manifeste peu de comportements spécialisés à l'arrivée de l'Homme. La bande peut se réfugier en haut des émergents ou fuit bruyamment à travers la canopée; mais elle reste aussi fréquemment sur place; les singes s'installent alors de manière à ne pas voir l'observateur humain (et non de manière à ne pas être vus), se contentant parfois de tourner le dos ou de tirer à eux une petite branche supposée servir d'écran entre eux et nous. Des vocalisations de deux types, "Aou" et "Tsia" sont émises par la plupart des membres de la bande à une cadence d'abord élevée, mais qui ne tarde pas à diminuer ensuite. Bien que la fréquence de ces vocalisations, qui rend les Colobes bais extrêmement repérables, diminue dans les zones peu chassées, ces comportements expliquent aisément que cette espèce soit la première de toutes à disparaître dans les zones anthropisées de notre région.

Les Colobes Magistrats sont tout aussi repérables dans la mesure où ils signalent leur présence le matin par des "choeurs" de rugissements puissants, puis se reposent pendant de longues heures dans les arbres dégarnis de feuilles. En cas d'alerte, le mâle adulte émet un rugissement, parfois repris par d'autres membres de la bande, puis effectue une parade d'intimidation au cours de laquelle il secoue violemment des branches

("jumping around"), tout en restant bien visible des prédateurs potentiels. Le reste de la bande se réfugie alors à couvert dans des strates plus feuillues ou fuit dans les basses branches. Ce comportement donne l'impression que le mâle cherche à attirer l'attention du prédateur sur lui, à la manière des mâles Patas (Erythrocebus patas) qui nous ont souvent entraînés bien loin de leurs bandes au Sénégal.

C'est chez le Colobe de Van Beneden que les comportements anti-prédateurs sont 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 bairdii émis lors des conflits; des hullulements semblables à des ricanements (peut être équivalents à des "aou" des Colobes bairdii) 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 baillement 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 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



FEMELLE ADULTE COLOBE DE VAN BENEDEN DE LA BANDE CVE A 1 METRE DU SOL. UN AUTRE INDIVIDU EST DISSIMULE DERRIERE LE TRONC A GAUCHE (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, A. GALAT-LUONG, 1982).

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 Pétauristes 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<sup>pluriel</sup>, qu'à fixer son attention sur les Colobes de Van Beneden, même s'il les a repéré; 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 qui le prédispose à fréquenter des habitats dégradés ou les zones préforestières, liés aussi à sa petite taille qui fait "qu'il ne vaut pas une cartouche" et également à l'odeur nauséabonde qui le caractérise ("le singe magique pue" disent les Guérés) font que contrairement à sa réputation de rareté, nous avons rencontré cette espèce 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 habitats fortement anthropisés. GUILLAUMET (com.pers.) nous a même rapporté avoir vu un Colobe de Van Beneden qui avait été capturé sur le Campus du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé en 1972; d'autres ont été pris alors qu'ils semblaient perdus dans les entrepôts de grumes de la scierie de M. BALLET à Zagné. Malheureusement cette espèce de singe ne supporte pas la captivité.

## 5. DISCUSSION.

Hormis le fait que l'observation des différentes espèces a été effectuée par la même équipe en une même localité, la principale originalité de ce travail est marquée par la présence simultanée de trois espèces de Colobes dans le même milieu. En effet, si Colobes bair et Colobes noirs et blancs sont sympatriques sur une grande partie de leurs aires de répartition (figure 11-1) et s'ils ont été parfois étudiés dans des conditions presque syntopiques (STRUSAKER et OATES, 1975; CLUTTON-BROCK, 1972; MARSH 1981), le Colobe de Van Beneden n'existe que dans le bloc forestier d'Afrique Occidentale. Or non seulement cette espèce n'a jamais été étudiée, mais aucune étude des deux autres espèces de Colobes n'a été menée en sa présence. Deux questions viennent donc immédiatement à l'esprit.

- La présence du Colobe de Van Beneden contraint-elle le Colobe bai et le Colobe noir et blanc à "lui laisser une place" et à modifier leur niche écologique?

- En cas de réponse négative, quelle est la niche écologique du Colobe de Van Beneden? En particulier pourquoi n'existe-t-il pas ailleurs alors que nous pensons avoir montré qu'il était, plus que les autres Colobes, susceptible de supporter des modifications de son habitat? D'autres espèces occupant une niche similaire et dont il serait l'équivalent écologique existeraient-elles ailleurs et non à Taï?

### 5.1. Comparaison du Colobe bai et du Colobe Magistral avec les autres Colobes bair et Colobes noirs et blancs étudiés.

#### 5.1.1. Effectifs des bandes, taux de masculinité, solitaires.

Si la structure multimâle des bandes de Colobes bails a également été notée sans exception dans tous les autres lieux d'étude (CLUTTON-BROCK, 1972; STRUHSAKER et OATES, 1977), leurs effectifs montrent des variations importantes, souvent du simple au quadruple dans une même zone. Chez Colobus badius tephrosceles qui a été le plus étudié en Ouganda et en Tanzanie, les auteurs ont dénombré des bandes de 30 à 80 membres (CLUTTON-BROCK, 1972), 12 à 80 (STRUHSAKER 1975) et 19 à 80 (STRUHSAKER et OATES 1975). Les bandes de C.b.temmincki dénombrées par GATINOT (1975) au Sénégal méridional atteignaient également 14 à 62 membres.

Si les bandes de plus de 50 singes sont généralement présentées comme typiques de cette espèce, tous les auteurs signalent pourtant la présence de bandes de plus faibles effectifs, parfois inférieurs à 20. STRUHSAKER et OATES (1975) remarquent que les effectifs diminuent si le milieu s'appauvrit en espèces végétales et GATINOT a bien montré que les petites bandes sont réduites à exploiter les milieux les plus marginaux. La bande CBA de C.b.badius étudiée (66 membres) nous paraît tout à fait représentative de celles vivant dans la vieille forêt du Parc National de Taï. Nous avons nous aussi signalé (chapitre 2) que la moyenne de nos observations (36,8 membres), avec des valeurs extrêmes du même ordre de grandeur que pour les autres sous-espèces (8 à 70), pouvait être due à la proximité de la limite du Parc National de Taï où braconnage et déforestation conduisent à d'importantes modifications du milieu, notamment à une diminution de la densité des arbres émergents dont cette espèce se montre très dépendante. La situation est également particulière en Centrafrique pour le Colobe d'Oustalet C.pennanti oustaleti qui est inféodé à un milieu marécageux, marginal pour les Colobes bails, et pour lequel nous avons relevé des effectifs de 3 à 18 individus (GALAT-LUONG et GALAT 1979b).

L'excès de femelles adultes par rapport aux mâles (1:3,3 dans le Parc National de Taï) est également signalé par STRUHSAKER et OATES (1975), avec des valeurs comparables aux nôtres : de 1:1,5 à 1:3. De même qu'à Taï et à l'inverse des résultats de NISHIDA (1972), ces mêmes auteurs ont noté la présence de solitaires. La grande difficulté de déterminer le sexe d'un singe isolé ne nous a permis de reconnaître un mâle (juvénile) que pour un seul des huit Colobes bais solitaires observés, mais STRUHSAKER et OATES (1975) affirment que les mâles arrivant à maturité sexuelle quittent la bande s'ils ne peuvent pas s'y intégrer.

La structure unimâle des Colobes noirs et blancs semble également être la règle (ULLRICH, 1961; SHENKEL ET SHENKEL-HULLIGER 1967; MARLER, 1969; SABATER-PI, 1970; KINGDON, 1971; CLUTTON-BROCK, 1972; GROVES, 1973; OATES, 1974; STRUHSAKER et OATES, 1975; GALAT 1979; GALAT-LUONG et GALAT, 1979b:). Certains auteurs comme MARLER (1969), GROVES (1973) et MAC KEY et WATERMAN (1982) ont observé des bandes comprenant plus d'un mâle adulte: le premier chez C.guereza (trois sur quatorze bandes recensées), le second chez C.angolensis (quatre sur dix neuf) et le troisième <sup>chez</sup> C.satanas (un cas seulement, où le nombre de mâles a varié de un à trois). La présence de deux mâles adultes au sein d'une même bande de C.p.polykomos est occasionnelle et temporaire à Taï. Les effectifs de nos bandes (5 à 19 individus, moyenne 10,5) sont également très semblables aux valeurs publiées pour d'autres populations de Colobes noirs et blancs: 8 à 15 individus (moyenne 10,5) également pour les bandes de C.guereza dénombrées par STRUHSAKER et OATES (1975) en Ouganda, 8 à 12 et 6 à 19 pour celles de la même espèce recensées par CLUTTON-BROCKE en Tanzanie (1972), 2 à 13 (moyenne 8) pour MARLER (1969), 5 et 6 pour KINGSTON (1971), 9 pour SCHENKEL et SCHENKEL - HULLIGER (1969) et Jansen en Centrafrique (GALAT-LUONG et GALAT, 1979b). MAC KEY et WATERMAN (1982) indiquent un effectif moyen de 15,6, STRUHSAKER (1969) de 6,7 (2 à 10) et SABATER-PI (1970) de 12,1 (5 à 30).

GROVES (1973) obtient des moyennes plus faibles (4,3 à 5,5) chez C. angolensis mais les extrêmes restent du même ordre de grandeur: 2 à 16. La petite taille des bandes de Colobes noirs et blancs apparaît donc plus indépendante du milieu et caractéristique des différentes formes étudiées que ce n'est le cas pour les Colobes bairdii. Le Colobe Magistral du Parc National de Taï ne s'écarte donc pas des normes obtenues par ailleurs en Afrique centrale, en Ouganda, en Tanzanie au Cameroun et en Angola.

En dehors des deux mâles adultes solitaires présentés au tableau 22-III, un groupe de trois mâles célibataires a également été observé sur le site "CH" du Parc National de Taï. STRUHSAKER et OATES (1975) signalent aussi la présence de C. guereza mâles solitaires. La structure unimâle des groupes semble donc bien être due au départ des mâles adultes excédentaires. Le fait que les deux mâles adultes solitaires observés à Taï l'aient été à proximité de bandes hétérosexuelles laisse toutefois penser qu'ils peuvent éventuellement tenter d'entrer en relation avec celles - ci.

#### 5.1.2. Domaines vitaux et densités.

La surface estimée pour le domaine vital de la bande CBA est du même ordre de grandeur que celles mesurées par CLUTTON-BROCK (1972) en Ouganda et en Tanzanie: 137 ha dans la Réserve de Gombe et 111 ha à Bigodí. Les autres auteurs indiquent des surfaces nettement plus faibles, mais les bandes étudiées étaient dans chaque cas proportionnellement moins nombreuses. Les petits groupes de GATINOT (1975) vivaient sur des domaines vitaux de 9 à 20 ha et STRUHSAKER (1975) estime que la surface du domaine

vital de la bande de Colobus badius tephrosceles étudiée avait une valeur comprise entre 18 et 53 ha, avec une valeur probable de 35 ha; mais cette bande ne comptait que 20 membres. La densité des C.b.tephrosceles sur leur domaine vital (57 individus au Km<sup>2</sup>) est donc dans ce cas, proche de celle évaluée sur le site de Taï (66 individus au Km<sup>2</sup>). NISHIDA (1972), avec des bandes de 40 individus vivant sur des domaines vitaux de 40 à 60 ha, obtient des valeurs légèrement plus importantes (80 individus au Km<sup>2</sup>). Une première estimation de la biomasse nous avait conduit à présenter une valeur de 555 Kg de Colobes bais au Km<sup>2</sup> à Taï (GALAT-LUONG et GALAT sous presse). STRUHSAKER et OATES (1975) l'estiment à 334 Kg au Km<sup>2</sup>, mais avancent la valeur de 1760 Kg au Km<sup>2</sup> en tentant de tenir compte du recouvrement des domaines vitaux. CLUTTON-BROCK (1972) mesure pour Colobus guereza un domaine vital de 34 ha, valeur semblable à celle mesurée pour la bande CPO sur le site CH de Taï (35 ha). La bande BPO voisine a un domaine vital légèrement plus grand (46 ha) et MAC KEY et WATERMAN (1982) rapportent l'utilisation d'une surface de 59,5 ha par une bande de C.satanas, qui reste du même ordre de grandeur. Des domaines vitaux plus réduits sont signalés par MARLER (1969) et par STRUHSAKER et OATES (1975): 14 et 16 ha.

Comme pour C.b.badius, les surfaces des domaines vitaux de nos C.p.polykomos se situent entre les valeurs extrêmes mesurées pour les autres espèces.

### 5.1.3. Stratification

Une comparaison quantifiée de l'utilisation verticale du milieu avec les Colobes étudiés sur d'autres sites n'est guère possible. En effet, la hauteur des animaux dans la végétation n'est pas présentée sous la forme de taux de présence dans les différentes strates, mais sous forme de moyennes d'estimations

de hauteurs absolues. De plus, les études sont essentiellement focalisées sur la hauteur des animaux quand ils s'alimentent (CLUTTON-BROCK, 1972; STRUHSAKER, 1975). Seul GATINOT (1975) présente une étude détaillée de la hauteur de Colobus badius temmincki pour l'ensemble de ses observations. , mais le milieu est très différent du nôtre . En effet, cet auteur estime à seulement  $12,2 \pm 0,03$  m la hauteur moyenne des arbres de la forêt de Fathalla au Sénégal. La moyenne des hauteurs à laquelle il a observé des Colobes ( $9,4 \pm 0,13$  m) montre toutefois une utilisation préférentielle du quart supérieure de la végétation. De plus, les résultats des différentes bandes montrent que cette espèce préfère les plus grands arbres du site. Les valeurs présentées par STRUHSAKER (1975) pour C.b.tephrosceles font également preuve d'une préférence pour les hautes strates: dans une végétation dont la hauteur dépasse 40 m, 75% des observations ont été effectuées sur des singes situés à plus de 16,5 m du sol. Les estimations de CLUTTON-BROCK (1972) sont également inférieures aux nôtres mais la végétation à Gombe est également moins haute qu'à Taï. Le cas de Colobus pennanti oustaleti en Centrafrique est plus particulier. Bien que la durée de nos observations ait été trop courte pour nous permettre des relevés quantitatifs, nous avons vu les Colobes d'Oustalet fréquenter des strates souvent très basses et plusieurs membres d'une bande ont été observés se déplaçant au sol et dans un fond vaseux à un mètre de la rive avec de l'eau jusqu'au ventre (GALAT-LUONG et GALAT 1979b).

Le profil d'utilisation des strates de végétation par C.p.polykomos à Taï est globalement semblable à celui de C.b.badius avec cependant une utilisation plus fréquente de la strate inférieure au détriment des émergents. STRUHSAKER et OATES (1975), les seuls auteurs à avoir mesuré la hauteur d'autres Colobes noirs et blancs dans la végétation (mais uniquement pour des singes en phase d'alimentation) indiquent pour C.guereza des hauteurs inférieures à celles du Colobe bai sur le même site (50% des observations au dessus de 13,5 m). Ces valeurs impliquent un comportement semblable à celui du Colobe Magistrat du Parc National de Taï.

#### 5.1.4. Supports

Seul GATINOT (1975) a effectué, sur Colobus badius temmincki, une étude des supports utilisés qui, tout en n'utilisant pas la même classification fonctionnelle des supports que le nôtre, permet certaines comparaisons avec nos résultats de Taï. Toutefois, ses chiffres ne sont pas présentés pour l'ensemble de la population et empêche toute comparaison globale. En revanche, la préférence des jeunes pour les branches plus petites et celle des adultes pour des branches plus épaisses mises en évidence chez C.b.badius et C.p.polykomos à Taï se retrouvent chez C.b.temmincki au Sénégal et renforcent notre conclusion d'après laquelle ces .. préférences seraient dues à des différences pondérales entre ces deux catégories d'individus.

#### 5.1.5. Budget-temps

Les mesures de budget-temps des Colobes bays et des Colobes noirs et blancs sont devenues moins rares au cours de ces dix dernières années.

A Taï, Colobus badius badius est celui des trois espèces de Colobes qui consacre le plus de temps à l'alimentation: 21,4%. Cette valeur est proche des 26% mesurés par CLUTTON-BROCK (1972) chez C.b.tephrosceles, comme des 25% obtenus par MARSH (1981) chez C.b.rufomitratus. Seuls les 44,5% rapportés par STRUHSAKER et OATES (1975) apparaissent comme supérieurs, mais ces auteurs reconnaissent l'éventualité d'une surestimation de la durée des activités alimentaires dans leurs résultats, danger que nous avons souligné au chapitre 3.4.

STRUHSAKER et OATES (1975) ont également mesuré la durée de l'alimentation chez Colobus guereza, et la valeur trouvée pour cette espèce, 19,9%, est inférieure à celle qu'ils ont mesurée chez C.badius tephrosceles, ce qui est également le cas pour le Colobe Magistrat de Taï pour lequel nous avons trouvé une durée d'alimentation équivalente à 16% de la journée. Les chiffres obtenus par MAC KEY <sup>et WATERMAN</sup> (1982) sur C.satanas, quoique légèrement supérieurs aux nôtres (22,5%), restent eux aussi inférieurs aux valeurs mesurées chez le Colobes bais par les auteurs anglo-américains.

Ceux-ci ont également trouvé, comme nous même à Taï, que les Colobes bais consacrent plus de temps à s'alimenter que les Colobes noirs et blancs; par ailleurs, les durées d'alimentation que nous avons mesurées tant chez les C.b.badius que chez les C.p.polykomos de Taï, sont légèrement inférieures à celles rapportées dans la littérature pour les espèces voisines. Cette différence peut avoir trois raisons: soit l'influence de la présence du Colobe de Van Beneden, soit une différence liée au mode de prélèvement des données, soit une différence liée aux milieux. Si l'on ne peut exclure les deux premières hypothèses, certains arguments rendent la troisième plus vraisemblable. En effet, les forêts dans lesquelles les recherches ont été menées en Ouganda, en Tanzanie et au Cameroun semblent être soit plus claires et plus sèches, soit en moins bon état que celle du Parc National de Taï. Peut être la forêt de notre site fournit-elle une nourriture de meilleure qualité dont l'ingestion prendrait par conséquent moins de temps ?

Contrairement à l'alimentation qui occupe à Taï moins du quart du temps disponible, le repos occupe environ la moitié de la journée et dure plus longtemps chez le Colobe Magistrat que chez le Colobe bai. Pour les deux espèces, les valeurs sont du même ordre de grandeur que celles relevées sur les espèces correspondantes d'Ouganda, de Tanzanie et du Cameroun. Parallèlement aux 43,5% du temps disponible consacrés au repos chez nos C.badius badius de Taï, les pourcentages suivants ont

été calculés: pour C.b.rufomitratus 46,6% par MARSH (1981), et pour C.b.tephrosceles 54% par CLUTTON-BROCK (1972), qui présente cette valeur comme une surestimation et 34,8% par STRUHSAKER et OATES (1975) qui signalent que la leur peut être sous estimée. Les mesures effectuées sur les Colobes noirs et blancs donnent des résultats encore plus homogènes: alors que les C.p.polykomos de Taï passent 53,8% de la journée à se reposer, MAC KEY ET WATERMAN (1982) qui ont mesuré cette même variable chez C.satanas, obtiennent 54,2% et STRUHSAKER et OATES (1975) indiquent 57,3% pour C.guereza. Plus encore que pour la durée de l'alimentation, le temps que les Colobes bair et noirs et blancs de Taï consacrent au repos n'apparaît pas différent de celui que lui accordent les autres espèces équivalentes de Colobes bair et noirs et blancs dans d'autres régions.

Le temps consacré à la locomotion par le Colobe bair et par le Colobe Magistrat de Taï est d'environ 23%. Cette valeur est supérieure à toutes celles obtenues par les autres auteurs sur des espèces équivalentes. Cette différence peut avoir plusieurs causes. Dans le cas de C.badius tephrosceles, CLUTTON-BROCK (1972) ne trouve que 8%. Cependant cet auteur a pris soin de mentionner que les 54% du temps consacré au repos pouvaient être surestimés. S'il en fut bien ainsi, cette estimation a pu être faite aux dépens de la durée de la locomotion. De plus cet auteur exclut les jeunes de ses relevés, alors que nous avons montré en 4.1.3 que ces derniers se déplacent justement davantage que les adultes. Pour la même espèce, STRUHSAKER et OATES (1975) avancent le pourcentage de 9,2%. Dans ce cas toutefois, la bande étudiée vivait sur un domaine vital trois fois plus petit, donc nécessitant moins de déplacements. Reste la mesure de MARSH (1981) qui, tout en étant supérieure à celle des autres (13%), reste inférieure à la nôtre. Chez les Colobes noirs et blancs, tant chez C.guereza pour lequel STRUHSAKER et OATES (1975) trouvent un taux de locomotion de 5,4% que chez C.satanas pour lequel MAC KEY et WATERMAN (1982) obtiennent une valeur de 3,6%, les pourcentages rapportés sont étonnamment faibles. S'il ne s'agit pas d'un biais, ces valeurs doivent être liées

à une extrême sédentarisation des singes sur les sites d'étude. Il faut toutefois rappeler que beaucoup de ces auteurs ne considèrent qu'un singe se déplace que si la locomotion persiste pendant plus de 5 secondes. Or les singes se déplacent très fréquemment en procédant simultanément à une exploration visuelle de la végétation environnante, ce qui les conduit à ne progresser que de quelques pas (pendant moins de 5 secondes) entre de fréquentes pauses (durant souvent plus de 5 secondes). Ceci conduit à une sous-estimation de la durée de la locomotion et à une surestimation de celle consacrée au repos.

