

INSTITUT FRANCAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DEVELOPPEMENT EN COOPERATION
(ORSTOM)

CENTRE D'ADIOPODOUME
B.P. V51 ABIDJAN (Côte d'Ivoire)

Laboratoire de Mammalogie
U R 701

STRUCTURE DE DEUX COMMUNAUTES DE PRIMATES FORESTIERS D'AFRIQUE :
PARTAGE DES RESSOURCES, SÉPARATION DES NICHES ÉCOLOGIQUES
ET INFLUENCE DU MILIEU SUR LES PARAMÈTRES SOCIO - ÉCOLOGIQUES (★)

par
Anh GALAT-LUONG et Gérard GALAT

(★) Traduction en Français de la communication "Structure of two African Guenon Communities resourcepartitioning and ecological niches" présentée par Gérard GALAT et Anh GALAT-LUONG au Symposium "Biologie, Phylogénie et Spéciation chez les Cercopithèques forestiers", Paimpont, août 1985.

En vous présentant les principales caractéristiques démographiques et écologiques de sept espèces de simiens d'un même site de la forêt de Taï en Côte d'Ivoire, nous allons tenter de montrer d'une part comment elles se partagent les ressources disponibles dans leur milieu, et d'autre part comment certains paramètres socio-écologiques comme la taille des bandes et leur structure sociale, la surface des Domaines Vitaux et les comportements territoriaux peuvent être liés aux modalités de répartition de ces disponibilités.

Les sept espèces comptent trois colobes :

le Colobe bai, *Colobus badius*, le Magistrat, *C. polykomos* et le Colobe de Van Beneden, *C. verus*, Un Mangabey, *Cercocebus atys* et trois Cercopithèques : la Diane, *Cercopithecus diana*, la Mone de Campbell, *C. campbelli* et le Pétauriste, *C. petaurista*. Elles sont rangées sur le tableau I par effectif moyen des bandes décroissant. Ce paramètre permet de distinguer deux groupes. L'un comprend les espèces dont les bandes ont en moyenne plus de 35 membres, le Colobe bai et le Mangabey. L'autre celles dont l'effectif moyen est inférieur à 15 et réunit la Diane, le Magistrat, la Mone, le Pétauriste et le Colobe de Van Beneden.

Les bandes peuvent comprendre un ou plusieurs mâles adultes selon les espèces. Colobes bais et Mangabeys sont multi-mâles, les autres espèces très généralement uni-mâles, ce qui permet là aussi de distinguer deux groupes, les mêmes que précédemment.

Ces bandes se déplacent sur des domaines vitaux plus ou moins importants. Colobes bais, Mangabeys et Dianes parcourent des domaines vitaux de 100 ha ou davantage, les autres espèces n'utilisent au contraire que moins de 50 ha. On a de nouveau deux groupes qui comprennent les mêmes espèces à l'exception de la Diane qui se comporte sur ce plan comme les espèces à grandes bandes multi-mâles. Il faut ici noter que sur le site d'étude les petits domaines vitaux sont inclus dans les grands : il y a deux bandes de Magistrats, de Mones, de Pétauristes et de Colobes de Van Beneden sur le domaine vital d'une bande de Dianes, ainsi que deux demi domaines vitaux de Colobes bais, l'ensemble étant lui-même inclus dans celui d'une bande de Mangabeys.

CARACTÉRISTIQUES SOCIO-ÉCOLOGIQUES DE SEPT ESPÈCES DE CERCOPITHÈQUES
MEMBRES D'UNE MÊME COMMUNAUTÉ DE PRIMATES DE LA FORÊT DE TAÏ, CÔTE D'IVOIRE

ESPECES	EFFECTIF MOYEN	STRUCTURE SOCIALE	DOMAINE VITAL (Ha)	STRATIFICATION			REGIME ALIMENTAIRE %	ABONDANCE RELATIVE DES RESSOURCES	UTILISATION DU DOMAINE VITAL	COMPORTEMENT TERRITORIAL