Dans le cas de la durée des activités sociales, nous devons éliminer les mesures de CLUTTON-BROCK (1972) puisqu'il exclut les immatures de ses budget-temps, et donc les jeux, activités sociales d'une grande importance chez les jeunes singes. Chez C.badius nous trouvons à Taï une proportion de 11,6% de la journée consacrée aux activités sociales; cela est très voisin des 11,5% mesurés par STRUHSAKER et OATES (1975) chez C.b.tephrosceles. MARSH (1981) trouve de son côté 14,6 à 15% , ce qui reste du même ordre de grandeur . En revanche, la valeur mesurée à Taï chez C.p.polykomos (7,6%) est inférieure à celles obtenues par STRUHSAKER et OATES (1975) chez C.guereza (17,4%) et par MAC KEY et WATERMAN (1982) chez C.satanas (19,7%). Contrairement au Colobe bai dont on peut observer fréquemment les activités sociales sur des branches maîtresses, le Colobe Magistrat leur préfère les feuilles denses de la strate inférieure et de la basse canopée pour vaquer à ce genre d'activités; cela en rend l'observation difficile à Taï. Par contre la visibilité est certainement meilleure à Gombe et peut être aussi dans les sites d'Ouganda et du Cameroun. Cela augmente la chance d'observer les échanges sociaux.

Les budget-temps du Colobe bai et du Colobe Magistrat de Taï ne s'écartent pas beaucoup des valeurs mesurées pour les espèces équivalentes d'autres régions. Les différences existant peuvent être mises, en tout ou partie, sur le compte de différences de méthodologie d'observations (exclusion des activités d'une durée inférieure à 5 secondes, exclusion des jeunes), de visibilité (forêts d'Afrique Centrale et Orientale moins denses que celles de Côte d'Ivoire) ou de conditions d'étude (petite bande de Colobes bails vivant sur un domaine vital réduit comme ceux de STRUHSAKER et OATES, 1975).

#### 5.1.6. Régime alimentaire

C'est la frugivorie importante du Colobe Magistrat qui est le caractère qui distingue le plus, à Taï, cette espèce du Colobe bai. Chez C.b.temmincki au Sénégal (GATINOT, 1975) elle est de 7,6% et elle varie chez C.b.tephrosceles de 4,8% (STRUHSAKER et OATES, 1975) à 11,4% (CLUTTON-BROCK, 1972,) pour atteindre 25% pour MARSH (1981). Les 10% de fruits ingérés par les C.badius badius de Taï sont tout à fait conformes à ces valeurs. De même, chez C.guereza, la mesure de consommation de fruits par STRUHSAKER et OATES (1975) qui atteint 34,2%, est très semblable à celle des C.p.polykomos de Taï (32,1%). Ces valeurs sont intermédiaires entre les 14% obtenus plus récemment pour la même espèce par STRUHSAKER (1978) et les 49% indiqués par GAUTIER-HION (1978, 1980, 1983). Le pourcentage calculé par ce dernier auteur représente le pourcentage du poids sec des fruits trouvés dans des contenus stomacaux. Les comparaisons

des autres catégories alimentaires sont encore plus délicates à faire dans la mesure où les catégories d'aliments distinguées par les auteurs ne sont pas toujours les mêmes (les pétioles sont souvent distingués des feuilles; à grande distance, les boutons ne peuvent pas toujours être aisément distingués des bourgeons, etc.). Si CLUTTON-BROCK (1972) mesure chez C.b.tephrosceles une proportion de feuilles ingérées (78,3%) proche de celle mesurée à Taï pour C.b.badius (81%), STRUHSAKER et OATES (1975) n'indiquent qu'un taux de 38,1%, MARSH une valeur de 47,5% (sous-estimée) et GATINOT donne une proportion de 53% (pour C.b.temmincki) .

Colobus pennanti oustaleti paraît avoir un régime assez spécial, puisque nous avons observé un mâle adulte de cette espèce qui, après être descendu jusqu'au ras de l'eau sur la branche la plus basse d'un Milletia sp , se mit à attirer à lui une plante aquatique, probablement Crinum natans , dont il préleva le bulbe avant de le consommer sur place (GALAT-LUONG et GALAT 1979b).

Compte tenu de la variabilité importante mesurée chez C.b.tephrosceles (38,1% à 78,3%) la valeur de trois pourcent plus élevée obtenue à Taï ne peut être considérée comme excessive, d'autant que nous avons compté comme une seule observation d'ingestion de "feuilles", l'ingestion d'une feuille entière, alors que d'autres observateurs en comptent deux (une pour "feuille" et une pour "pétiole").

Chez les C.p.polykomos de Taï, le taux de consommation de feuilles atteint 52,4%, pourcentage inférieur à celui (77%) obtenu chez C.guereza par STRUHSAKER (1978), mais très proche de celui mesuré par GAUTIER-HION (1978,1980, 1983) en pesant les différentes catégories d'aliments observés dans des contenus

stomacaux de la même espèce (50,5%). Le régime alimentaire du Colobe Magistrat de Taï ne se démarque donc pas de celui des autres Colobes noirs et blancs d'autres régions, puisque les taux de consommation des fruits et des feuilles ont des valeurs intermédiaires entre celles relevées sur les autres espèces.

#### 5.1.7. Relations intergroupes.

Nous avons signalé l'absence de comportements territoriaux chez C.b.badius à Taï, ainsi que l'absence de chevauchement probable des domaines vitaux. NISHIDA (1972) a décrit le même type de relations entre bandes adjacentes chez C.b.tephrosceles. Nous avons observé cette même absence de "territorialisme" chez C.p.oustaleti en République Centrafricaine (GALAT-LUONG et GALAT 1979b). Deux bandes de Colobes d'Oustalet, installées chacune dans un arbre de la rive de la M'baéré, sont en effet restées en vue l'une de l'autre sans aucune interaction, avant de repartir chacune de leur côté. Les observations de CLUTTON-BROCK (1972) vont dans le même sens en signalant le peu de recouvrements entre domaines vitaux voisins. GATINOT (1975) précise que les chevauchements d'aires d'activité chez C.b.temmincki sont variables entre bandes d'un même site et pense que les comportements d'exclusion apparaissent surtout en cas de forte densité dans les rares biotopes favorables. Seuls STRUHSAKER et OATES (1975) notent chez C.b.tephrosceles des chevauchements importants du domaine vital et décrivent des comportements agressifs intergroupes chez les mâles. La rareté des comportements territoriaux chez les grandes bandes et leur apparition quand les effectifs se réduisent sont à mettre en parallèle avec les phénomènes signalés par GALAT (1983) chez le Singe vert, Cercopithecus aethiops.

Colobus p.polykomos manifeste au contraire à Taï des comportements territoriaux typiques, limitant le chevauchement des domaines vitaux. Ces mêmes comportements ont été décrits en détail par MARLER (1969) chez C.guereza où ils apparaissent d'une manière toute aussi nette; STRUHSAKER et OATES (1975) font également état de comportements territoriaux et de chevauchement de domaines vitaux pour la même espèce.

Les bandes de C.b.badius et de C.p.polykomos réagissent donc à la présence de bandes voisines de la même manière que le font les espèces correspondantes des autres régions d'Afrique.

Au terme de cette comparaison des paramètres démographiques, des types de relations intergroupes et des variables mesurant certaines dimensions des niches écologiques du Colobe bai et du Colobe Magistrat du Parc National de Taï, avec les résultats des travaux menés ailleurs en Afrique, il apparaît que la présence du Colobe de Van Beneden ne leur impose pas de modifications de niche qui se situeraient hors des normes de variabilité telles qu'elles ont été mesurées sur l'ensemble des groupes étudiés. En revanche, le Colobe d'Oustalet par les particularités notées en Centrafrique (GALAT-LUONG et GALAT 1979b) se démarquerait davantage des autres Colobes bais.

Essayons maintenant de répondre à la seconde question: quelle est la place du Colobe de Van Beneden dans le peuplement de Simiens de Taï?

## 5.2. Comparaison du Colobe de Van Beneden avec le Singe de Brazza et le Talapoin.

Une comparaison entre les résultats de GALAT(1983) sur l'écologie des Cercopithécins du Parc National de Taï et ceux de l'équipe de la Station Biologique de Paimpont sur les espèces équivalentes du Gabon ( GAUTIER et GAUTIER-HION, 1969 1983; GAUTIER-HION, 1978; GAUTIER-HION et GAUTIER, 1974,1979 ) permet de penser que les niches écologiques des espèces équivalentes des deux sites sont, en première approximation, suffisamment équivalentes elles aussi pour que l'on puisse considérer que la présence du Colobe de Van Beneden ne semble pas fondamentalement influencer la biologie des Cercopithécins du site.

Le Colobe de Van Beneden n'existant que dans le bloc forestier Ouest Africain, nous devons nous demander s'il n'occupe pas alors la niche écologique d'une ou de plusieurs espèces qui, inversement, existeraient ailleurs qu'à Taï.

Les seules espèces de Cercopithécidés forestiers étudiées en Afrique qui ne soient ni des équivalents des Colobinés (Colobes bais et Colobes noirs et blancs), ni des Cercopithécins (Mangabey, Diane et Nictitans, Mone, Pétauriste) du Parc National de Taï, sont le Singe de Brazza, Cercopithecus neglectus , le Talapoin, Miopithecus talapoin et le Mandrill , Mandrillus sphinx.

Ces trois espèces ont été étudiées au Gabon: le Singe de Brazza par GAUTIER-HION et GAUTIER (1971, 1978a, 1978c), le Talapoin par GAUTIER-HION (1966, 1968, 1970, 1971a, 1971b, 1972, 1973) et GAUTIER-HION et GAUTIER (1978b) et le Mandrill par JOUVENTIN (1975), dans un contexte de plurispécificité différant relativement peu de celui de Taï.

De grande taille et brillamment coloré, vivant en bandes nombreuses se déplaçant surtout à terre sur de très grandes surfaces, le Mandrill a un mode de vie qui serait plutôt à mettre en parallèle avec celui du Mangabey de Taï, Cercocebus atys (GALAT 1978, 1979, GALAT-LUONG et GALAT, 1978).

Quoique le Colobe de Van Beneden, le Singe de Brazza et le Talapoin soient tous trois de robe terne dans l'ensemble, les ressemblances morphologiques entre le premier et le second attirent d'emblée l'attention sur ces deux espèces. La catégorie de poids est la même (4 à 7 Kg) et exclut le Talapoin (1,3 Kg) (GAUTIER et GAUTIER-HION 1978); le dimorphisme sexuel est prononcé dans les deux cas et la tête est ornée de marques relativement contrastées (tableau 52-I). De plus les bandes des deux espèces ont des effectifs réduits à structure unimâle et se déplacent sur des domaines vitaux réduits susceptibles de se chevaucher. La cohésion des bandes est faible et la distance inter-individuelle souvent supérieure à 30 m. Les deux singes sont vocalement très discrets et ils remplacent les émissions vocales par un marquage olfactif (décrit chez le Singe de Brazza, non encore observé directement mais évident chez le Colobe de Van Beneden). Les comportements territoriaux sont peu marqués. Le sol peut être utilisé pour la fuite. Enfin, les descriptions de la posture de dissimulation utilisée pour échapper aux prédateurs propre aux deux espèces montre une similitude frappante. Les contextes très différents dans lesquels cette même posture est adoptée par chacune des deux espèces, méritent toutefois un examen plus approfondi.

TABLEAU 52-I . COMPARAISON DES PRINCIPALES CARACTERISTIQUES  
DU COLOBE DE VAN BENEDEN, DU SINGE DE BRAZZA ET DU  
TALAPOIN.

(1): cette étude; (2): d'après GAUTIER-HION et GAUTIER  
(1978), GAUTIER et GAUTIER-HION (1978), GALAT (1977b)  
et GALAT-LUONG (1979b); (3): d'après GAUTIER et  
GAUTIER-HION (1978).

	Colobe de Van Beneden (1)	Singe de Brazza (2)	Talapoin (3)
Poids, Kg	5 à 6	4 à 7	1,3
robe	terne	terne	terne
dimorphisme sexuel	+	+	-
peau sexuelle	+	-	+
effectifs des bandes	3-7-14	3-4	>100
structure sociale	unimâle harem	unimâle familiale	multimâles
<u>cohésion</u>			
unité sociale	lâche mais stable	lâche mais stable	stable et cohérente
Distance inter- individuelle	importante , sauf déplacements en unités monospé- cifiques.	importante , variables	faible
contacts sociaux	rares	rares	fréquents
<u>communication</u>			
<u>répertoire_vocal</u>			
nombre de voca- lisations	4 à 5	6	17 (30 signaux)

type	vocalisation de progression en cas de dispersion excessive	cris de rallie- ments du mâle + cris de cohésion si risque de dispersion	échanges sonores variées
fréquence d'émissions	rare	rare	fréquentes
<u>marques visuelles</u>	crête chez le mâle et bandes contrastées temporales chez les deux sexes	marques contras- tées sur la tête et la partie postérieure	discrètes
<u>marquage olfactif</u>	non observé, mais odeur nauséabonde	+	-
milieu	forêt + dégradée, préférence pour les zones marécageuses	ripicole	ripicole
domaine vital, ha	30 (+)	10	100-140
chevauchement comportements territoriaux	+  +	+  -	  -
	dans le cadre de conflits plurispéci- fiques	mais comporte- ment rituel de distanciation du mâle adulte	
distribution verticale	strate inférieure sol (> 2%)	strate inférieure sol ( 8 à 20%)	strate inférieure
rythmes journaliers	-	-	+

synchronisme des activités	+ -	+ -	+
régime alimentaire	folivore	frugivore	omnivore très insectivore
locomotion	déplacements brefs rapides et bruyants + immobilisation sauts et chutes volontaires.	lente et silencieuse absence de sauts	rapide et incessante

comportements interspécifiques

tendance à l'association	très forte	très faible	moyenne
	activités et déplacements s'effectuent de préférence mêlés à d'autres espèces	les autres espèces sont même parfois repoussées	

comportements antiprédateurs

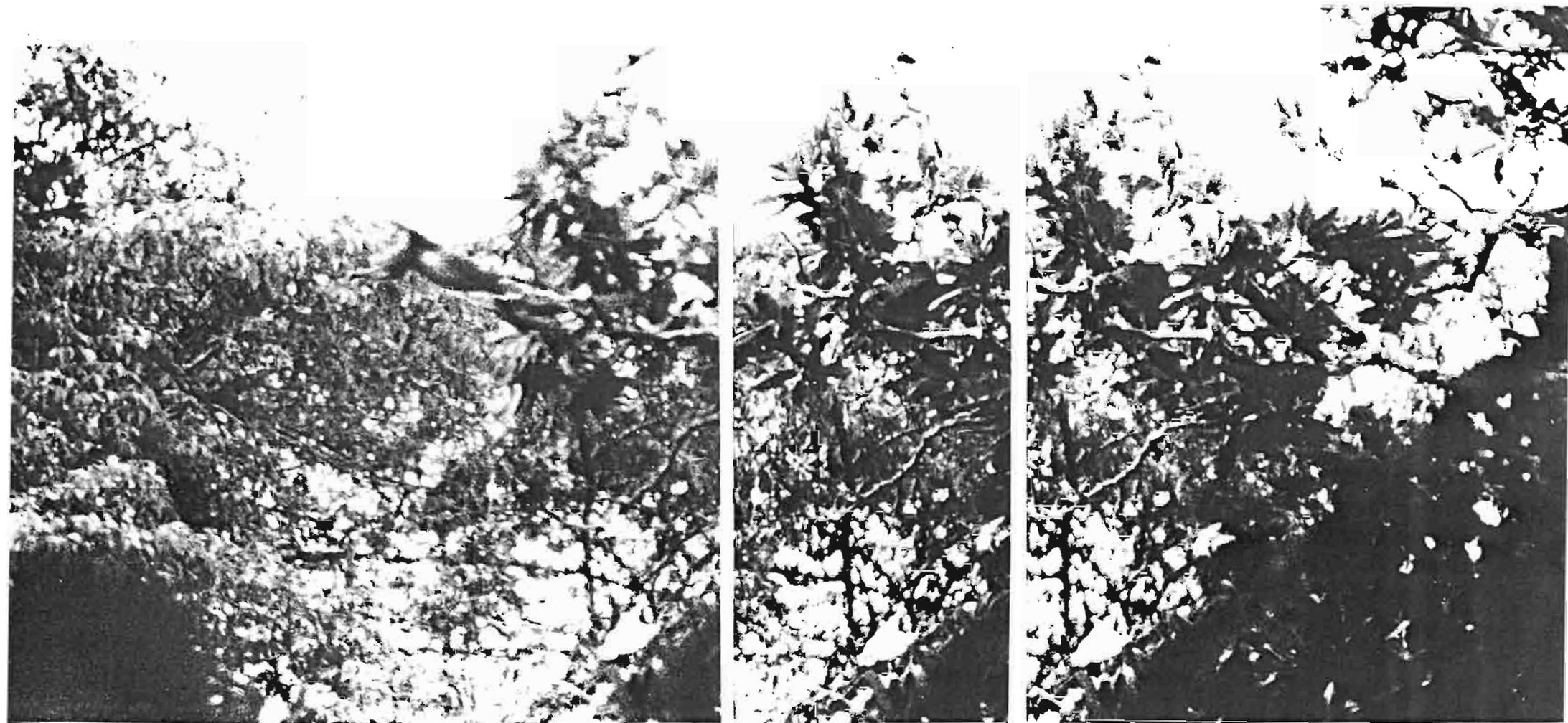
fuite	au sol après chute-signal ou arboricole avec les espèces associées	au sol après chute-signal	arboricole ou nage après chute volontaire dans l'eau
immobilisation	plaqué au support ou dans le feuillage dense la tête contre la poitrine, entre les bras	plaqué au support replié sur lui même avec dissimulation des marques contrastées	-
durée	plusieurs heures	plusieurs heures	-
harcèlement	non observé	+	+

stratégie globale	attirer l'attention sur les autres espèces.	ne pas attirer l'attention	disperser l'attention par le grand nombre
-------------------	---	-------------------------------	--

## comportements

## primitifs

marquage olfactif très probable immobilisation transport oral du jeune	marquage olfac- tif immobilisation pilo-érection
--	---



BOND D'UN COLOBE DE VAN BENEDEN DE LA BANDE IVE. DE DROITE A GAUCHE : EXPLORATION VISUELLE A COUVERT, PRISE DE L'ELAN ET BOND (PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE, G. GALAT, 1977).

Le Singe de Brazza est silencieux et discret dans toutes ses activités et il évite la présence perturbatrice de toute autre espèce. Le Colobe de Van Beneden pratique au contraire son comportement d'immobilisation au sein de troupes plurispécifiques qu'il recherche activement. Comment ce même comportement a-t-il pu évoluer dans des contextes aussi différents? Comment peut-il être efficace dans des milieux aux caractéristiques opposées? Est-il apparu par convergence chez ces deux espèces ou bien est-ce un vestige de l'immobilisme ("freezing") manifesté parfois par les mammifères considérés comme primitifs (Sarigues)?

Pour un mammifère non ongulé, la marche au sol peut être silencieuse et le Singe de Brazza fait de même lors de ses déplacements arboricoles. La fuite au sol peut également se faire silencieusement et la "chute-signal" avec martèlement du sol décrits par GAUTIER-HION et GAUTIER (1978) peut être interprétée comme une modification du secouage de branches-signal de progression. Le comportement d'immobilisation se présente alors logiquement comme l'aboutissement d'une stratégie de déplacement et de fuite silencieux. Elle ne peut toutefois se maintenir qu'en réduisant au maximum les éléments bruyants et exclut toute association avec d'autres espèces de Primates dont l'activité et le bruit enlèveraient toute efficacité à cette tactique de dissimulation. Elle exclut de même l'augmentation du nombre d'individus présents au sein d'un même groupe, conduisant à la conservation de la cellule familiale primitive que l'on observe chez certains Prosimiens.

Les Colobes sont au contraire adaptés à la locomotion arboricole. Sauts et brachiation sont couramment utilisés et favorisés, tant par l'allongement des membres antérieurs que

par la réduction du pouce permettant l'accrochage des branches par les doigts eux mêmes très allongés. La réduction du pouce est d'ailleurs maximale chez le Colobe de Van Beneden. Ce mode de locomotion est obligatoirement bruyant et une stratégie de fuite totalement silencieuse est donc impossible pour cette espèce. Par ailleurs le Colobe de Van Beneden nouveau-né ne peut se maintenir de lui-même au ventre de sa mère pendant les premières semaines de son existence et il est d'abord transporté oralement, ce qui avait déjà été signalé par BOOTH (1957). Quand il est plus âgé, nous l'avons ensuite observé enroulé autour du cou de sa mère, à la manière de certains Prosimiens, avant de le voir bénéficier du transport ventro-ventral classique lors du dernier stade. La gêne que représente le transport oral du nouveau-né, par le poids important du jeune tenu en porte-à-faux dans la bouche et le maintien du tonus musculaire à un niveau suffisant pour l'empêcher de tomber sans pour autant le mordre, rendent la fuite de la mère impraticable sur de longues distances. Des phases d'arrêt permettant une pause, même brève, sont donc indispensables. Un singe qui s'immobiliserait après une fuite bruyante serait aisément localisé par un éventuel prédateur à la fin de sa trajectoire... sauf si d'autres éléments attirent alors son attention. Le Colobe de Van Beneden détourne et "redirige" celle-ci sur les individus des autres espèces avec lesquelles il s'associe.

Ainsi l'immobilisme du Singe de Brazza pourrait donc être interprété comme la conservation du comportement de "freezing" primitif au sein d'un complexe d'autres éléments archaïques (cellule familiale, marquage olfactif, etc.), d'autant plus que la description de la reprise d'activité qui se fait

silencieusement et où l'animal se remet "en mouvement avec lenteur, étirant une patte puis l'autre à la manière d'un chat approchant sa souris" (GAUTIER-HIION et GAUTIER, 1978) fait penser à une levée d'inhibition.

A l'inverse, si l'immobilisme peut effectivement être maintenu sur de très longues périodes en cas d'alerte chez le Colobe de Van Beneden, cette attitude est couramment utilisée par lui en absence de tout facteur de "stress", aussi bien pendant les pauses brèves marquant les progressions que lors des arrêts de toute autre activité.

La discrétion reste cependant impérative en dehors des phases de fuite et à l'instar du Singe de Brazza, ce facteur tend à empêcher le développement d'un système de communication sonore et favorise corrélativement la conservation d'un système de communication olfactive. En revanche, la présence de nombreux individus au sein de la troupe plurispécifique n'est plus un facteur limitatif de la taille des bandes. Celle-ci peut donc s'accroître, sous réserve toutefois de ne pas représenter une proportion excessive du nombre total des membres de la troupe plurispécifique au sein de laquelle il se dissimule. Cela le conduit à rechercher les groupements les plus importants.

Si le Colobe de Van Beneden montre ainsi de très nombreux points de convergence avec le Singe de Brazza, d'autres font toutefois apparaître une certaine analogie avec le Talapoin, en particulier:

- la présence d'une peau sexuelle liée au cycle oestrien

- l'existence de bandes plus nombreuses,
- une structure sociale non familiale,
- des déplacements à terre moins fréquents,
- des déplacements non impérativement silencieux dans la végétation,
- l'augmentation de la fréquence des vocalisations avec celle de l'effectif de la troupe plurispécifique,
- l'absence de cri de ralliement du mâle-adulte,
- et la stratégie anti-prédateur constituant à détourner l'attention de ce dernier sur les autres membres de la troupe.

Bien que nos observations de bandes monospécifiques de Colobe de Van Beneden aient été rares, leurs caractéristiques sont intéressantes.

- Le milieu le plus fréquenté par le Colobe de Van Beneden est la forêt ripicole inondable. La vie en bandes monospécifiques est possible par la réduction du danger que présentent les deux principaux prédateurs, la Panthère et l'Homme dont la progression au sol est rendue plus difficile dans cet habitat. On y remarque de plus:

- un accroissement de l'effectif des bandes (14 membres pour la bande la plus nombreuse dénombrée par nous, jusqu'à 20 individus pour BOOTH , 1957),
- une cohésion interindividuelle nettement plus forte, du même type que celle observée lors des courtes phases de progression monospécifique sur le site CH de Taï.

L'on peut ainsi conclure que malgré d'importantes différences de régime alimentaire, le Colobe de Van Beneden est bien, au moins en partie, l'équivalent écologique d'une autre espèce vivant là où elle manque: le Singe de Brazza. N'ayant pas à affronter en plus la compétition du Talapoin, la niche

écologique du Colobe de Van Beneden peut être plus élargie, et évoque des possibilités d'adaptations plus grandes. Toutefois, si l'habitat du Colobe de Van Beneden s'étend à des zones plus dégradées (GALAT *et* GALAT-LUONG, 1982), le Singe de Brazza peut lui aussi s'adapter à des conditions plus sèches qui s'éloignent de celles de la forêt dense inondée, puisque nous avons observé une bande de cette espèce vivant dans un mince rideau d'arbres le long du Baba, ruisseau de la région de Bozo en République centrafricaine, dans une zone de savane à forêts galeries (cf GALAT, 1977, GALAT 1983). Les quatre singes du groupe y avaient conservé la structure familiale propre à l'espèce.

Une dernière remarque s'impose également ici. Elle concerne le Colobe d'Oustalet que nous avons observé dans le Sud-Ouest de la République Centrafricaine (GALAT-LUONG *et* GALAT 1979b). Là, en absence du Talapoin, ce singe est inféodé à la forêt inondée et se distingue de ses congénères par quelques particularités le rapprochant du Colobe de Van Beneden. Ce Colobe bai n'est pas bai, mais d'une coloration brun-jaune, terne et sans contraste plus difficile à percevoir. Les effectifs des bandes dénombrées sont réduits (moyenne 11,5) et les animaux fréquentent souvent les strates basses de la végétation, allant jusqu'à rechercher leur nourriture dans la rivière et à s'éloigner de la rive en pataugeant dans l'eau et la vase. Dans cette région, il colonise donc, avec le Singe de Brazza, et au moins partiellement, le milieu fréquenté par le Talapoin.

## CONCLUSION.

Au début de ce travail, nous nous demandions comment trois espèces de Colobes vivant au même endroit se partageaient l'espace, le temps et l'énergie disponibles. Nos résultats font apparaître que toutes les dimensions étudiées concourent à la séparation des niches écologiques des trois espèces. Toutefois, à l'intérieur de ces dimensions, certains paramètres sont plus importants que d'autres ou ne discriminent que deux des trois espèces. Mais, même lorsqu'elles sont statistiquement significatives, les différences mises en évidence se montrent généralement faibles et rappellent le fort lien phylogénétique qui unit ces espèces.

Le Colobe bai se distingue des deux autres Colobes par ses effectifs nombreux, sa structure multimâle, ses grands domaines vitaux et une préférence marquée pour les émergents. Il consacre plus de temps que les autres espèces à son alimentation, ne présente pas de comportements territoriaux et, en absence de comportements anti-prédateurs efficaces, est une proie facile pour l'Homme et le premier à disparaître à son contact.

Les deux autres espèces présentent un certain nombre de caractères communs: petites bandes, structure unimâle, domaines vitaux réduits et préférence pour les strates plus basses.



COLOBE DE VAN BENEDEN DANS LE SOUS BOIS DU PARC NATIONAL DE TAI, COTE D'IVOIRE (A. GALAT-LUONG, 1982).

Bien qu'occasionnelle, la présence de plus d'un mâle au sein d'une même bande de Colobes Magistrats implique une tendance à une structure sociale intermédiaire entre celle du Colobe de Van Beneden et du Colobe bai, l' "age graded male unit" d'EISENBERG, MUCKENHIRN et RUDRAN (1972). Le Colobe Magistrat est le seul singe à Taï à consacrer plus de la moitié du temps au repos et il se démarque nettement des autres Colobes par une frugivorie très importante (plus forte même que chez le Serge Vert!). Il est moins dépendant des émergents et préfère se déplacer sur les branches maîtresses aux dépens des plus fines. Ces derniers caractères le prédisposent à coloniser des régions plus ouvertes, zones préforestières et forêts galeries. Toutefois, sa grande taille et l'absence de comportements anti-prédateurs efficaces ne lui permettent de survivre dans de tels milieux que dans les zones protégées comme les Réserves ou Parcs Nationaux.

C'est surtout l'originalité du Colobe de Van Beneden, que nos recherches mettent en évidence. Le plus petit des Colobes africains est également le seul Simien à porter ses petits avec la bouche (voir 5.2), caractère que l'on ne retrouve que chez les Prosimiens. Il se distingue des autres Colobes par son aptitude à se déplacer au sol et par un taux de présence important dans la strate inférieure dans laquelle il trouve les supports de petite taille (types III et IV) qu'il préfère. Presque la moitié de son temps est consacrée aux déplacements, soit deux fois plus que les autres Colobes, ce qui lui <sup>donne</sup> un caractère actif semblable aux Cercopithèques pour lesquels il montre une forte attirance. Sa tendance spécifique à l'association est d'ailleurs la plus marquée de tous les Cercopithécidés du Parc National de Taï. C'est toutefois la remarquable efficacité de l'ensemble de ses comportements anti-prédateurs qui constitue son caractère le plus frappant. Comportements cryptiques et "mimétisme" des

autres espèces donnent à son genre de vie un aspect que nous pourrions qualifier de spectaculaire s'il n'avait au contraire pour effet de rendre cette espèce invisible.

Si les grands traits séparant les niches écologiques des trois Colobes du Parc National de Taï se sont quantitativement dégagés à l'issue de ce travail, d'autres questions viennent toutefois à l'esprit. L'une d'entre elles concerne une autre singularité du Colobe de Van Beneden. Pourquoi cette espèce reste-t-elle identique à elle-même sur l'ensemble de son aire de répartition, alors qu'aussi bien Colobes bairds que Colobes noirs et blancs varient beaucoup et ont tendance à former des sous-espèces, voire des espèces dès la première barrière géographique, telles que fleuves et vastes zones découvertes? Ce Colobe aurait-il (ou aurait-il eu jusqu'à une époque récente) des aptitudes encore plus prononcées à la vie dans des milieux ouverts, ainsi que nos observations dans la zone préforestière de M'bahia-kro nous le font penser? Cette disposition à la vie dans des habitats moins fermés et à survivre en zones anthropisées lui permettrait-il de vivre dans des conditions qui se rapprocheraient de celles des espèces de milieux ouverts? Milieux dans lesquels beaucoup d'écologistes, à la suite de MAC ARTHUR (1972), pensent que relativement moins de niches écologiques sont disponibles tout en étant plus larges, avec en corollaire une relative inertie de spéciation illustrée chez le Singe Vert par LUCOTTE GAUTREAU, GALAT et GALAT-LUONG (1982) et GALAT (1983).

C'est dans cette optique que nous commençons actuellement un travail où nous chercherons à montrer à quel point

les prédispositions mises en évidence chez le Colobe de Van Beneden lui permettent de coloniser des habitats dégradés, forêts secondaires, zones préforestières et forêts galeries, en essayant d'une part de déterminer la limite Nord de son aire de répartition, et d'autre part de dégager d'éventuelles modifications liées à l'absence de l'un ou l'autre des deux autres Colobes, en particulier dans la région Nord-Est de la Côte d'Ivoire. Une première enquête effectuée dans la région de M'Bahiakro (GALAT et GALT-LUONG 1982, LHUILLIER et al 1982) a clairement montré que cette espèce était capable de coloniser des milieux secondaires et dégradés, au contraire du Colobe bai qui disparaît dès que les forestiers exploitent les émergents.

## RESUME

Rares sont les études à long terme portant sur une communauté de Primates forestiers. La principale, effectuée à Makokou au Gabon par A. et J.P. GAUTIER concerne essentiellement les Cercopithécinés. D'autres poursuivies en Ouganda et en Tanzanie (STRUHSAKER 1975; CLUTTON-BROCK 1972, 1973 ; OATES , 1979 ; MARSH, 1979) ne concernent dans chaque cas que deux espèces de Colobes; de plus, les observations ont souvent été effectuées par des observateurs différents sur des sites également différents, alors que des variations de 16 à 80% de la mesure d'une même variable d'une même bande de Singes Hurleurs à Panama ont été relevées dans de semblables circonstances (JOLLY 1972).

Le présent travail est la première étude d'une communauté de Primates où trois espèces de Colobes coexistent avec trois Cercopithèques et un Cercocèbe. Il a été effectué de 1976 à 1982 en un seul site du Parc National de Taï, en Côte d'Ivoire, et élimine de ce fait le risque de biais imputable à des différences de méthodes et / ou d'observateurs.

Les mesures portent essentiellement sur une bande de Colobes bairdii, Colobus badius badius (KERR, 1972), deux bandes

de Colobes noirs et blancs ou Magistrats, Colobus polykomos polykomos (ZIMMERMANN, 1780) et deux bandes de Colobes de Van Beneden ou Colobes vrais, Colobus verus (VAN BENEDEN, 1838) . Des observations qualitatives complémentaires ont également été faites sur Colobus polykomos dolmani et C.p.vellerosus dans d'autres régions de la Côte d'Ivoire, sur Colobus badius temmincki au Sénégal en 1975 et en 1976, sur Colobus pennanti oustaleti et Colobus guereza en Centrafrique en 1971, 1972 et 1977.

Ce travail cherche à délimiter les niches écologiques des trois Colobes en montrant comment ils se partagent l'espace, le temps et les ressources énergétiques disponibles. Après présentation des effectifs des bandes et de leur structure sociale, reflets de la démographie des espèces, les dimensions des niches écologiques des trois espèces sont décrites par la mesure :

- de la surface des domaines vitaux, image de la répartition horizontale des groupes dans l'espace;

- de l'arboricolisme, exprimé d'une part en termes d'occupation relative de différentes strates arborées ou classes de hauteurs et, d'autre part, en termes d'utilisation de divers types de branches servant de supports de locomotion, ces deux paramètres rendant compte de la distribution verticale des individus dans la végétation;

- de l'utilisation spatio-temporelle de l'énergie disponible , en termes de "gestion" des activités dans le cadre d'un budget-temps, cette variable, ainsi que celles traduisant l'arboricolisme étant également décrites dans leur évolution temporelle au cours de la journée;

- et du régime alimentaire, expression d'un des aspects fondamentaux de l'exploitation de l'habitat.

Sont ensuite analysés:

- les relations intergroupes et interbandes, manifestées par diverses formes de comportements territoriaux;

- les rôles sociaux, traduits par les valeurs que prennent les variables précédentes pour chaque classe d'âge et de sexe, mettant différents niveaux d'organisation sociale en évidence;

- les relations interspécifiques, qu'elles soient de compétition ou de type proie-prédateur ainsi que les relations avec les autres espèces de Primates qui peuvent, comme au sein des associations plurispécifiques, faire apparaître la présence d'une organisation sociale supraspécifique .

Les résultats révèlent que les dimensions étudiées participent toutes à la séparation des niches écologiques des trois espèces. Bien que généralement très significatives, les différences relevées ne sont généralement pas extrêmement contrastées. De plus au sein d'une même dimension, les variables ne présentent pas toutes des différences, ou ne discriminent que deux des trois espèces, soulignant ainsi la présence du fort lien phylogénétique qui unit ces trois espèces d'un même genre.

Les résultats permettent également de dégager les traits les plus distinctifs de chacune des trois espèces:

Le Colobe bai apparaît comme un singe vivant en bandes nombreuses de structure multimâle se déplaçant sur un domaine vital plus grand que celui des deux autres espèces et présentant une préférence marquée pour les arbres émergents de la forêt. Il consacre plus de temps à l'alimentation que les autres espèces et, en absence de comportements anti-prédateurs efficaces, est la première espèce de tous les Cercopithécidés forestiers à disparaître au contact de l'Homme.

Le Colobe Magistrat se démarque nettement par une frugivorie très importante. Il préfère vivre sur les branches maîtresses d'arbres dénudés et est le seul à consacrer plus de la moitié de son temps au repos.

Mais la présente étude permet surtout de présenter pour la première fois des données quantitatives sur l'écologie et le comportement du Colobe de Van Beneden, espèce dont la biologie était jusqu'alors quasi-inconnue. Le plus petit des Colobes africains, le seul Simien à porter ses petits avec sa gueule ou autour du cou montre son originalité dans bien des domaines. Capable de se déplacer au sol, notamment pour fuir, il préfère les petites branches de la strate inférieure de la végétation. A l'encontre des autres Colobes, il se déplace autant que les Cercopithèques pour lesquels il montre une attirance marquée. Cette espèce est d'ailleurs, de tous les Simiens du Parc National de Taï, celle qui présente la plus forte tendance à l'association plurispécifique. Sa plus grande originalité reste cependant un complexe de comportements cryptiques et mimétiques des autres espèces avec lesquelles il s'associe et qui

rendent sa stratégie de défense contre les prédateurs remarquablement efficace. Son invisibilité a conduit l'Homme, tant dans la littérature primatologique que dans les divers récits de chasseurs locaux, à lui faire une réputation de rareté démentie en fait par le présent travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (P.) -1948- La Casamance.  
L'Agronomie Tropicale Vol. 3, n° 1-7, pp. 25-52.
- BLONDEL (J.), BOURLIERE (F.) -1979- La niche écologique, mythe ou réalité. La Terre et la Vie, n° 33, pp. 345-374.
- BOOTH (A.H.) -1956 a - The Cercopithecidae of the Gold and Ivory Coast: Geographie and Systematic Observations.  
Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. 12, n° 9, pp. 476-480.
- BOOTH (A.H.) -1956- The distribution of Primates in the Gold Coast.  
J. W. Afr. Sci. Ass., n° 2, pp. 122-133.
- CLUTTON-BROCK (T.H.) -1972- Feeding and ranging behaviour of the Red Colobus Monkeys.  
 Ph. D. Thesis, Cambridge University Cambridge 201 p.
- CLUTTON-BROCK (T.H.) -1973- Feeding levels and feeding sites of Red Colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park. Folia Primatologica, n° 19, pp. 368-379.
- CLUTTON-BROCK (T.H.) -1974- Primate social organization and ecology.  
Nature, Vol. 250, n° 5467, pp. 319-342.
- DORST (J.) & DANDELLOT (P.) -1970- A field guide to the larger mammals of Africa. Collins Ed. St James Place, London.
- ELDIN (M.) -1971- Le climat. *in* : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, pp. 77-108. ORSTOM Paris.
- EISENBERG (J.P.), MUCKENHIRN (N.A.) et RUDRAN (R.) -1972- The relation between ecology and social structure in primates.  
Sci. 176: 863-874.

- NISHIDA (T.) -1972- A note on the Ecology of the Red Colobus Monkeys (*Colobus badius tephrosceles*) living in the Mahali Moutains. Primates vol 13 n°1, pp. 57-64.
- OATES (J.F.) -1974- The ecology and behaviour of the black and white Colobus monkey (*Colobus guereza* RUPPEL) in East Africa. Ph.d. University of London.
- OATES (J.F.) -1977- The guereza and its food in : Primate ecology studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. Clutton brock ed. Academic Press, London, pp. 276-321.
- QURIS, (R.) -1975- Ecologie et organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le Nord-Est du Gabon. La Terre et la Vie, 29, pp. 337-398.
- RAUNKIAER (C.) -1905- Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt. K. Danske Vidensk. Selsk. Forkandlig., vol. 5, pp. 347-437.
- RICHARDS (P.W.) -1964- The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press, 2e ed., XVIII + 450 p.
- SABATER PI (J.) -1970- Aportación a la ecologia de los Colobus polykomos satanas, WATERHOUSE 1838, de Rio Muni (Republica de Guinea Ecuatorial). Publ. Inst. Biol. Aplic., Barcelona n°48, pp. 17-32.
- SCHENKEL (R.), SCHENKEL-HULLIGER (L.) -1967- On the Sociology of free ranging Colobus (*Colobus guereza caudatus* THOMAS 1855). in Progress in Primatology. Starck, Schneider et Kuhn Eds. Stuttgart: Fisher Verlag pp. 185-194.
- STRUHSAKER (T.T.) -1969- Correlates of ecology and social organization among African Cercopithecines. Folia primatol. vol 11, pp. 80-118.
- STRUHSAKER (T.T.) -1975- The Red Colobus Monkey. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- STRUHSAKER (T.T.) -1978- Food habits of five monkeys species in the Kibale forest, Uganda in: Recent advances in Primatology, vol I, Behaviour, Chivers, Herbert eds. Academic Press London, New York, pp. 225-248.
- STRUHSAKER (T.T.), OATES (J.F.) -1975- Comparison of the behaviour and ecology of red Colobus and black and white Colobus monkeys in Uganda: a summary. in: Socio ecology and psychology of primates. Tuttlés ed. Morton the Hague, pp. 103-123.
- ULLRICH (W.) -1961- Zur Biologie und Soziologie der Colobus affen (*Colobus guereza caudatus* THOMAS, 1885). Zool. Garten (NF) vol 25, pp. 305-368.

- HADDOW (A.J.) -1952- Field and laboratory studies on a African monkey, *C. ascanius schmidti* Matschic. Proc. Zool. Soc. Lond. 122, pp. 297-394.
- JOLLY (A.) -1972- The evolution of Primate behavior. London Mac Millan, 377p.
- JOUVENTIN (P.) -1975- Les rôles des colorations du Mandrill. Z. Tierpsychol. vol 39, pp. 455-462.
- KINGDON (J.S.) -1971- East African Mammals. An atlas of evolution in Africa. London, New York: Academic Press.
- KINGSTON (T.J.) -1971- Notes on the Black and White Colobus monkey in Kenya. East afr. Wildl. J. vol 9, pp. 172-175.
- LHUILIER (M.) et al. -1982- Rural epidemia of Yellow Fever in Ivory Coast. IPCI, Adiopodoumé, 3p., multigr., 2 fig. Arthropod Borne Viruses Information Exchange, n° 43, Chappel. C.D.C. Atlanta.
- LUCOTTE (G.), GAUTREAU (C.), GALAT (G.), GALAT-LUONG (A.) -1982- Polymorphisme électrophorétique des différentes sous-espèces de *Cercopithecus aethiops*. Folia Primatologica 38, pp. 183-195, 3 tabl., 4 fig.
- MAC ARTHUR (R.H.) -1972- Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper et Row.
- MAC KEY (D.), WATERMAN (P.G.) -1982- Ranging Behaviour of a group of Black Colobus (*Colobus satanas*) in the Douala-Edea Reserve, Cameroun. Folia Primatol. vol 39, pp. 264-304
- MANGENOT (G.) -1955- Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. Études éburnéennes, I.F.A.N., vol. 4, pp. 5-61.
- MARLER (P.) -1968- Aggregation and dispersal: two functions in Primate communication. in *Primates Studies in adaptation and variability*. P. Jay ed. Holt, Rinehart et Winston.
- MARLER (P.) -1969- Colobus guereza: territoriality and group composition. Science n° 163, pp. 93-95.
- MARSH (C.W.) -1981a- Time Budget of Tana River Red Colobus. Folia primatol. vol 35 n°1, pp. 30-50.
- MARSH (C.W.) -1981b- Diet choice among Red Colobus (*Colobus badius rufomitratu*s) on the Tana River, Kenya. Folia primatol. vol 35 n°2-3 pp. 147-178.
- MONTENY (B.) -1982- Données climatiques recueillies à la Station d'Ecologie Tropicale de Taï. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, 11 p., multigr.

- GAUTIER-HION (A.) -1972- Etude écologique et comportementale du Talapoin. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. de Rennes.
- GAUTIER-HION (A.) -1973- Social and ecological features of Talapcin monkey. Comparisons with sympatric cercopithecines. *Comparative Ecology and Behaviour of Primates*, R.P. Michael & J.H. Crook Eds. Academic Press London, New York, pp. 147-171.
- GAUTIER-HION (A.) -1978- Food niches and coexistence in sympatric primates in Gabon. *Recent advances in Primatology* Chivers and Herbert eds. Academic Press, 269-286.
- GAUTIER-HION (A.) -1980- Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *J. Anim. Ecol.* 49, pp. 237-269.
- GAUTIER-HION (A.) -1983- Leaf consumption in a West African forest : the case of the monkeys. *Afr. J. Ecol.* (à paraître)
- GAUTIER-HION (A.) et GAUTIER (J.P.) -1971- La nage chez les Cercopithèques arboricoles du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25, pp. 67-75.
- GAUTIER-HION (A.), GAUTIER (J.P.) -1974- Les associations polyspécifiques de Cercopithèques du plateau de M'Passa (Gabon). *Terre et Vie*, vol. XXII, n° 2-3, pp. 134-177.
- GAUTIER-HION (A.), GAUTIER (J.P.) -1978 a - Le singe de Brazza : une stratégie originale. *Zeitschrift für Tierps.* n° 46, pp. 84-104.
- GAUTIER-HION (A.), GAUTIER (J.P.) -1978 b - Le singe de Brazza et le talapoin : deux stratégies dans le même milieu. *Bull. SFECA*, 2, pp. 37-48.
- GAUTIER-HION (A.), GAUTIER (J.P.) -1979- Niche écologique et diversité des espèces sympatriques dans le genre *Cercopithecus*. *La Terre et la Vie*, 33, pp. 394-507.
- GROVES (C.) -1973- Notes on the Ecology and Behaviour of the Angola Colobus (*Colobus angolensis* P.L. SCLATER 1860) in N.E. Tanzania. *Folia Primat.* vol 20 n°1, pp. 12-26.
- GUILLAUMET (J.L.) -1967- Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoire n° 20, ORSTOM, Paris, 247p.
- GUILLAUMET (J.L.), ADJANOHOON (E.) -1971- La végétation de la Côte d'Ivoire *in* : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. ORSTOM, Paris, pp. 157-263.

- 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. I.U.E.T., Abidjan, 19 p., multigr., 11 tabl., 3 fig.
- GALAT-LUONG (A.), GALAT (G.) -1978- Abondances relatives et associations plurispécifiques des primates diurnes du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. Centre ORSTOM d'Adiopodoun Abidjan, 39 p., multigr.
- GALAT-LUONG (A.), GALAT (G.) -1979 b - Quelques observations sur l'écologie de *Colobus pennanti oustaleti* en Empire Centrafricain. Mammalia, Vol. 43, n° 3, pp. 309-312.
- GATINOT (B.) -1975- Ecologie d'un Colobe bai (*Colobus badius temmincki*, Kuhl 1820) dans un milieu marginal au Sénégal. Thèse de 3ème cycle. Université de Paris VI, 200 p.
- GAUTIER (J.P.), GAUTIER-HION (A.) -1969- Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. La Terre et la Vie, vol. 11, pp. 164-201.
- GAUTIER (J.P.) et GAUTIER-HION (A.) -1978- Le Singe de Brazza et le Talapoin. Deux stratégies dans un même milieu. Bull. SFECA n°2, pp. 35-48.
- GAUTIER (J.P.), GAUTIER-HION (A.) - 1983 - Comportement vocal des mâles adultes et organisation supraspécifique dans les troupes polyspécifiques de Cercopithèques. Folia Primatologica
- GAUTIER-HION (A.) -1966- L'écologie et l'éthologie du Talapoin *Miopithecus talapoin*. Biologica Gabonica, n° 4, pp. 311-29.
- GAUTIER-HION (A.) -1968- Etude du cycle annuel de reproduction du talapoin *Miopithecus talapoin* vivant dans son milieu naturel. Biol. Gabonica, vol. 4, n° 2, pp. 163-173.
- GAUTIER-HION (A.) -1970- L'organisation sociale d'une bande de Talapoin, (*Miopithecus talapoin*) dans le N.E. du Gabon. Folia primat., n° 12, pp. 116-141.
- GAUTIER-HION (A.) -1971 a - Répertoire comportemental du talapoin (*Miopithecus talapoin*). Biol. Gabonica, vol. VII, n° 3, pp. 295-391.
- GAUTIER-HION (A.) -1971 b - L'écologie du talapoin du Gabon. La Terre et la Vie, vol. 25, pp. 427-490.

- GALAT (G.) -1977 b - Enquête sur les mammifères de Lobaye. Recensement et densités des primates et observations sur l'écologie de *Colobus pennanti oustaleti*. Empire Centrafricain. Mai 1977. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 19 p., multigr.
- GALAT (G.) -1978 a - Données écologiques sur les singes de la région de Bozo. Rapport de mission à Bozo. E.C.A. Mars-Avril 1977. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 48 p., multigr., 3 fig., 40 tabl.
- 
- GALAT (G.) -1978 c - Comparaison de l'abondance relative et des associations plurispécifiques des primates diurnes de deux zones du Parc National de Taï (Côte d'Ivoire). Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 38 p., multigr.
- 
- GALAT (G.) -1979- Effectifs et structure des bandes de primates diurnes du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. Communication au Symposium sur la Biologie des Cercopithèques, Oxford 24 novembre 1978. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 19 p., multigr., 2 fig. 6 tabl.
- 
- GALAT (G.) -1983- Socio-écologie du Singe Vert (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) en référence de quatre Cercopithécinés forestiers sympatriques (*Cercocebus atys*, *Cercopithecus campbelli*, *C.diana* et *C.petaurista*) d'Afrique de l'Ouest. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI, ORSTOM Multigr, 449p.
- 
- GALAT (G.), GALAT-LUONG (A.) -1977- Démographie et régime alimentaire d'une troupe de *Cercopithecus aethiops sabaeus* en habitat marginal au Nord Sénégal. La Terre et la Vie, vol. 31, n° 4, pp. 557-578.
- 
- GALAT (G.), GALAT-LUONG (A.) -1982- Rapport préliminaire de mission en zone d'émergence de Fièvre Jaune, M'Bahiakro, Juin 1982. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, Abidjan, 12 p., multigr., 2 tabl.
- 
- GALAT-LUONG (A.) -1975- Notes préliminaires sur l'écologie de *Cercopithecus ascanius schmidtii* dans les environs de Bangui (R.C.A.). La Terre et la Vie, vol. XXIX, pp. 288-29
- 
- GALAT-LUONG (A.) -1978- Interspecific interactions amongst diurnal primates in Taï Forest, Ivory Coast. Interactions interspecifics chez les primates diurnes du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. Communication au Symposium sur la Biologie des Cercopithèques d'Oxford, 24 novembre 1978, 19 p., 10 tabl., 1 fig.

ANNEXES

TABLEAU A I  
COLOBUS BADIUS

STRATES N=1903  
ENSEMBLE POPULATION

POURCENTAGES HORAIRES				
H	SOL	INF	CAN	EME
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
PM	0	0	0	0
T	0.1	0.2	50.1	41.0

TABLEAU A II  
COLOBUS BADIUS

STRATES N=419  
JEUNES

POURCENTAGES HORAIRES				
H	SOL	INF	CAN	EME
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
PM	0	0	0	0
T	0	0.6	57.2	0

TABLEAU A III  
COLOBUS BADIUS

STRATES N=959  
ADULTES

POURCENTAGES HORAIRES				
H	SOL	INF	CAN	EME
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
PM	0	0	0	0
T	0	4.7	41	54.2

TABLEAU A IV  
COLOBUS BADIUS

STRATES N=99  
MALES ADULTES

POURCENTAGES HORAIRES				
H	SOL	INF	CAN	EME
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
PM	0	0	0	0
T	0	0.8	41.6	54.6

TABLEAU A V  
COLOBUS BADIUS

STRATES N=331  
FEMELLES ADULTES

POURCENTAGES HORAIRES				
H	SOL	INF	CAN	EME
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
PM	0	0	0	0
T	0	0.7	53	44.3

TABLEAU A VI  
 COLOBUS BADIUS  
 SUPPORTS N=1854  
 ENSEMBLE POPULATION

H	POURCENTAGES HORAIRES			
	I	II	III	IV
0	0	0	0	0
1	0	0	0	0
2	0	0	0	0
3	0	0	0	0
4	0	0	0	0
5	0	0	0	0
6	0	0	0	0
7	0	0	0	0
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
20	0	0	0	0
21	0	0	0	0
22	0	0	0	0
23	0	0	0	0
24	0	0	0	0
25	0	0	0	0
26	0	0	0	0
27	0	0	0	0
28	0	0	0	0
29	0	0	0	0
30	0	0	0	0
31	0	0	0	0
32	0	0	0	0
33	0	0	0	0
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
37	0	0	0	0
38	0	0	0	0
39	0	0	0	0
40	0	0	0	0
41	0	0	0	0
42	0	0	0	0
43	0	0	0	0
44	0	0	0	0
45	0	0	0	0
46	0	0	0	0
47	0	0	0	0
48	0	0	0	0
49	0	0	0	0
50	0	0	0	0
51	0	0	0	0
52	0	0	0	0
53	0	0	0	0
54	0	0	0	0
55	0	0	0	0
56	0	0	0	0
57	0	0	0	0
58	0	0	0	0
59	0	0	0	0
60	0	0	0	0
61	0	0	0	0
62	0	0	0	0
63	0	0	0	0
64	0	0	0	0
65	0	0	0	0
66	0	0	0	0
67	0	0	0	0
68	0	0	0	0
69	0	0	0	0
70	0	0	0	0
71	0	0	0	0
72	0	0	0	0
73	0	0	0	0
74	0	0	0	0
75	0	0	0	0
76	0	0	0	0
77	0	0	0	0
78	0	0	0	0
79	0	0	0	0
80	0	0	0	0
81	0	0	0	0
82	0	0	0	0
83	0	0	0	0
84	0	0	0	0
85	0	0	0	0
86	0	0	0	0
87	0	0	0	0
88	0	0	0	0
89	0	0	0	0
90	0	0	0	0
91	0	0	0	0
92	0	0	0	0
93	0	0	0	0
94	0	0	0	0
95	0	0	0	0
96	0	0	0	0
97	0	0	0	0
98	0	0	0	0
99	0	0	0	0
100	0	0	0	0

TABLEAU A VII  
 COLOBUS BADIUS  
 SUPPORTS JEUNES N=418

H	POURCENTAGES HORAIRES			
	I	II	III	IV
0	0	0	0	0
1	0	0	0	0
2	0	0	0	0
3	0	0	0	0
4	0	0	0	0
5	0	0	0	0
6	0	0	0	0
7	0	0	0	0
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
20	0	0	0	0
21	0	0	0	0
22	0	0	0	0
23	0	0	0	0
24	0	0	0	0
25	0	0	0	0
26	0	0	0	0
27	0	0	0	0
28	0	0	0	0
29	0	0	0	0
30	0	0	0	0
31	0	0	0	0
32	0	0	0	0
33	0	0	0	0
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
37	0	0	0	0
38	0	0	0	0
39	0	0	0	0
40	0	0	0	0
41	0	0	0	0
42	0	0	0	0
43	0	0	0	0
44	0	0	0	0
45	0	0	0	0
46	0	0	0	0
47	0	0	0	0
48	0	0	0	0
49	0	0	0	0
50	0	0	0	0
51	0	0	0	0
52	0	0	0	0
53	0	0	0	0
54	0	0	0	0
55	0	0	0	0
56	0	0	0	0
57	0	0	0	0
58	0	0	0	0
59	0	0	0	0
60	0	0	0	0
61	0	0	0	0
62	0	0	0	0
63	0	0	0	0
64	0	0	0	0
65	0	0	0	0
66	0	0	0	0
67	0	0	0	0
68	0	0	0	0
69	0	0	0	0
70	0	0	0	0
71	0	0	0	0
72	0	0	0	0
73	0	0	0	0
74	0	0	0	0
75	0	0	0	0
76	0	0	0	0
77	0	0	0	0
78	0	0	0	0
79	0	0	0	0
80	0	0	0	0
81	0	0	0	0
82	0	0	0	0
83	0	0	0	0
84	0	0	0	0
85	0	0	0	0
86	0	0	0	0
87	0	0	0	0
88	0	0	0	0
89	0	0	0	0
90	0	0	0	0
91	0	0	0	0
92	0	0	0	0
93	0	0	0	0
94	0	0	0	0
95	0	0	0	0
96	0	0	0	0
97	0	0	0	0
98	0	0	0	0
99	0	0	0	0
100	0	0	0	0

TABLEAU A VIII  
 COLOBUS BADIUS  
 SUPPORTS ADULTES N=947

H	POURCENTAGES HORAIRES			
	I	II	III	IV
0	0	0	0	0
1	0	0	0	0
2	0	0	0	0
3	0	0	0	0
4	0	0	0	0
5	0	0	0	0
6	0	0	0	0
7	0	0	0	0
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0	0	0	0
13	0	0	0	0
14	0	0	0	0
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
20	0	0	0	0
21	0	0	0	0
22	0	0	0	0
23	0	0	0	0
24	0	0	0	0
25	0	0	0	0
26	0	0	0	0
27	0	0	0	0
28	0	0	0	0
29	0	0	0	0
30	0	0	0	0
31	0	0	0	0
32	0	0	0	0
33	0	0	0	0
34	0	0	0	0
35	0	0	0	0
36	0	0	0	0
37	0	0	0	0
38	0	0	0	0
39	0	0	0	0
40	0	0	0	0
41	0	0	0	0
42	0	0	0	0
43	0	0	0	0
44	0	0	0	0
45	0	0	0	0
46	0	0	0	0
47	0	0	0	0
48	0	0	0	0
49	0	0	0	0
50	0	0	0	0
51	0	0	0	0
52	0	0	0	0
53	0	0	0	0
54	0	0	0	0
55	0	0	0	0
56	0	0	0	0
57	0	0	0	0
58	0	0	0	0
59	0	0	0	0
60	0	0	0	0
61	0	0	0	0
62	0	0	0	0
63	0	0	0	0
64	0	0	0	0
65	0	0	0	0
66	0	0	0	0
67	0	0	0	0
68	0	0	0	0
69	0	0	0	0
70	0	0	0	0
71	0	0	0	0
72	0	0	0	



TABLEAU A XVI  
COLOBUS POLYKOMOS

STRATES ENSEMBLE POPULATION N=2242

I	POURCENTAGES				
	SOL	INF	CAN	EME	
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0
43	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0
46	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0
56	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0
62	0	0	0	0	0
63	0	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0
65	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0
75	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0
77	0	0	0	0	0
78	0	0	0	0	0
79	0	0	0	0	0
80	0	0	0	0	0
81	0	0	0	0	0
82	0	0	0	0	0
83	0	0	0	0	0
84	0	0	0	0	0
85	0	0	0	0	0
86	0	0	0	0	0
87	0	0	0	0	0
88	0	0	0	0	0
89	0	0	0	0	0
90	0	0	0	0	0
91	0	0	0	0	0
92	0	0	0	0	0
93	0	0	0	0	0
94	0	0	0	0	0
95	0	0	0	0	0
96	0	0	0	0	0
97	0	0	0	0	0
98	0	0	0	0	0
99	0	0	0	0	0
100	0	0	0	0	0

TABLEAU A XVII  
COLOBUS POLYKOMOS

STRATES USURES N=426

I	POURCENTAGES				
	SOL	INF	CAN	EME	
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0
43	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0
46	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0
56	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0
62	0	0	0	0	0
63	0	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0
65	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0
75	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0
77	0	0	0	0	0
78	0	0	0	0	0
79	0	0	0	0	0
80	0	0	0	0	0
81	0	0	0	0	0
82	0	0	0	0	0
83	0	0	0	0	0
84	0	0	0	0	0
85	0	0	0	0	0
86	0	0	0	0	0
87	0	0	0	0	0
88	0	0	0	0	0
89	0	0	0	0	0
90	0	0	0	0	0
91	0	0	0	0	0
92	0	0	0	0	0
93	0	0	0	0	0
94	0	0	0	0	0
95	0	0	0	0	0
96	0	0	0	0	0
97	0	0	0	0	0
98	0	0	0	0	0
99	0	0	0	0	0
100	0	0	0	0	0

TABLEAU A XVIII  
COLOBUS POLYKOMOS

STRATES ADULTES N=1086

I	POURCENTAGES				
	SOL	INF	CAN	EME	
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0
35					



TABLEAU A XXVI

COLOBUS POLYKOMOS

BUDGET TEMPS N=2203  
ENSEMBLE POPULATION

PROCENTES	ALH	REP	LOC	SOC
10.0	15.0	10.0	20.0	15.0

TABLEAU A XXVII

COLOBUS POLYKOMOS

BUDGET TEMPS N=428  
JEUNES

PROCENTES	ALH	REP	LOC	SOC
10.0	15.0	10.0	20.0	15.0

TABLEAU A XXIX

COLOBUS POLYKOMOS

BUDGET TEMPS N=142  
MALES ADULTES

PROCENTES	ALH	REP	LOC	SOC
10.0	15.0	10.0	20.0	15.0

TABLEAU A XXVIII

COLOBUS POLYKOMOS

BUDGET TEMPS N=1105  
FEMELLES

PROCENTES	ALH	REP	LOC	SOC
10.0	15.0	10.0	20.0	15.0

TABLEAU A XXX

COLOBUS POLYKOMOS

BUDGET TEMPS N=199  
FEMELLES ADULTES

PROCENTES	ALH	REP	LOC	SOC
10.0	15.0	10.0	20.0	15.0

TABLEAU A XXXI  
COLOBUS VERUS

STRATES N=397  
ENSEMBLE POPULATION

H	POURCENTAGES			
	SOL	INF	CAN	EME
105	0	0	100	0
106	0	0	56.7	0
107	0	0	77.0	0
108	0	0	77.0	0
109	0	0	11.1	0
110	0	0	11.1	0
111	0	0	11.1	0
112	0	0	11.1	0
113	0	0	11.1	0
114	0	0	11.1	0
115	0	0	11.1	0
116	0	0	11.1	0
117	0	0	11.1	0
118	0	0	11.1	0
119	0	0	11.1	0
120	0	0	11.1	0
PM	2	20.1	59.7	15.2

TABLEAU A XXXII  
COLOBUS VERUS

STRATES N=76  
JEUNES

H	POURCENTAGES			
	SOL	INF	CAN	EME
105	0	0	0	0
106	0	0	0	0
107	0	0	0	0
108	0	0	0	0
109	0	0	0	0
110	0	0	0	0
111	0	0	0	0
112	0	0	0	0
113	0	0	0	0
114	0	0	0	0
115	0	0	0	0
116	0	0	0	0
117	0	0	0	0
118	0	0	0	0
119	0	0	0	0
120	0	0	0	0
PM	2.6	9.5	37.0	20.7

TABLEAU A XXXIV  
COLOBUS VERUS

STRATES N=16  
MALES ADULTES

H	POURCENTAGES			
	SOL	INF	CAN	EME
105	0	0	0	0
106	0	0	0	0
107	0	0	0	0
108	0	0	0	0
109	0	0	0	0
110	0	0	0	0
111	0	0	0	0
112	0	0	0	0
113	0	0	0	0
114	0	0	0	0
115	0	0	0	0
116	0	0	0	0
117	0	0	0	0
118	0	0	0	0
119	0	0	0	0
120	0	0	0	0
PM	0	4.8	43.8	46.4

TABLEAU A XXXIII  
COLOBUS VERUS

STRATES N=147  
ADULTES

H	POURCENTAGES			
	SOL	INF	CAN	EME
105	0	0	0	0
106	0	0	0	0
107	0	0	0	0
108	0	0	0	0
109	0	0	0	0
110	0	0	0	0
111	0	0	0	0
112	0	0	0	0
113	0	0	0	0
114	0	0	0	0
115	0	0	0	0
116	0	0	0	0
117	0	0	0	0
118	0	0	0	0
119	0	0	0	0
120	0	0	0	0
PM	1.3	19.2	61.9	17.6

TABLEAU A XXXV  
COLOBUS VERUS

STRATES N=41  
FEMELLES ADULTES

H	POURCENTAGES			
	SOL	INF	CAN	EME
105	0	0	0	0
106	0	0	0	0
107	0	0	0	0
108	0	0	0	0
109	0	0	0	0
110	0	0	0	0
111	0	0	0	0
112	0	0	0	0
113	0	0	0	0
114	0	0	0	0
115	0	0	0	0
116	0	0	0	0
117	0	0	0	0
118	0	0	0	0
119	0	0	0	0
120	0	0	0	0
PM	1.7	27.3	53.2	12.9

TABLEAU A XXXVI

COLOBUS VERUS

SUPPORTS N=376  
ENSEMBLE POPULATION

POURCENTAGES HORAIRES				
I	II	III	IV	
0.0	24.1	57.6	17.6	

TABLEAU A XXXVII

COLOBUS VERUS

SUPPORTS JEUNES N=72

POURCENTAGES HORAIRES				
I	II	III	IV	
0.0	0.0	10.0	90.0	

TABLEAU A IXL

COLOBUS VERUS

SUPPORTS MALES ADULTES N=16

POURCENTAGES HORAIRES				
I	II	III	IV	
0.0	6.3	6.4	14.3	

TABLEAU A XXXVIII

COLOBUS VERUS

SUPPORTS ADULTES N=143

POURCENTAGES HORAIRES				
I	II	III	IV	
0.0	0.0	1.0	99.0	

TABLEAU A XL

COLOBUS VERUS

SUPPORTS FEMELLES ADULTES N=40

POURCENTAGES HORAIRES				
I	II	III	IV	
0.0	0.0	1.0	99.0	



TABLEAU XLVI

LISTE DES ARBRES DETERMINES SUR PARCELLE TAI, CH, LAYONS

E2 et S2

N° Espèce

1	<i>Sterculia oblonga</i>	31	<i>Sacoglottis gobenensis</i>
2	<i>Khaya anthothea</i>	32	<i>Klainedoxa gabonensis</i>
3	<i>Diospyros sanza-minika</i>	33	<i>Lophira alata</i>
4	<i>Uapaca esculenta</i>	34	<i>Pentadesma butyracea</i>
5	<i>Santaloides afzelii</i>	35	<i>Tarrietia utilis</i>
6	<i>Diospyros sanza-minika</i>	36	<i>Cacarium schweinfurthii</i>
7	<i>Hanclea diderriehii</i>	37	<i>Neuropeltis acuminata</i>
8	<i>Scottelia chevalieri</i>	38	<i>Lannea welwitschii</i>
9	<i>Pycnanthus angolensis</i>	39	<i>Sacoglottis gabonensis</i>
10	<i>Uapaca esculenta</i>	40	<i>Sacoglottis gabonensis</i>
11	<i>Oldfieldia africana</i>	41	<i>Lophira alata</i>
12	<i>Berlinia occidentalis</i>	42	<i>Erythrophleum ivorense</i>
13	<i>Pycnanthus angolensis</i>	43	<i>Uapaca esculenta</i>
14	<i>Chrysophyllum taiense</i>	44	<i>Pycnanthus angolensis</i>
15	<i>Scottelia chevalieri</i>	45	<i>Combretum</i>
16	<i>Pycnanthus angolensis</i>	46	<i>Berlinia occidentalis</i>
17	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	47	<i>Parinari excelsa</i>
18	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	48	<i>Sterculia rhinopetala</i>
19	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	49	<i>Uapaca esculenta</i>
20	<i>Azalia bella</i>	50	<i>Combretum</i>
21	<i>Scytopetalum tieghemii</i>	51	<i>Uapaca esculenta</i>
22	<i>Diospyros sanza-minika</i>	52	<i>Parinari excelsa</i>
23	<i>Pycnanthus angolensis</i>	53	<i>Combretum</i>
24	<i>Combretum</i>	54	<i>Azalia bella</i>
25	<i>Combretum</i>	55	<i>Sacoglottis gabonensis</i>
26	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	56	<i>Aningeria robusta</i>
27	<i>Bombax brevipes ?</i>	57	<i>Pentadesma butyracea</i>
28	<i>Vitex rivularis</i>	58	<i>Tieghemella heckellii</i>
29	<i>Parkia bicolor ?</i>	59	<i>Parinari aubrevillei</i>
30	<i>Klainedoxa gabonensis</i>	60	<i>Parinari aubrevillei</i>

61	<i>Dialium aubrevillei</i>	92	<i>Lamdolphia membranacea</i>
62	<i>Parkia bicolor</i>	93	<i>Agelaea pseudobliqua</i>
63	<i>Uapaca esculenta</i>	94	<i>Aphanostylis leptantha</i>
64	<i>Parinari excelsa</i>	95	<i>Sacoglottis gabonensis</i>
65	<i>Dialium aubrevillei</i>	96	<i>Antiaris regia</i>
66	<i>Parinari aubrevillei</i>	97	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>
67	<i>Pycnanthus angolensis</i>	98	<i>Berlinia occidentalis</i>
68	<i>Uapaca esculenta</i>	99	<i>Lovoa trichioides</i>
69	<i>Lophira alata</i>	100	<i>Distemonanthus benthamianus</i>
70	<i>Parinari aubrevillei</i>	101	<i>Ongokea gore</i>
71	<i>Sacoglottis gabonensis</i>	102	<i>Irvingia grandifolia</i>
72	<i>Coula edulis</i>	103	<i>Scottelia chevalieri</i>
73	<i>Oldfieldia africana</i>	104	<i>Dialium aubrevillei</i>
74	<i>Irvingia gabonensis</i>	105	<i>Neuropeltis acuminata</i>
75	<i>Pycnanthus angolensis</i>	106	<i>Parkia bicolor</i>
76	<i>Oldfieldia africana</i>	107	<i>Pachypodanthium standtii</i>
77	<i>Lophira alata</i>	108	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>
78	<i>Hirtella butayei</i>	109	<i>Scottelia chevalieri</i>
79	<i>Dialium aubrevillei</i>	110	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>
80	<i>Anopyrus klaineana</i>	111	<i>Xylopia quintasii</i>
81	<i>Lophira alata</i>	112	<i>Tetrapleura tetraptera</i>
82	<i>Tarrietia utilis</i>	113	<i>Parinari excelsa</i>
83	<i>Pycnanthus angolensis</i>	114	<i>Corynanthe pachyceras</i>
84	<i>Berlinia occidentalis</i>	115	<i>Uapaca esculenta</i>
85	<i>Mitragyna ciliata</i>	116	<i>Santaloides afzelii</i>
86	<i>Anthoantha crassifolia</i>	117	<i>Strombosia glancescens</i>
87	<i>Khaya anthothea</i>	118	<i>Daeryodes klaineana</i>
88	<i>Parinari glabra</i>	119	<i>Scottelia chevalieri</i>
89	<i>Distemonanthus benthamianus</i>	120	<i>Diospyros sanza-minika</i>
90	<i>Erythrophleum ivorense</i>	121	<i>Scottelia chevalieri</i>
91	<i>Cylicodiscus gabonensis</i>	122	<i>Dictyophleba leonensis</i>

RELEVÉ DES ARBRES DÉTERMINÉS SUR LE SITE CH DE TAI, LAYON E4

200	<i>Coula edulis</i>	OLACACEE	251	<i>Entandrophragma utilis</i>	MELIACEE
201	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE	252	<i>Antiaris wclwitschii</i>	MORACEE
202	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE	253	<i>Starcospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE
203	<i>Agelaza pseudobliqua</i>	CONNARACEE	254	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE
204	<i>Coula edulis</i>	OLACACEE	255	<i>Hymenostegia afzelii</i>	CAESALPINIACEE
205	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEE	256	<i>Holarrhena floribunda</i>	APOCYNACEE
206	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEE	257	<i>Landolphia hirsuta</i>	APOCYNACEE
207	<i>Distemonanthus benthamianus</i>	CAESALPINIACEE	258	<i>Hymenostegia afzelii</i>	CAESALPINIACEE
208	<i>Sterculia oblonga</i>	STERCULIACEE	259	<i>Hymenostegia afzelii</i>	CAESALPINIACEE
209	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEE	260	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE
210	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEE	261	<i>Iringia gabonensis</i>	IRVINGIACEE
211	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEE	262	<i>Landolphia hirsuta</i>	APOCYNACEE
212	<i>Occhocismus africanus</i>	IXONANTHACEE	263	<i>Combretodendron africanum</i>	LECYTHIDACEE
213	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE	264	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
214	<i>Scottelia coriacea</i>	FLACOURTIACEE	265	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
215	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEE	266	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEE
216	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE	267	<i>Parinari excelsa</i>	ROSACEE
217	<i>Vitex rivularis</i>	VERBENACEE	268	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE
218	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE	269	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEE
219	<i>Artabotrys oliganthus</i>	ANNONACEE	270	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE
220	<i>Zanha goulungensis</i>	SPINDACEE	271	<i>Enantia polycarpa</i>	ANNONACEE
221	<i>Santaloides afzelii</i>	CONNARACEE	272	<i>Terminalia superba</i>	COMBRETACEE
222	<i>Khaya anthotheca</i>	MELIACEE	273	<i>Nauclea diderrichii</i>	RUBIACEE
223	<i>Sterculia rhinopetala</i>	STERCULIACEE	274	<i>Diospyros mannii</i>	EBENACEE
224	<i>Erythroxylum mannii</i>	ERYTHROXYLACEE	275	<i>Diospyros mannii</i>	EBENACEE
225	<i>Hemecylon lateriflorum</i>	MELASTOMATACEE	276	<i>Uapaca esculenta</i>	EUPHORBIACEE
226	<i>Aneigeria robusta</i>	SAPOTACEE	277	<i>Diospyros mannii</i>	EBENACEE
227	<i>Entandrophragma angolense</i>	MELIACEE	278	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MYRISTICACEE
228	<i>Berlinia grandiflora</i>	CAESALPINIACEE	279	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
229	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEE	280	<i>Garcinia kola</i>	GUTTIFERE
230	<i>Pachypodanthium standtii</i>	ANNONACEE	281	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEE
231	<i>Combretum homalioides</i>	COMBRETACEE	282	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE
232	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE	283	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
233	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE	284	<i>Chrysophyllum taiense</i>	SAPOTACEE
234	<i>Pycnanthus angolensis</i>	OLACACEE	285	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE
235	<i>Hymenostegia afzelii</i>	MELIACEE	286	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEE
236	<i>Landolphia hirsuta</i>	CAESALPINIACEE	287	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	MIMOSACEE
237	<i>Bombax brevipes</i>	APOCYNACEE	288	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE
238	<i>Diospyros gavi</i>	BOMBACACEE	289	<i>Bussea occidentalis</i>	CAESALPINIACEE
239	<i>Aubrevillea kerstingii</i>	EBENACEE	290	<i>Scyttopetalum tieghemii</i>	SCYTOPETALACEE
240	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	MIMOSACEE	291	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEE
241	<i>Landolphia hirsuta</i>	MIMOSACEE	292	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
242	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	APOCYNACEE	293	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
243	<i>Cassia fiki fiki</i>	BIGNONIACEE	294	<i>Pachypodanthium standtii</i>	ANNONACEE
244	<i>Khaya anthotheca</i>	CAESALPINIACEE	295	<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEE
245	<i>Bombax brevipes</i>	MELIACEE	296	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEE
246	<i>Klaineodora gabonensis</i>	BOMBACACEE	297	<i>Lannea wclwitschii</i>	ANACARDIACEE
247	<i>Hymenostegia afzelii</i>	IRVINGIACEE	298	<i>Bombax brevipes</i>	BOMBACACEE
248	<i>Landolphia hirsuta</i>	CAESALPINIACEE	299	<i>Xylopia quintasii</i>	ANNONACEE
249	<i>Hymenostegia afzelii</i>	APOCYNACEE	300	<i>Sterculia rhinopetala</i>	STERCULIACEE
250	<i>Sterculia oblonga</i>	CAESALPINIACEE	301	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEE
		STERCULIACEE	302	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEE
			303	<i>Puntumia elastica</i>	APOCYNACEE
			304	<i>Lannea wclwitschii</i>	ANACARDIACEE
			305	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEE
			306	<i>Diospyros mannii</i>	EBENACEE
			307	<i>Bombax brevipes</i>	BOMBACACEE
			308	<i>Diospyros sanzaminika</i>	EBENACEE
			309	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	MIMOSACEE
			310	<i>Brieya fasciculata</i>	ANNONACEE
			311	<i>Combretum homalioides</i>	COMBRETACEE

312 *Strychnos aculeata*  
 313 *Erythroxylum manni*  
 314 *Newtonia aubrevillei*  
 315 *Guarea thompsonii*  
 316 *Pycnanthus angolensis*  
 317 *Anthonotha fragrans*  
 318 *Strombosia glaucescens*  
 319 *Scytopetalum tieghemii*  
 320 *Nauclea diderrichii*  
 321 *Coula edulis*  
 322 *Corynanthe pachyceras*  
 323 *Scottelia chevalieri*  
 324 *Scytopetalum tieghemii*  
 325 *Disthemonanthus benthamianus*  
 326 *Combretodendron africanum*  
 327 *Lophira alata*  
 328 *Panda oleosa*  
 329 *Piptadeniastrum africanum*  
 330 *Nauclea diderrichii*  
 331 *Scytopetalum tieghemii*  
 332 *Dialium aubrevillei*  
 333 *Scytopetalum tieghemii*  
 334 *Coula edulis*  
 335 *Coula edulis*  
 336 *Diospyros sanza-minika*  
 337 *Diospyros sanza-minika*  
 338 *Uapaca guineensis*  
 339 *Coula edulis*  
 340 *Lophira alata*  
 341 *Trichilia sp.*  
 342 *Chlorophora regia*  
 343 *Vitex rivularis*  
 344 *Panda oleosa*  
 345 *Afrosorsalicia afzelii*  
 346 *Uapaca esculenta*  
 347 *Tarrietia utilis*  
 348 *Tarrietia utilis*

LOGANIACEE  
 ERYTHROXYLACEE  
 MIMOSACEE  
 MELIACEE  
 MYRSTICACEE  
 CAESALPINIACEE  
 OLACACEE  
 SCYTOPETALACEE  
 RUBIACEE  
 OLACACEE  
 RUBIACEE  
 FLACOURTIACEE  
 SCYTOPETALACEE  
 CAESALPINIACEE  
 LECYTHIDACEE  
 OCHNACEE  
 PANDACEE  
 MIMOSACEE  
 RUBIACEE  
 SCYTOPETALACEE  
 CAESALPINIACEE  
 SCYTOPETALACEE  
 OLACACEE  
 OLACACEE  
 EBENACEE  
 EBENACEE  
 EUPHORBIACEE  
 OLACACEE  
 OCHNACEE  
 MELIACEE  
 MORACEE  
 VERBENACEE  
 PANDACEE  
 SAPOTACEE  
 EUPHORBIACEE  
 STERCULIACEE  
 STERCULIACEE

349  
 350  
 351  
 352  
 353  
 354  
 355  
 356  
 357  
 358  
 359  
 360  
 361  
 362  
 363  
 364  
 365  
 366  
 367  
 368  
 369  
 370  
 371  
 372  
 373  
 374  
 375  
 376  
 377  
 378  
 379  
 380  
 381  
 382  
 383  
 384  
 385  
 386  
 387  
 388  
 389  
 390  
 391  
 392  
 393  
 394  
 395  
 396  
 397

*Strombosia glaucescens*  
*Sterculia oblonga*  
*Vitex rivularis*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Sterculia oblonga*  
*Pachypodanthium standtii*  
*Berlinia occidentalis*  
*Diospyros sanza-minika*  
*Lophira alata*  
*Sterculia oblonga*  
*Dialium aubrevillei*  
*Samanea dinklagei*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Landolphia membranacea*  
*Occhococosmus africanus*  
*Calpocalyx brevibracteatus*  
*Uapaca guineensis*  
*Landolphia hirsuta*  
*Dialium aubrevillei*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Anthonotha fragrans*  
*Calpocalyx brevibracteatus*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Anthonotha fragrans*  
*Acioa barteri*  
*Newtonia aubrevillei*  
*Acioa barteri*  
*Acioa Darteri*  
*Calpocalyx brevibracteatus*  
*Dialium aubrevillei*  
*Occhococosmus africanus*  
*Parinari excelsa*  
*Landolphia membranacea*  
*Dialium aubrevillei*  
*Pycnanthus angolensis*  
*Afrosorsalicia afzelii*  
*Parinari aubrevillei*  
*Scottelia coracea*  
*Uapaca esculenta*  
*Diospyros sanza-minika*  
*Panda oleosa*  
*Corynanthe pachyceras*  
*Tarrietia utilis*  
*Polystemonanthus dinklagei*  
*Acioa barteri*  
*Dialium aubrevillei*  
*Pachypodanthium standtii*  
*Bombax brevipes*

OLACACEE  
 STERCULIACEE  
 VERBENACEE  
 RUBIACEE  
 STERCULIACEE  
 ANNONACEE  
 CAESALPINIACEE  
 EBENACEE  
 OCHNACEE  
 STERCULIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 MIMOSACEE  
 RUBIACEE  
 APOCYNACEE  
 ISONANTHACEE  
 MIMOSACEE  
 EUPHORBIACEE  
 APOCYNACEE  
 CAESALPINIACEE  
 RUBIACEE  
 RUBIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 MIMOSACEE  
 RUBIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 ROSACEE  
 MIMOSACEE  
 ROSACEE  
 ROSACEE  
 MIMOSACEE  
 CAESALPINIACEE  
 ISONANTHACEE  
 ROSACEE  
 APOCYNACEE  
 CAESALPINIACEE  
 MYRSTICACEE  
 SAPOTACEE  
 ROSACEE  
 FLACOURTIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 EBENACEE  
 PANDACEE  
 RUBIACEE  
 STERCULIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 ROSACEE  
 CAESALPINIACEE  
 ANNONACEE  
 BOMBACACEE

RELEVÉ DES ARBRES DÉTERMINÉS SUR LE SITE CH DE TAI, LAYON WE.

398 *Dialium aubrevillei*  
 399 *Corynanthe pachyceras*  
 400 *Parinari excelsa*  
 401 *Corynanthe pachyceras*  
 402 *Nauclea diderrichii*  
 403 *Parkia bicolor*  
 404 *Combretum homalioides*  
 405 *Lannea welwitschii*  
 406 *Corynanthe pachyceras*  
 407 *Chrysophyllum taiense*  
 408 *Omphalocarpum ahia*  
 409 *Parinari excelsa*  
 410 *Dialium aubrevillei*  
 411 *Parinari aubrevillei*  
 412 *Parinari aubrevillei*

SI WE

413 *Sacoglottis gabonensis*  
 414 *Chrysophyllum taiense*  
 415 *Tarrietia utilis*  
 416 *Coula edulis*  
 417 *Caloncoba brevipes*  
 418 *Omphalocarpum ahia*  
 419 *Callocaryon oxycarpum*  
 420 *Panda oleasa*  
 421 *Xylopiia taiense*  
 422 *Diospyros sanzaminika*  
 423 *Dialium aubrevillei*  
 424 *Oldfieldia africana*  
 425 *Trichoscypha arborea*  
 426 *Lovoa trichilioides*  
 427 *Corynanthe pachyceras*  
 428 *Corynanthe pachyceras*  
 429 *Diospyros sanzaminika*  
 430 *Tarrietia utilis*  
 431 *Pycnanthus angolensis*  
 432 *Diospyros manni*  
 433 *Combretodendrum africanum*  
 434 *Strombosia glaucescens*  
 435 *Panda oleasa*  
 436 *Diospyros sanzaminika*  
 437 *Irvingia gabonensis*  
 438 *Uapaca guineensis*  
 439 *Panda oleasa*  
 440 *Tarrietia utilis*  
 441 *Anthonotha fragrans*  
 442 *Bombax brevipes*  
 443 *Calpocalyx brevibracteatus*  
 444 *Tarrietia utilis*  
 445 *Sacoglottis gabonensis*  
 446 *Lophira alata*  
 447 *Oldfieldia africana*  
 448 *Funtumia elastica*  
 449 *Berlinia occidentalis*  
 450 *Berlinia grandiflora*  
 451 *Tarrietia utilis*  
 452 *Irvingia gabonensis*

CAESALPINIACEE  
 RUBIACEE  
 ROSACEE  
 RUBIACEE  
 RUBIACEE  
 RUBIACEE  
 MIMOSACEE  
 COMBRETACEE  
 ANACARDIACEE  
 RUBIACEE  
 SAPOTACEE  
 SAPOTACEE  
 ROSACEE  
 ROSACEE  
 CAESALPINIACEE  
 ROSACEE  
 ROSACEE

HUMIRIACEE  
 SAPOTACEE  
 STERCULIACEE  
 OLACACEE  
 FLACOURTIACEE  
 SPOTACEE  
 MYRISTICACEE  
 PANDACEE  
 ANNONACEE  
 EBENACEE  
 CAESALPINIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 ANACARDIACEE  
 MELIACEE  
 RUBIACEE  
 RUBIACEE  
 EBENACEE  
 STERCULIACEE  
 MYRISTICACEE  
 EBENACEE  
 LECYTHIDACEE  
 OLACACEE  
 PANDACEE  
 EBENACEE  
 IRVINGIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 PANDACEE  
 STERCULIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 BOMBACACEE  
 CAESALPINIACEE  
 STERCULIACEE  
 IXONANTHACEE  
 OCHINACEE  
 EUPHORBIACEE  
 APOCYNACEE  
 CAESALPINIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 STERCULIACEE  
 IRVINGIACEE

453 *Anthonotha fragrans*  
 454 *Dialium aubrevillei*  
 455 *Uapaca guineensis*  
 456 *Pachypodanthium staudtii*  
 457 *Uapaca paludosa*  
 458 *Uapaca paludosa*  
 459 *Sacoglottis gabonensis*  
 460 *Uapaca paludosa*  
 461 *Sacoglottis gabonensis*  
 462 *Tarrietia utilis*  
 463 *Uapaca paludosa*  
 464 *Aubrevillea kerstingii*  
 465 *Tarrietia utilis*  
 466 *Pentaclethra macrophylla*  
 467 *Canthium arnoldianum*  
 468 *Sacoglottis gabonensis*  
 469 *Bombax brevipes*  
 470 *Pentaclethra macrophylla*  
 471 *Bombax brevipes*  
 472 *Spondianthus preussii*  
 473 *Klainedoxa gabonensis*  
 474 *Parkia bicolor*

CAESALPINIACEE  
 CAESALPINIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 ANNONACEE  
 EUPHORBIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 IXONANTHACEE  
 EUPHORBIACEE  
 HUMIRIACEE  
 STERCULIACEE  
 EUPHORBIACEE  
 MIMOSACEE  
 STERCULIACEE  
 MIMOSACEE  
 RUBIACEE  
 HUMIRIACEE  
 BOMBACACEE  
 MIMOSACEE  
 BOMBACACEE  
 EUPHORBIACEE  
 IRVINGIACEE  
 MIMOSACEE

RELEVÉ DES ARBRES DÉTERMINÉS SUR LE SITE

CH DE TAI, LAYON SS

475	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,54m
476	<i>Lophira alata</i>	OCHNACEES	2,90m
477	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEES	1,41m
478	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	0,72m
479	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,50m
480	<i>Actoa barteri</i>	ROSACEES	1,13m
481	<i>Parinari excelsa</i>	ROSACEES	3,10m
482	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,31m
483	<i>Enantia polycarpa</i>	ANNONACEES	1,00m
484	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1,08m
485	<i>Lophira alata</i>	OCHNACEES	2,69m
486	<i>Parinari excelsa</i>	ROSACEES	3,20m
487	<i>Parkia bicolor</i>	MIMOSACEES	2,20m
488	<i>Fagara macrophila</i>	RUTACEES	1,35m
489	<i>Uapaca guineensis</i>	EUPHORBIACEES	2,25m
490	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,51m
491	<i>Newtonia aubrevillei</i>	MIMOSACEE	2 m
492	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1 m
493	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MIMOSACEES	2,69m
494	<i>Chrysophyllum taiense</i>	SAPOTACEES	2,02m
495	<i>Lovoa trichilioides</i>	MELIACEES	1,44m
496	<i>Uapaca esculenta</i>	EUPHORBIACEES	1,72m
497	<i>Chlorophora regia</i>	MORACEES	2 m
498	<i>Ricinodendron heudelotii</i>	EUPHORBIACEES	2,30m
500	<i>Scyttopetalum tieghemii</i>	SCYTOPETALACEES	1,38m
501	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,64m
502	<i>Anthonotha fragrans</i>	CAESALPINIACEES	2 m
503	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,34m
504	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEES	1,52m
505	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MIMOSACEES	1,64m
506	<i>Guarea thompsonii</i>	MELIACEES	1,89m
507	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	0,99m
508	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,52m
509	<i>Klainedoxa gabonensis</i>	IRVINGIACEES	3,45m
510	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,12m
511	<i>Bombax brevipes</i>	BOMBACACEES	1,49m
512	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,14m
513	<i>Diospyros sanga-minika</i>	EBENACEES	0,96m
514	<i>Parinari excelsa</i>	ROSACEES	2,90m
515	<i>Erythrozyllum manni</i>	ERYTHROXYLACEES	1,49m
516	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,54m
517	<i>Duboscia viridiflora</i>	TILIACEES	2,18m
518	<i>Nauclea diderrichii</i>	RUBIACEES	1,45m
519	<i>Lovoa trichilioides</i>	MELIACEES	1,90m
520	<i>Sacoglottis gabonensis</i>	HUMIRIACEES	4,30m
521	<i>Klainedoxa gabonensis</i>	IRVINGIACEES	2,91m
522	<i>Sacoglottis gabonensis</i>	HUMIRIACEE	4,90m
523	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,37m
524	<i>Uapaca guineensis</i>	EUPHORBIACEES	1,65m
525	<i>Lovoa trichilioides</i>	MELIACEES	1,86m
526	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,24m

527	<i>Ficus macroperma</i>	NORACEES	2,10m
528	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	1,26m
529	<i>Occhococosmus africanus</i>	ISONANTHACEES	1,57m
530	<i>Diasium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,20m
531	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEES	1,33m
532	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1,04m
533	<i>Daniellia thurifera</i>	CAESALPINIACEES	2,98m
534	<i>Uapaca guineensis</i>	EUPHORBIACEES	2,30m
535	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,91m
536	<i>Lophira alata</i>	OCHNACEES	2,50m
537	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	1,34m
538	<i>Coelocaryon oxycarpum</i>	MYRISTICACEES	1,57m
539	<i>Scyttopetalum tieghemii</i>	SCYTOPETALACEES	1,06m
540	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,30m
541	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,32m
542	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,20m
543	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	0,90m
544	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	1,15m
545	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,30m
546	<i>Sterculia oblonga</i>	STERCULIACEES	1,43m
547	<i>Uapaca guineensis</i>	EUPHORBIACEES	1,60m
548	<i>Berlinia occidentalis</i>	CAESALPINIACEES	1,96m
549	<i>Parkia bicolor</i>	MIMOSACEES	3,30m
550	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	0,98m
551	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEES	0,70m
552	<i>Occhococosmus africanus</i>	ISONANTHACEES	1,65m
553	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1,13m
554	<i>Diospyros manni</i>	EBENACEES	0,76m
555	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	1,03m
556	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	1,13m
557	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	1,15m
558	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,33m
559	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,16m
560	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	0,80m
561	<i>Coula edulis</i>	EBENACEES	0,66m
562	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,51m
563	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEES	1,51m
564	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,45m
565	<i>Enantia polycarpa</i>	ANNONACEES	0,66m
566	<i>Beilchmiedia manni</i>	LAURACEES	1,90m
567	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEES	1,08m
568	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,83m
569	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1,71m
570	<i>Diospyros manni</i>	EBENACEES	0,54m
571	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,95m
572	<i>Diospyros manni</i>	EBENACEES	0,55m
573	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,94m
574	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEES	0,68m
575	<i>Strombosia glaucescens</i>	MIMOSACEES	0,98m
576	<i>Trichoscypha arborea</i>	OLACACEES	0,80m
577	<i>Garcinia afzelii</i>	ANACARDIACEES	0,63m
578	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	GUTTIIFERES	0,85m
579	<i>Pycnanthus angolensis</i>	MIMOSACEES	1,90m
580	<i>Coula edulis</i>	HYRISTICACEES	2,28m
581	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	0,95m
582	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	0,81m
583	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEES	1,96m

594	<i>Hemecylon lateriflorum</i>	MELASTOMATACEES	0,64m
595	<i>Strombosta glaucescens</i>	OLACACEES	0,87m
596	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,87m
597	<i>Combretodendron africanum</i>	LECYTHIDACEES	2,37m
598	<i>Parinari aubrevillei</i>	ROSACEES	1,33m
599	<i>Diospyros manni</i>	EBENACEES	0,41m
600	<i>Strombosia glaucescens</i>	OLACACEES	0,81m
601	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEE	1,07m
602	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	0,73m
603	<i>Acioa barteri</i>	ROSACEES	3,20m
604	<i>Oldfieldia africana</i>	EUPHORBIACEES	1,40m
605	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	0,96m
606	<i>Bombax brevipes</i>	BOMBACACEES	1,50m
607	<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEES	1,70m
608	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	1,40m
609	<i>Aneigeria robusta</i>	SAPOTACEES	4,20m
610	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	1,11m
611	<i>Pentadesma butyracea</i>	GUTTIFERES	2,48m
612	<i>Anthonotha fragrans</i>	CAESALPINIACEES	1,90m
613	<i>Garcinia kola</i>	GUTTIFERES	0,70m
614	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	2,15m
615	<i>Bombax brevipes</i>	BOMBACACEES	2,10m
616	<i>Vitex rivularis</i>	VERBENACEES	2,65m
617	<i>Chrysophyllum taiense</i>	SAPOTACEES	1,46m
618	<i>Uapaca esculenta</i>	EUPHORBIACEES	1,70m
619	<i>Newtonia duparquetiana</i>	MIMOSACEES	1,27m
620	<i>Xylocarpus evansii</i>	MIMOSACEES	1,80m
621	<i>Diospyros manni</i>	EBENACEES	0,91m
622	<i>Iringia gabonensis</i>	IRINGIACEES	2,16m
623	<i>Coula edulis</i>	OLACEES	1,07m
624	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,60m
625	<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEES	1,41m
626	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	1,15m
627	<i>Oldfieldia africana</i>	EUPHORBIACEES	1,23m
628	<i>Acioa barteri</i>	ROSACEES	2,50m
629	<i>Anthonotha fragrans</i>	CAESALPINIACEES	2,40m
630	<i>Parinari excelsa</i>	ROSACEES	3,70m
631	<i>Calpocalyx aubrevillei</i>	MIMOSACEES	2,65m
632	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,25m
633	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	0,87m
634	<i>Uapaca esculenta</i>	EUPHORBIACEES	1,75m
635	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	0,85m
636	<i>Tarrietia utilis</i>	STERCULIACEES	1,95m
637	<i>Parkia bicolor</i>	MIMOSACEES	1,80m
638	<i>Lophira alata</i>	OCHNACEES	1,20m
639	<i>Sacoglottis gabonensis</i>	HUMIACEES	3,20m
640	<i>Panda oleosa</i>	PANDACEES	0,83m
641	<i>Diospyros sanza-minika</i>	EBENACEES	0,85m
642	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEE	0,57m
643	<i>Piptanthus africanum</i>	CAESALPINIACEES	2,98m
644	<i>Diospyros minika</i>	EBENACEES	0,70m
645	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEE	0,85m
646	<i>Coula edulis</i>	OLACACEES	0,68m
647	<i>Pyrenanthes angolensis</i>	MYRISTICACEES	1,94m
648	<i>Scottelia chevalieri</i>	FLACOURTIACEES	0,87m
649	<i>Riccinodendron heudelotii</i>	EUPHORBIACEES	

L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS ET OBSERVATIONS  
D'UTILISATION SPONTANEE D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE CHEZ QUATRE  
ESPECES DE CERCOPITHECINES: LE DRILL (Papio leucophaeus), LA MONE  
DE LOWE (Cercopithecus campbelli lowei) , LE SINGE VERT (C.aethiops  
sabaesus) ET LE MANGABEY ENFUME (Cercocebus atys ).

## INTRODUCTION.

L'utilisation d'outils par les Primates a trouvé un renouveau d'intérêt depuis les récents progrès survenus dans trois domaines liés à l'origine de notre intelligence:

- le recul dans le temps de la date d'origine de nos ancêtres;
- la mise en évidence des capacités d'apprentissage des Grands Singes Anthropoïdes, notamment, les capacités d'apprentissage linguistiques du Chimpanzé et du Gorille;
- les observations d'utilisation d'outils in natura chez le Chimpanzé: " la "pêche aux termites" en Afrique de l'est (GOODAL, 1964; VANLAWICK-GOODAL, 1971), "ateliers" où des noix disposées sur des "enclumes" sont brisées à l'aide de "marteaux" en Afrique de l'ouest (RAHM, 1971; STRUHSAKER et HUNKELER 1971; BOESH, 1978, , , observations personnelles).

## 1. DEFINITION

Alors que le bon sens laisserait penser qu'il est aisé de reconnaître l'utilisation d'un outil, une définition concise, complète et n'englobant que les seuls comportements concernés est fort délicate à proposer. Nous utiliserons une définition *croche* (avec quelques exceptions) de celle de BECK (1980). Pour cet auteur, utiliser un outil c'est manipuler un objet ou un organisme indépendant pour augmenter l'efficacité d'une action sur un objet

ou un organisme qui peut être le sujet lui même. Pour BECK,

- la manipulation doit se faire pendant, ou immédiatement avant l'action, pour éliminer l'usage des nids, toiles d'araignées et autres constructions permanentes;

- la condition d'indépendance de l'outil est nécessaire pour exclure les supports de locomotion et ainsi éviter de considérer les arbres comme des échelles. Cette clause a en revanche l'inconvénient d'exclure aussi les "enclumes", sur lesquelles les Chimpanzés disposent les noix pour les immobiliser . BECK (1980) a ainsi éliminé de nombreuses catégories d'outils comme également les surfaces sur lesquelles se frottent et se grattent fréquemment les animaux, y compris lorsqu'elles comportent une particularité comme un relief pointu tranchant. Pourtant, il utilise au cours de ses propres expériences un baton attaché par une chaîne, qu'il dénomme outil sans restriction (BECK 1973b). Aussi serons-nous peu strict sur ce critère.

- BECK (1980) ajoute que l'objet, pour être un outil, doit être externe au corps du sujet pour exclure les cailloux du gésier des oiseaux granivores. Ce critère exclut donc aussi les prothèses dentaires de l'Homme.

- Il est nécessaire de considérer que l'outil est employé pour augmenter l'efficacité de l'action et non simplement pour agir , afin d'exclure les comportements aussi généraux que l'utilisation d'aliments pour calmer la faim.

- Enfin, l'inconvénient majeur de la définition de BECK (1980) vient de l'introduction de la notion de finalité qui implique d'interpréter subjectivement la motivation du sujet et à se référer à ce que serait le comportement sans l'outil avec, d'une part, le risque de confondre hasard et comportement motivé et d'autre part, en cas de non-aboutissement de la manipulation à un résultat observable, l'obligation soit de nier l'utilisation d'outil, soit de postuler une motivation non exprimée dont en fait on ne peut rien connaître.

## 2. L'UTILISATION D'OUTILS CHEZ LES SIMIENS.

Nous reprenons en partie ici les catégories comportementales de BECK (1980), bien qu'elles ne soient pas homogènes. Les critères sont en effet de natures différentes (motivation de l'animal dans certains cas, phénomène physique dans d'autres) et se recoupent donc partiellement. Elle reste toutefois commode pour la plupart des comportements d'utilisation d'outils si l'on considère l'ordre dans lequel nous les présenterons comme un ordre de priorité. Les observations personnelles que nous présenterons après un parcours de la littérature (limité aux genres) nous fourniront l'occasion d'y revenir.

BECK (1980) a classé les comportements selon des critères fonctionnels: accroissement de l'efficacité des parades agonistiques (incluant en fait les comportements anti-prédateurs), augmentation de la distance d'action du sujet, amplification mécanique de sa force, amélioration du contrôle des fluides. Quelques comportements restent non classés.

### 2.1. Comportements agonistiques et anti-prédateurs

Le jet d'objets est le comportement le plus fréquemment observé sur le terrain et cité pour un maximum de genres différents, tant du Nouveau Monde que de l'Ancien. C'est très souvent sur les observateurs que sont jetés des morceaux de bois, des pierres et divers autres éléments de l'environnement immédiat. In natura en Amérique, il a été rapporté chez le Singe Hurleur (Alouatta) par CARPENTIER (1934), SCHULTZ (1961) et KORTLAND et KOOIJ (1963);

chez le Singe Araignée (Ateles) par CARPENTER (1935), SCHULTZ (1961), KORTLAND et KOIJ (1963) et HERNANDEZ-CAMACHO et COOPER (1976); chez le Capucin (Cebus) par ROMANES (1892), KORTLAND et KOIJ (1963), OPPENHEIMER (1973) et KLEIN (1974); chez le Saki (Pithecia) et le Saimiri (Saimiri) par KORTLAND et KOIJ (1963) et chez le Singe Laineux (Lagothrix) par HERNANDEZ-CAMACHO et COOPER (1976). En captivité il a été rapporté par CHIPPERDALE cité par KORTLAND et KOIJ (1963). Parmi les Singes de l'Ancien Monde, il a été noté chez le Mangabey (Cercocebus) par un observateur anonyme cité par KORTLAND et KOIJ (1963); chez le Cercopithèque (Cercopithecus) par KORTLAND et KOIJ (1963); chez le Patas (Erythrocebus) par JENNISON (1927), BOULENGER (1936) et KORTLAND et KOIJ (1963); chez le Babouin (Papio) par SMITH et SHIPP cités par ROMANES (1892), LUDOLPH cité par LYDEKKER (1910), ARMBRUSTER (1921), HORNADAY (1934), RAWLINSON cité par HORNADAY (1934), SCHULTZ (1961), BOLWIG (1961, 1964), OWEN et anonymes cités par KORTLAND et KOIJ (1963), BECK (1975), PETTET (1975), PICKFORD (1975) et HAMILTON, BUSKIRK et BUSKIRK (1978) et chez le Macaque (Macaca) par HECK cité par ARMBRUSTER (1921), BOULENGER (1936) et anonyme cité par KORTLAND et KOIJ (1963). C'est le seul mode d'utilisation d'outil rapporté pour les Colobes: par un observateur anonyme cité par KORTLAND et KOIJ (1963) et STRUHSAKER (1975) pour le genre Colobus; par LYDEKKER (1920), JENNISON (1927) et KORTLAND et KOIJ (1963) pour le genre Presbytis et par MAC KINNON (1971) pour le genre Nasalis.

Faire tomber ou rouler des pierres est également souvent rapporté chez les singes terrestres et relève du même type de comportement. Ce comportement a été noté chez le Babouin par BALL cité par LYDEKKER 1970, HINGSTON et JOBEAUD cités par HALL (1963), EATON (1972), BERNSTEIN (1973), cité par BECK (1980) GEBERER, 1977, cité par BECK (1980) et NICKELSON et LOCKARD (1978). Chez le Macaque, il a été remarqué par FORBES cité par ZUCKERMAN (1932) et HAMILTON, BUSKIRK et BUSKIRK (1975).

Dans le cas où l'adversaire n'est pas trop éloigné tout en étant hors d'atteinte immédiate, il peut être frappé à l'aide d'un bâton, ainsi que ROMANES (1892) et COOPER et HARLOW (1961) l'ont décrit chez le Capucin.

Un cas particulier est l'utilisation du pouvoir d'inhibition de l'agression dont sont investis les nouveau-nés. Des mâles adultes Macaques transportent ventro-ventralement ou ravissent des jeunes et s'en servent pour diminuer l'agressivité de leurs adversaires (KAWAI, 1959; KUMMER, 1967; DEAG et CROOK, 1971; BOESE, 1976 cité par BECK, 1980; MERZ, 1978). Un dernier comportement n'est qu'un dérivé du secouage de branches, éléments courants des parades agonistiques. Certains singes frappent ou secouent des objets particulièrement bruyants, une plaque de tôle par exemple. Il a été observé chez un Babouin par MAPLE (1975). Un mâle adulte Man\_gabey enfumé (Cercocebus atys) de l'élevage du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) le manifeste souvent, parfois en réponse au même comportement de la part d'un mâle adulte de Mone de Lowe, Cercopithecus campbelli lowei sauvage qui assurait sa dominance sur les singes captifs en effectuant des bonds vigoureux sur les tôles ondulées du toit. Nous avons également observé lors de l'étude d'une bande d'Ascagnes (Ascanius schmidti) près de Bangui (GALAT-LUONG 1975) un cas semblable chez un mâle juvénile sauvage. Après avoir effectué plusieurs secouages de branches ("branch shaking") accompagnés de mimiques de menaces envers les observateurs et constaté son inefficacité, le Cercopithèque s'est éloigné à plus de 50 m de nous et, bien que hors de vue, répéta le secouage mais cette fois sur une branche abondamment garnie de feuilles mortes et bruyantes. Le singe s'étant de nouveau approché de nous et le résultat étant toujours négatif, il répéta deux nouvelles fois le secouage avant de disparaître avec sa bande.

## 2.2. Augmentation du champs d'action.

Cette catégorie comprend également des comportements fréquemment observés. Dans la plupart des cas, l'outil est une rallonge, un bâton le plus souvent. Il est utilisé pour atteindre un objet soit éloigné, soit hors d'atteinte dans une cavité. Une fois atteint, l'objet est généralement approché par un mouvement de rateau. Si l'objet est plus éloigné, il peut être atteint et détaché par jets de pierres, de bâtons ou d'autres objets.

L'utilisation d'un bâton comme rallonge pour atteindre un objet éloigné a été noté chez le Mangabey par GUILLAUME et MEYERSON (1934). Chez le Babouin, une variante où des adultes utilisaient un jeune en le retenant par la queue pour lui voler ensuite l'aliment qu'il était seul à pouvoir prélever a été décrite par WATSON (1908) et par GARWEY, 1977, cité par BECK (1980).

Rapprocher ensuite l'objet atteint avec le baton manié comme un rateau a été fréquemment rapporté. Noté chez le Capucin par GARNER (1892), ROMANES (1892) et BELT cité par ROMANES (1892), BATES cité par HOBHOUSE (1926), KRIEG (1930), BIERENS DE HAAN (1931), COPE cité par BIERENS DE HAAN (1931), EISENTRAUT (1933), KLUVER (1933,1937), WARDEN, KOCH et FJELD (1940), HARLOW (1951) et COOPER et HARLOW (1961), il a aussi été décrit chez le Saïmiri par CHIPPENDALE cité par KORTLAND et KOOIJ (1963), chez le Patas par GATINOT (1974), chez le Macaque par SHEPHER (1910), HOBHOUSE (1926), KLUVER (1937), VERLAINE et GALLIS cités par SPENCE (1937) et par HOOTON (1942), par BECK (1978a) et LUONG VAN THANH (com. pers.) et chez le Babouin par NELLMAN et TRENDELENBURG (1926), GUILLAUME et MEYERSON (1934), PROTOPOPOV cité par KLUVER (1937) BOLWIG (1961,1964), BECK (1972, 1973a, 1973b), KATES (1972b), BENHAR et SAMUEL (1978) et CHOUDHURY cité par BECK (1980).

Détacher l'objet convoité par le jet d'une pierre ou d'un bâton a été noté chez le Capucin par BIERENS DE HAAN (1931).

Moins souvent mais dans le même but, certains singes sont capables de rallonger leur outil en insérant un bâton dans l'autre, comme cela a été vu chez le Capucin par KLUVER (1933, 1937) et par HARLOW (1951) ainsi que chez le Macaque par BECK (1980).

Si l'objet est hors d'atteinte non à cause de sa distance mais parcequ'il se trouve au fond d'une cavité trop étroite pour les mains ou les doigts de l'animal, deux solutions sont alors adoptées : soit l'insertion d'un bâton dans la cavité comme cela a été décrit chez le Babouin par ROTH cité par KORTLAND et KOOIJ 1963, par MARAIS (1969) et par BRODA , 1975, cité par BECK (1980), soit l'élargissement de trou en creusant avec le bâton ainsi que cela a été observé chez le Mangabey par JOBAERT cité par KORTLAND et KOOIJ (1963) et chez le Babouin par JOBAERT cité par KORTLAND et KOOIJ (1963) et BOLWIG (1964).

L'outil peut aussi être non pas utilisé comme une rallonge mais comme une échelle , soit en disposant convenablement un bâton comme l'ont fait les Capucins, observés par BIERENS DE HAAN (1931) et HARLOW (1951) et le Babouin décrit par BOLWIG (1961,1964), soit en entassant divers objets ainsi que l'a fait aussi le Capucin de BIERENS DE HAAN (1931), soit encore en accrochant ceux-ci ainsi que l'ont rapporté CANDLAND, FRENCH et JOLISON (1978) après avoir observé un Macaque.

Enfin, dans le cas où l'objet convoité est un être vivant, celui-ci peut être conduit à s'approcher d'un appât disposé à cet effet. Le comportement a été décrit chez le Capucin par BELT cité ROMANES (1892) et par BOULENGER (1936) et chez un Cercopithèque par VAN LAWICK-GOODAL (1970).

Des manipulations plus complexes ont également été observées comme ce Cercopithèque de Brazza (GAUTIER-HION et GAUTIER com.pers.) et ces Mangabeys (obs.pers.) capables d'ouvrir les loquets des portes de leurs élevages. De même que dans l'expérience de coopération décrite par BECK (1973b) chez le Babouin, un congénère plus adroit peut être exploité pour se procurer l'objet convoité. Dans une situation destinée à familiariser les membres d'un groupe de Moustacs à Oreilles Rousses, (Cercopithecus cephus cephus) avec le contexte expérimental, GALAT (1974) a placé dans une cage un dispositif permettant aux Cercopithèques d'obtenir une dose de sirop en tirant sur une manette. Après apprentissage (sans "shaping", c'est à dire par découverte spontanée sans apprentissage orienté par l'expérimentateur), les trois singes du groupe ont eu accès simultanément au dispositif. Au lieu de tirer sur la manette pour se procurer la boisson, l'un des individus attendait plutôt que l'un de ses congénères le fasse pendant que lui-même se plaçait à côté du récipient et se désaltérait grâce à l'action de l'autre singe.

### 2.3. Augmentation de la puissance.

Un outil peut être utilisé pour accroître la force physique disponible . C'était déjà en partie le cas cité plus haut lorsque le sujet cherchait à élargir un orifice en creusant avec un bâton. Au cours de ce comportement l'outil est occasionnellement utilisé comme un levier . L'utilisation de leviers a été observée chez le Capucin par RENGGER (1830) et ROMANES (1892) et chez le Babouin par OYEN (1978) et BECK (1980).

L'efficacité de la projection d'objets pour détacher un objet hors de portée est également en partie due à la plus grande puissance développée au cours de ce comportement. BIERENS DE HAAN (1931), KLUVER (1937) et HARLOW (1951) l'ont noté chez le Capucin et BLOWIG (1961,1964) l'a rapporté pour le Babouin.

Toutefois, le comportement le plus fréquemment observé est l'utilisation d'objets durs et lourds pour briser des aliments résistants (coques de fruits, coquilles d'huitres,), et aussi le heurts de fruits sur des surfaces solides si l'on accepte de ne pas tenir compte de la clause d'indépendance (non fixation de l'outil) de la définition de BECK (1980). De tels comportements ont été relevés chez des Capucins in natura par WAFER cité par ROMANES (1892), par DAUPIER cité par HILL (1960), THORINGTON (1967), heurts de fruits contre le tronc,) FREEZE (1977), IZAWA et MIZURO (1977), STRUSAKER et LELAND (1977, heurt de deux fruits l'un sur l'autre, et échec) et IZAWA (1979) et chez des Capucins captifs par RENGGER (1830), ROMANES (1892), GARNER (1892), MATSCHIE cité par ARMBRUSTER (1921) BIERENS DE HAAN (1931), EISENTRAUT (1933), KLUVER (1933), NOLTE (1958), VEVERS et WEINER (1963), KOOIJ et VAN ZON (1964), TOBIAS (1965) et MITERMEIER, 1979, cité par BECK (1980). Des comportements de ce type ont également été relevés chez le Macaque par CARPENTER (1887), YERKES (1916) et TURCKHEIM cité par HLADICK (1973) et chez le Babouin par WATSON cité par OAKLEY (1961), DAVIDSON cité par KORTLAND et KOOIJ (1963), MARAIS (1969) et VACHON cité par HLADICK (1973).

#### 2.4. Jeux

La manipulation d'objets peut également se faire au cours des phases de jeux. Les Mones de Lowe du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) jouent fréquemment avec des bâtons et des branches (BOURLIERE , BERTRAND et HUNKELLER , 1969 , BOURLIERE HUNKELLER et BERTRAND , 1970 , HUNKELLER, BOURLIERE et BERTRAND, 1972 et obs. pers.), des cailloux, des morceaux de tissus,

voire de petits animaux comme des crapauds (obs.pers.). Le jeu consiste à transporter l'objet en un site élevé puis à le manipuler et le laisser tomber pour aller le rechercher. Les séances les plus longues sont celles où l'objet fait du bruit en tombant comme c'est le cas sur le toit d'une voiture ou de la maison de notre concession. Le jet d'un mouchoir a également été décrit chez le Capucin par MOYNIHAN (1976). Un autre comportement utilisant un tissu consiste à se mettre le morceau d'étoffe sur la tête. Nous l'avons observé chez le Singe Vert (Cercopithecus aethiops) et la Diane (C.diana). Il a été décrit chez le Macaque par WATSON (1908). Un comportement semblable a été observé également chez un Macaque qui se mettait une demi-noix de coco ou une étoffe sur la tête (LUONG VAN THANH com.pers.).

Deux autres comportements dont les motivations, par leur "gratuité" apparente, pourraient les rapprocher du jeu sont également à signaler: OYEN (1978) a observé un Babouin trier des cailloux avec un bâton (et en manger), un Mangabey (Cercocebus torquatus) a été observé par GAUTIER-HION et GAUTIER (com.pers.) alors qu'il grattait le sol avec un bâton, et une femelle Drill (Papio leucophaeus) de notre élevage transporte des cailloux soit appuyés d'une main sur la poitrine, soit posés sur les reins ou la peau sexuelle. Ce dernier comportement peut être interprété comme un "jeu à la poupée", un apprentissage des comportements maternels où le singe mime le transport ventro-ventral et le transport dorsal de l'enfant.

## 2.5. Manipulation de fluides ou de substances visqueuses.

L'outil peut dans ce cas être un récipient utilisé pour transporter de l'eau: LOMBARD, 1973, cité par BECK (1980) rapporte qu'un Singe Vert (Cercopithecus aethiops) utilisait une demi-cacahuète vidée pour puiser de l'eau et boire. Plus souvent est rapportée l'utilisation de feuilles, d'"éponges" pour essuyer une substance visqueuse, tant chez le Macaque (CHIANG, 1967) que chez le Babouin (FIELDLER, 1957;

VAN-LAWICK-GOODAL, VAN LAWICK et PACKER, 1973) ou pour envelopper un objet poisseux ainsi que KATZ et KATZ (1936) et NOLTE (1958) l'ont vu faire par le Capucin. Ce dernier comportement peut se rapprocher dans sa motivation de comportements de toilettage. C'est aussi le cas de Singes Hurlleurs que AZARA cité par CARPENTER (1934) et BUFFON cité par CARPENTER (1934) et BOULENGER (1936) ont observé essuyer leurs plaies et de Capucins que FIEDLER (1957), NOLTE (1958), HILL (1960,1967), SIMMONS (1966) et BECK (1980) ont vu s'oindre de substances diverses.

## 2.6. Toilettage

BECK (1980) n'a pas de catégorie "comportement de toilettage", quoiqu'il parle d'une part du nettoyage des plaies (classé comme manipulation de fluides) et d'autre part rapporte l'utilisation de "toilets aids" (CHIPPENDALE cité par KORTLAND et KOOIJ, 1963), l'utilisation par les Babouins d'enfants pour obtenir l'épouillage de leur mère (RANSON et RANSON, 1971) et surtout l'introduction par un Mandrill (Mandrillus) d'un bâton dans une oreille infectée (VINCENT, 1973). Le toilettage, désigné plutôt par le terme épouillage chez le Primates, est pourtant une activité sociale importante dont les motivations ne se rapportent à aucune des catégories précédentes.

## 3. OBSERVATIONS D'UTILISATION D'OUTILS POUR LE TOILETTAGE.

Chez les Primates, la fonction d'épouillage n'est pas restreinte au nettoyage du pelage. L'épouillage inter-individuel est l'une des plus importantes des activités sociales, au point qu'il peut servir à mesurer les relations et les positions

sociales des individus dans le groupe. Il a une fonction de resserrement des liens de cohésion et d'abaissement de l'agressivité inter-individuelle. Il conclut fréquemment les conflits agonistiques (voir illustrations de GALAT, 1983) et les mâles adultes de certaines espèces se font épouiller après les rencontres territoriales (obs.pers. chez le Singe Vert, Cercopithecus aethiops et la Mone de Lowe, C.campbelli lowei). Les individus sans partenaire s'épouillent eux-mêmes et dans ces circonstances, la fonction de réduction du niveau d'excitation est alors évidente.

A notre connaissance, l'utilisation d'outils pour l'épouillage n'a été observée que par GAUTIER-HION et GAUTIER (com.pers.) qui ont vu un Moustac (Cercopithecus cephus gabonensis) s'introduire des pailles ou des brindilles dans l'oreille et décrit que par VINCENT (1973) chez un Mandrill.

### 3.1. Observation chez un Drill.

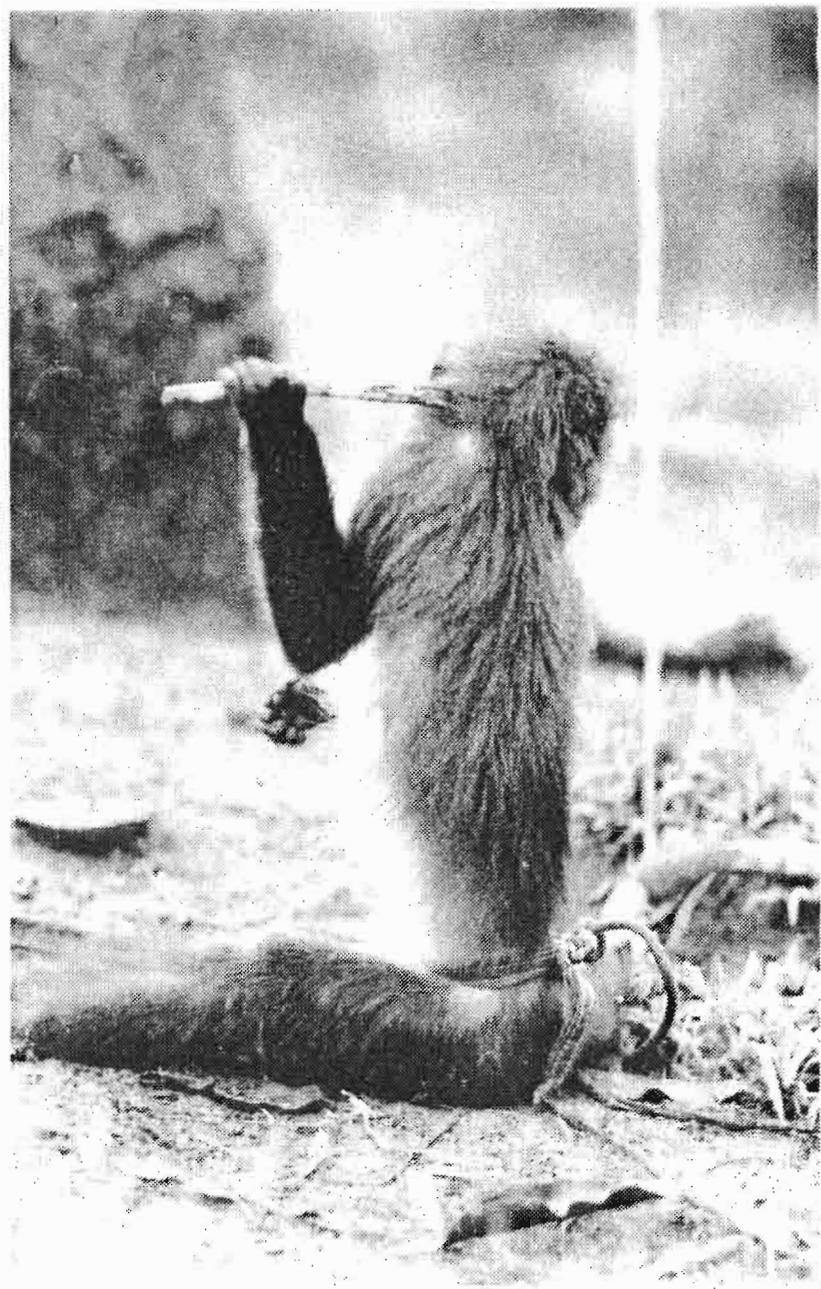
L'élevage de Primates du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé comprend une femelle adulte Drill (Papio leucophaeus), individu "IL". Elle a eu de nombreux contacts sociaux avec d'autres singes et animaux pendant sa jeunesse, mais mène une vie plus solitaire depuis qu'elle a atteint l'âge adulte. Elle est maintenant attachée par une chaîne d'environ 1,5 m fixée à une poulie roulant sur un câble d'une trentaine de mètres situé à 1 m de hauteur environ. Si le Drill s'assoit sous le câble, la chaîne pend verticalement et IL peut alors se placer de manière à ce qu'elle vienne en contact du dos ou de la peau sexuelle. C'est dans ces positions qu'en secouant le câble IL provoque une oscillation de la chaîne qui lui gratte alors pendant 30 à 60 secondes les parties du corps en contact avec elle. Les séances de grattage sont quotidiennes et durent plusieurs minutes. La zone grattée peut être la même pendant toute une séance mais IL peut aussi présenter diverses zones alternativement.

### 3.2. Observations chez des Cercopithèques

La première observation date du 22 avril 1978 et a porté sur un jeune mâle juvénile Mone de Lowe (Cercopithecus campbelli lowei) captif du même élevage (individu "MN"). Il était fixé à un dispositif (laisse, poulie et câble) semblable à celui décrit pour le Drill. L'instrument était une paille et le Cercopithèque s'en servit pour se gratter l'oreille gauche. Le comportement se répéta occasionnellement. Le lendemain d'une nuit d'orage où la chute d'une branche morte avait éparpillé de nombreuses brindilles au sol, la paille fut remplacée par des batonnets et le comportement généralisé au grattage d'autres parties du corps: cuisses, reins, dos, ventre, poitrine, aisselles, nuque et surtout oreille et la zone située derrière l'oreille (figures 1à3). Les batons utilisés avaient tous des dimensions semblables: 15 à 20 cm de log, 3 à 6 mm de diamètre. Une boîte de dattes fut offerte à MN comme une friandise. La fourchette en plastique fournie avec la boîte fut immédiatement utilisée de préférence aux morceaux de bois jonchant le sol, la partie dentée étant toujours celle qui était appliquée contre le pelage. MN prit l'habitude de conserver la fourchette dans sa niche et parcourait jusqu'à 30 m pour aller chercher celle-ci plutôt que de ramasser l'un des batonnets situés près de lui. Cassée, la fourchette fut délaissée. Le 3 mai 1978, MN fabrique l'outil lui même. Après balayage du sol et isolement du singe sur une surface nue mais en présence d'une table en contreplaqué, il en détacha une lame de 20 cm sur 1,6 cm et l'utilisa pour une séquence de toilettage. Le grattage à l'aide du baton se manifestait parfois indépendamment d'un contexte particulier, mais s'observait plus fréquemment à la suite d'une frustration (retrait de l'auteur après une séance d'épouillage, menaces dirigées vers l'auteur par un tiers). Le comportement était alors intense au début



FIGURES 1 à 3 : MALE JUVENILE MONE DE LOWE , Cercopithecus campbelli lowei , individu MN , SE GRATTANT A L'AIDE D'UN BATON ( ADIOPODOUME , COTE D'IVOIRE , A. GALAT-LUONG , 1978 ).



2



3

puis devenait plus précis au fur et à mesure que le niveau d'excitation décroissait. A ce stade, MN montrait parfois des comportements de sollicitation d'épouillage (assis: bras levé et tendu, tête penchée en arrière, GALAT, 1978, film Super 8, ou couché: extension générale des membres, de la tête ou du corps entier) tout en se grattant lui même à l'aide du baton (figure 4). Une séquence ininterrompue conduisait généralement à l'endormissement (figure 5).

Le comportement s'est maintenu plusieurs années indépendamment du contexte social dans lequel il était placé jusqu'au jour où MN disparut après s'être enfui. Attaché au cable de 30 m. il avait des contacts sociaux réguliers avec ses congénères sauvages; maintenu en cage, jeux et épouillages inter-individuels étaient fréquents avec ses compagnons de captivité.

Une femelle Singe Vert (Cercopithecus aethiops sabaeus) (individu "SA") du même élevage a eu l'occasion d'observer MN avant de montrer, plus occasionnellement, le même comportement (figures 6 à 9). Celui-ci a donc pu provenir d'un apprentissage visuel par imitation. Les batons utilisés avaient sensiblement les mêmes dimensions que ceux utilisés par MN. Le comportement s'est maintenu plusieurs mois jusqu'au décès du singe (cause indéterminée).

### 3.3. Observation chez un Mangabey

Après la disparition de MN et de SA, un mâle Mangabey adulte (Cercocebus atys lunulatus), individu "SS", nous fut confié et fut d'abord attaché au cable de SA. Il fut ensuite introduit dans l'une des cages de l'élevage en compagnie d'autres Mangabeys

LEGENDES DES FIGURES 4 A 9 (ADIOPODOUME, COTE D'IVOIRE,  
A. GALAT-LUONG, 1978)

FIGURE 4 . AUTO-SOLLICITATION D'EPOUILLAGE ET  
AUTO-GRATTAGE SIMULTANE DU MALE JUVENILE MONE DE LOWE,  
Cercopithecus campbelli lowei, INDIVIDU MN.

FIGURE 5. ENDORMISSEMENT DE MN A LA FIN D'UNE SEQUENCE  
DE GRATTAGE.

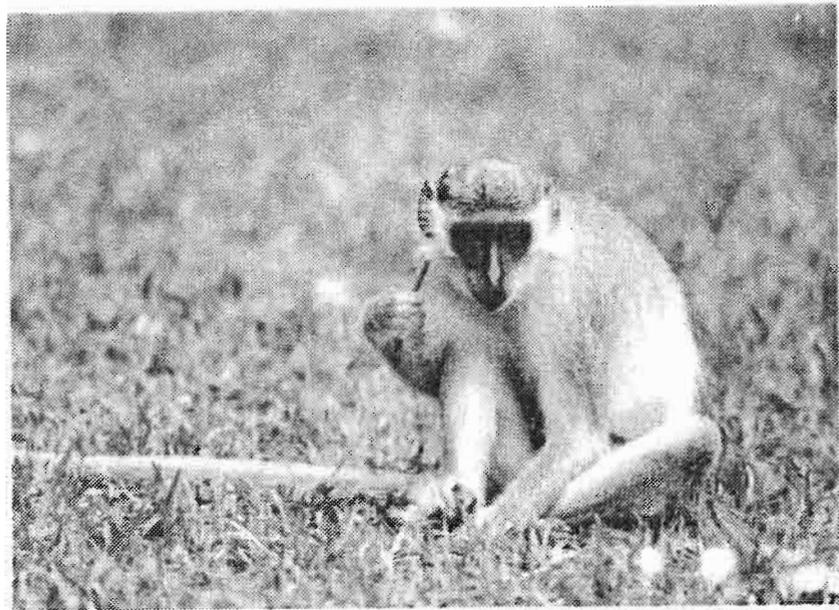
FIGURES 6 A 8. FEMELLE ADULTE SINGE VERT, Cercopithecus  
aethiops sabaesus, INDIVIDU SA, SE GRATTANT A L'AIDE  
D'UN BATON.

FIGURE 9. ENDORMISSEMENT DE SA A LA FIN D'UNE SEQUENCE  
DE GRATTAGE.

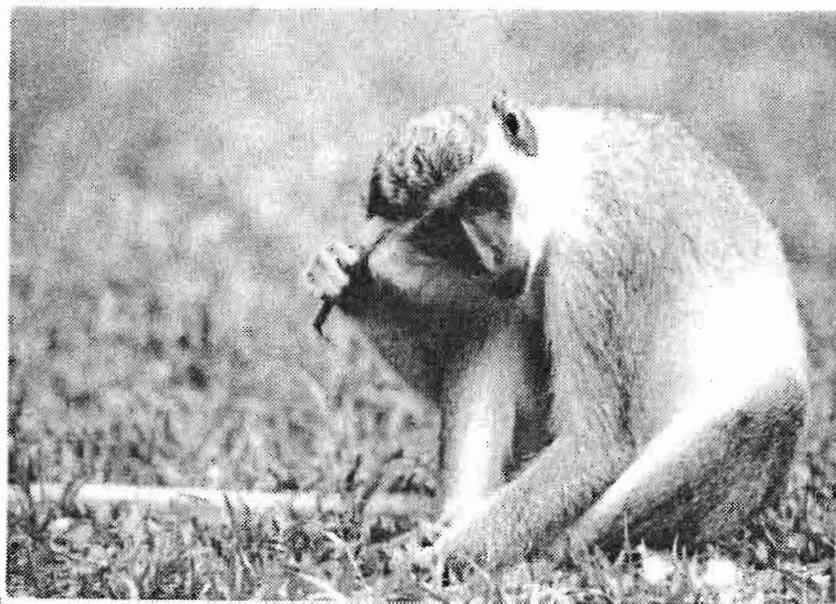


4 5





67



89



et d'un groupe de Singes Verts. Afin de permettre l'expression de comportements de recherche alimentaire, une couche de paille et de feuilles mortes est étalée sur le sol des cages. Au cours de ces recherches, SS sélectionne des brindilles et des pailles de 10 à 40 cm, d'un diamètre généralement inférieur à 5 mm, avec lesquelles il se gratte les mêmes parties du corps que MN. En se répétant, le comportement et le choix des outils se sont affinés. Les batons sont maintenant fréquemment rectifiés dans leur forme: les feuilles sont détachées, l'ustensile est parfois échangé contre un autre, il est brisé s'il est trop long. Dans ce dernier cas, les deux morceaux sont souvent utilisés simultanément, le plus petit généralement pour la tête, le plus grand pour le dos (bien que cela soit le contraire sur la figure 10). Le comportement n'est pas lié à un contexte d'excitation comme c'était le cas pour MN et apparaît en dehors d'événements sociaux particuliers. En revanche, la fonction d'aide à l'endormissement est par contre manifeste, puisque le comportement apparaît pratiquement tous les soirs au coucher.

#### 4. DISCUSSION

Le comportement d'utilisation d'outils pour le toilettage entre difficilement dans le cadre du classement de BECK (1980). En effet, il ne saurait être question ici ni de comportement agonistique ni de jeux. L'outil n'accroît pas la force du sujet, et s'il est utilisé pour gratter des parties du corps plus difficiles à atteindre que d'autres, l'outil ne permet pas ici de surmonter une impossibilité physique (comme c'est le cas des comportements rapportés par BECK) mais simplement d'accroître la précision et l'efficacité d'un comportement naturellement possible. D'ailleurs, le baton est parfois abandonné pour gratter



FIGURE 10 : MALE ADULTE MANGABEY ENFUME ( *Cercocebus atys* )  
INDIVIDU SS , SE GRATTANT A L'AIDE DE DEUX BATONS (ADIPODOUME,  
COTE D'IVOIRE , A. GALAT-LUONG, 1982).

"à la main" une partie précise du corps, puis repris et le comportement poursuivi.

La présence d'un comportement dans le répertoire d'une espèce pose également la question de son avantage sélectif. La valeur adaptative est relativement aisée à déceler aussi bien pour les comportements qui augmentent les possibilités d'action sur l'environnement (atteindre un fruit, l'ouvrir, décourager un prédateur) que pour ceux utilisés à une compétition intraspécifique (parades sexuelles ou de dominances). Il est en revanche difficile de faire valoir qu'un singe qui se gratte la nuque avec un baton est avantagé par rapport à ceux qui s'épouillent sans ustensile. Les sollicitations d'épouillage présentées par MN au cours de certaines séances d'auto-épouillage, l'abaissement du niveau d'excitation et l'endormissement qui leur succède dans la plupart des cas montrent quelle est la motivation sous-jacente. Par ce comportement, le singe peut modifier lui-même son niveau de vigilance, son niveau d'excitation et maîtriser son environnement physiologique interne. Toutefois le même résultat peut être atteint aussi bien par ces individus que par leurs conspécifiques sans outil. Chez MN comme chez les autres singes de notre élevage ayant utilisé des instruments, le comportement apporte donc quelque chose de plus, que le grattage manuel ne procure pas. Il nous semble que cet apport doit se situer non pas au niveau de la fonction, au sens où un marteau est utile pour ouvrir une noix comme une échelle peut l'être pour cueillir un fruit, mais au niveau de la sensation. Les postures adoptées par les sujets font penser que *celles-ci doivent être* d'une qualité différente: lâcher le baton, se gratter à la main le reprendre pour continuer nous en paraissent la preuve. Le contact est peut être plus précis, plus contrasté, l'exploration du corps par le contact de l'instrument est directement observable, et les zones moins accessibles manuellement sont

souvent préférées. En fait, il s'agit d'un comportement d'autostimulation tout à fait comparable à celui manifesté par les rats des expériences de OLDS et MILNER (1954), OLDS (1958, 1961 et 1962). Les sujets d'expérience de cet auteur portent des électrodes implantées dans différentes zones de leur cerveau. Par abaissement d'un levier, ils peuvent provoquer une décharge électrique. Si dans la plupart des positions de l'électrode, la stimulation est rarement répétée après un premier essai, il est en revanche des zones d'implantation de l'électrode qui conduisent les rats à répéter l'autostimulation, négligeant toute autre activité vitale, jusqu'à l'épuisement par manque de sommeil et la mort par inanition (SPIES, 1965). Il est clair que dans ces expériences, les rats ont directement accès à une source de "plaisir", a une sensation dont la valeur de renforcement positif est telle qu'elle surpasse celle des autres activités vitales, comme la satiété après l'alimentation. Nous pensons aussi, <sup>tant</sup> pour les rats des expériences de OLDS que pour les Cercopithécins de notre élevage, qu'au delà d'une quelconque valeur adaptative ou d'un éventuel avantage sélectif, c'est avant tout la recherche de sensations vraisemblablement analogues du plaisir chez l'Homme qui serait à l'origine de ces comportements.

## CONCLUSION.

L'examen des observations relevées dans la littérature a montré:

- que l'utilisation d'outils par les Simiens n'est pas un phénomène rare,
- qu'on l'a décrite chez presque tous les genres,
- que les comportements sont très variés, et que l'on retrouve en particulier les comportements décrits chez le Chimpanzé comme la casse de noix à l'aide de marteaux et la pêche aux termites grâce à des brindilles,
- que ces comportements permettent à l'animal de résoudre un problème généralement insoluble sans l'outil et conférant par là un avantage sélectif au sujet qui les manifeste.

Ce dernier point ne s'applique pourtant pas aux comportements de toilettage que nous décrivons dans le présent travail. L'observation des sujets au cours de leurs activités instrumentales nous fait conclure que dans ces cas :

- il n'y a pas de problème à résoudre ou d'impossibilité à surmonter,
- l'outil n'est pas indispensable,
- la motivation est surtout liée à la recherche de sensations auto-renforçantes .

Les Simiens peuvent utiliser les mêmes outils que les Chimpanzés. Certaines utilisations paraissent "gratuites". Il nous semble que ce domaine, lié à l'émergence et à l'évolution de l'intelligence chez les Primates mériterait d'être le champ d'investigations plus approfondies et non le simple récit de faits anecdotiques ou curieux, comme c'est souvent le cas.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARMBRUSTER, L. 1921. Über Werkzeuggebrauch bei Tieren. Naturwissenschaften 9:303-305.
- BECK, B. 1972. Tool use in captive hamadryas baboons. Primates 13: 276-296.
- BECK, B. 1973a. Observation learning of tool use by captive Guinea baboons (Papio papio). Am. J. Phys. Anthropol. 38: 579-582.
- BECK, B. 1973b. Cooperative tool use by captive hamadryas baboons. Science 182:594-597.
- BECK, B. 1975. Primate tool behavior. In Primate socioecology and psychology, ed., R. Tuttle, pp. 413-447. The Hague, Netherlands: Mouton.
- BECK, B. 1976a. Tool use by captive pigtailed macaques. Primates 17: 301-310.
- BECK, B. 1980. Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals. Gartland STM Press, New York and London.
- BENHAR, E., et SAMUEL, D. 1978. A case of tool use in captive olive baboons (Papio anubis). Primates 19: 385-389.
- BIERENS DE HAAN, J. 1931. Werkzeuggebrauch und Werkzeugerstellung bei einem niederen Affen (Cebus hypoleucus Humb.). Z. Vgl. Physiol. 13:639-695.
- BOESCH, C. 1978. Nouvelles observations sur les Chimpanzés de la forêt de Taï (Côte d'Ivoire). Terre et Vie 32:195-201.

- BOLWIG, N. 1961. An intelligent tool-using baboon . S. Afr. J. Sci. 57:147-152
- BOLWIG, N. 1964. Observations on the mental and manipulative abilities of a captive baboon (Papio doguera). Behaviour 22:24-40.
- BOULENGER ,E. 1936. Apes and monkeys. London: Harrap.
- BOURLIERE,F., BERTRAND,M. et HUNKELER,C. 1969. L'écologie de la Mone de Lowe (Cercopithecus campbelli lowei) en Côte d'Ivoire. Terre et Vie 2: 135-163.
- BOURLIERE,F., HUNKELER,C. et BERTRAND,M. 1970. Ecology and behavior of Lowe's Guenon (Cercopithecus campbelli lowei) in the Ivory Coast. In: Old World Monkeys, Napier et Napier eds. Academic press N.Y.: 297-350.
- CANDLAND,D., FRENCH,J., et JOHNSON,C. 1978. Objet-play: Test of a categorized model by the genesis of objet-play in Macaca fuscata . In: Social play in primates, ed., E. Smith, pp. 259-296. New York: Academic.
- CARPENTER,A. 1887. Monkeys opening oysters. Nature 36:53.
- CARPENTER,C. 1934. A field study of the behaviour and social relations of howling monkeys. Comp.Psych. Mon. 10(2):1-168.
- CARPENTER,C. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. J. Mammal. 16:171-180.

- CHIANG, M. 1967. Use of tools by wild macaque monkeys in Singapore. Nature 214: 1258-1259.
- COOPER, L., et HARLOW, H. 1961. Note on a cebus monkey's use of a stick as a weapon. Psychol. Rep. 8:418.
- DEAG, J., et CROOK, J. 1971. Social behavior and "agonistic buffering" in the wild Barbary macaque. Folia Primatol. 15: 183-200.
- EATON, G. 1972. Snowball construction by a feral troop of Japanese macaques (Macaca fuscata) living under seminatural conditions. Primates 13:411-414.
- EISENTRAUT, M. 1933. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. Z. Säugetierkd. 8:47-69.
- FIEDLER, W. 1957. Beobachtungen zum Markierungs-verhalten einiger Säugetiere. Z. Säugetierkd. 22: 57-76.
- FREESE, C. 1977. Food habits of white-faced capuchins Cebus capucinus L. (Primates: Cebidae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Brenedia 10/11:43-56.
- GALAT, G.,. 1974 . Contribution à l'étude du problème de la reconnaissance individuelle. Expérimentations sur un petit groupe de Cercopithecus cephus cephus . D.E.A. d'Eco-éthologie. Station Biologique de Paimpont. Institut des Sciences du Comportement et de l'Environnement. Université de Rennes.
- GALAT, G. 1983. Socio-écologie du Singe Vert (Cercopithecus aethiops sabaeus) en référence de quatre Cercopithécins forestiers sympatriques (Cercocebus atys, Cercopithecus campbelli, C. diana et C. petaurista) d'Afrique de l'Ouest Thèse de Doctorat d'Etat. Université Paris VI. ORSTOM 448 p.
- GALAT-LUONG, A. 1975. Notes préliminaires sur l'écologie de Cercopithecus ascanius schmidtii , dans les environs de Bangui (R.C.A.). La Terre et la Vie, 29: 288-297.
- GARNER, R. 1892. The speech of monkeys. New York: Charles L. Webster.
- GATINOT, B. 1974. Note sur l'observation d'une utilisation spontanée d'outil chez Erythrocebus patas en captivité Mammalia 38:557-558.

- GOODALL, J. 1964. Tool using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. Nature 201:1264-1266.
- GUILLAUME, P. et MEYERSON, I. 1934. Recherches de l'usage de l'instrument chez les singes, III: l'intermédiaire indépendant de l'objet. J. Psychologie 31:497-554.
- HALL, K. 1963. Tool using performances as indicators of behavioral adaptability. Curr. Anthropol. 4:479-494.
- HAMILTON, W., BUSKIRK, R. et BUSKIRK, W. 1978. Environmental developmental determinants of objet manipulation by chacma baboons (Papio ursinus) in two southern African environments. J. Hum. Evol. 7:205-216.
- HARLOW, H. 1951. Primate learning. In: Comparative psychology, ed. C. Stone, pp. 183-238. New York : Prentice-Hall.
- HERNANDEZ-CAMACHO, J. et COOPER, R. 1976. The non human primates of Colombia. In Neotropical primates-field studies and conservation, eds., R. Thorington and P. Helte, pp. 35-69. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- HLADICK, C. 1973. Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. Terre et Vie 27:343-413.
- HILL, W. 1960. Primates, vol. IV. Cebidae, part A. Edinburgh University Press.
- HILL, W. 1967. Self-anointing in primates with special reference to capuchins (Cebus). Laboratory Primate Newsletter 6:20-21.
- HOBHOUSE, L. 1926. Mind in evolution. London: Macmillan.
- HOOTON, E. 1942. Man's poor relations. Garden City, N.Y.: Doubmeday, Doran.
- HORNADAY, W. 1934. The minds and manners of wild animals. New York Scribner's.

- HUNKELER,C., BOURLIERE,F. et BERTRAND,M. 1972. Le comportement social de la Mone de Lowe (Cercopithecus campbelli lowei). Folia primatol. 17: 218-236.
- IZAWA,K. 1979. Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (Cebus apella). Primates 20:57-76 .
- IZAWA ,K. et MIZUNO,A. 1977. Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchin (Cebus apella) Primates 18: 773-792.
- JENNISON,G. 1927. Natural history : Animals. London: Black.
- KATS,A. 1972b. Intellectual behavior of primates as biological prerequisite of instrumental activity. Paper presented at the twentieth international congress of psychology, Tokyo.
- KATZ,D. et KATZ,R. 1936. Some problems concerning the feeding behavior of monkeys . Proc. Zool. Soc. Lond. 1936:579-582.
- KAWAI,M. 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of japanese monkeys on Koshima Islet . Primates 6:1-30.
- KLEIN,L. 1974. Agonistic behavior in neotropical primates. In Primate aggression, territoriality, and xenophobia,ed. R. Holloway, pp. 77-122. New York: Academic.
- KLUVER,H. 1933. Behavior mechanisms in monkeys. Chicago : the University of Chicago Press.
- KLUVER,H. 1937. Re-examination of implement-using behavior in a cebus monkey after an interval of three years. Acta Psychol. 2:347-397.
- KOOIJ,M. et VAN ZON,J. 1964. Gooinde seriema's,Artis 9:197-201.
- KORTLANDT, A. et KOOIJ,M. 1963. Prothominid behavior in primates (preliminary communication) . Symp.Zool.Soc(London) 10:61-88.
- KRIEG,H. 1930. Biologische Reisestudien in Sudamerika. VXI. Die Affen des Gran Chaco und seiner Grenzgebiete. Z.morphol. Okol. Tiere 18: 760-785.

- KUMMER, H. 1967. Tripartite relations in hamadryas baboons. In social communication among primates, ed., S. Altmann, pp. 63-71. Chicago: University of Chicago Press.
- LYDEKKER, R. 1910. Library of natural history, volume 1: Mammals New York: Saalfield.
- MACKINNON, J. 1971. The Orangutan in Sabah today. Oryx 11:141-191.
- MAPLE, T. 1975. Agressive objet displays of captive baboons. J. Mammal. 56: 949-950.
- MARAI, E. 1969. The soul of the ape. New York : Atheneum.
- MERZ, E. 1978. Male -male interactions with dead infants in Macaca sylvana . Primates 19:749-754.
- MOYNIHAN, M. 1976. The New World Monkeys. Princeton ,N.J. : Princeton University Press.
- NELLMAN, H. et TRENDELLENBURG, W. 1926. Ein Beitrag zur Intelligenzprüfung niederer Affen . Z. Vergl. Physiol. 4:142-200.
- NICKELSON, S. et LOCKARD, J. 1978. Ethogram of Celebes monkeys (Macaca nigra) in two captive habitats. Primates 19: 437-447.
- NOLTE, A. 1958. Beobachtungen über das Instinkverhalten von Kapuzinaffen (Cebus apella) in der Gefangenschaft. Behavior 12: 183-207.
- OAKLEY, K. 1961. On man's use of fire, with comments on tool-making and hunting . In Social life of early man ed. S. Washburn, pp. 176-193. Chicago: Aldine.
- OLDS, J. 1958. Selective effects of drives and drugs on "reward" systems of the brain. in: Neurological basis of behavior. Wolstenholme et Oconnor eds. London Churchill.
- OLDS, J. 1961. Differential effects of drives and drugs on self-stimulation at different brain sites. In : Sheer electrical stimulation of the brain. Hogg foudation for mental health. University of Texas.

- OLDS ,J. 1962. Hypothalamic substrats of reward. Physiol. Rev. 42: 554-604.
- OLDS ,J. et MILNER,P. 1954. Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brains. J. comp. physiol. psychol. 47: 419-427.
- OPPENHEIMER,J. 1973. Social and communicatory behaviour in the cebus monkey. In Behavioral regulators of behavior in primates. ed., C. Carpenter, pp. 251-271. Lewisburg Pa: Bucknell University press.
- OYEN,O. 1978. Stone eating and tool use among olive baboons. Tex.J. Sci. 30:295.
- PETTET,A. 1975. Matters arising-defensive stoning by baboons. Nature 258-549.
- PICKFORD,M. 1975. Matters arising-defensive stoning by baboons. Nature 258: 549-550.
- RAHM,U. 1971. L'emploi d'outils par les Chimpanzés de l'ouest de la Côte d'Ivoire . Terre et Vie 25: 506-509.
- RANSOM,T. et RANSOM,B. 1971. Adult male-infant relations among baboons (Papio anubis) . Folia primatol. 16:179-195.
- RENGGER,J. 1830. Naturgeschte der Säügethiere von Paraguay. Basel Switzerland: Schweighauserschen.
- ROMANES, G. 1892. Animal intelligence. New York: Appleton.
- SCHULTZ,A. 1961. Some features influencing the social life of primates in general and of early man in particular. In Social Life of early man, ed., S. Washburn, pp.58-90 Chicago: Aldine.
- SHEPHERD,W. 1910. Some mental processes of the rhesus monkeys. Psychol. Monogr. 7:1-61.
- SIMMONS,K. 1966. Anting and the problem of self-stimulation . J. Zool. (London) 149: 145-162.

- SPENCE, K. 1937. Experimental studies of learning and the higher mental processes in infra-human primates. Psychol. Bull. 34:806-850.
- SPIES, M. 1965. Food versus intracranial self-stimulation reinforcement in food deprived rats. J. comp. physiol. psychol. 60:153-157.
- STRUHSAKER, T. 1975. The red Colobus monkey. Chicago: University of Chicago Press.
- STRUHSAKER, T. et HUNKELER, C. 1971. Evidence of tool using in the Ivory Coast. Folia primatol. 15: 212-219.
- STRUHSAKER, T. et LELAND, L. 1977. Palm-nut smashing by Cebus a. apella in Colombia. Biotropica 9: 124-126.
- THORINGTON, R. 1967. Feeding and activity of Cebus and Saimiri in a Columbian forest. In Neue Ergebnisse der Primatologie, eds. D. Starck, R. Sneider, and H.J. Kuhn, pp. 180-184. Stuttgart, Germany: Gustav Fischer.
- TOBIAS, P. 1965. Australopithecus, homo habilis, tool-using and tool-making. S. Afr. Archeol. Bull. 20:167-192.
- VAN LAWICK-GOODALL, J. 1970. Tool-using in primates and other vertebrates. In Advances in the study of behavior, vol. 3, eds. , D. Lehrman, R. Hinde, and E. Shaw, pp. 195-249 New York: Academic.
- VAN LAWICK-GOODALL, J., VAN LAWICK, H. et PARKER, C. 1973. Tool use in free living baboons in the Gombe National Park , Tanzania. Nature 241: 212-213.
- VEVERS, G., et WEINER, J. 1963. Use of a tool by a captive capuchin monkey (Cebus apella) .Symp.Zool. Soc.Lond.10:115-118.
- VINCENT, F. 1973. Utilisation spontanée d'outils chez le Mandrill (Primate). Mammalia 37:277-280.

- WARDEN,C., KOCH, A., et FJELD, H., 1940. Instrumentation in cebus and rhesus monkeys. J. Genet. Psychol. 40: 297-310.
- WATSON,J. 1908. Imitation in monkeys. Psychol. Bull. 5:169-178.
- YERKES,R. 1916. The mental life of monkeys and apes: A study of identional behavior. Behav. Monogr. 3:1-145.
- ZUKERMAN,S. 1932. The social life of monkeys and apes. London Kegan Paul, Trench, Trubner.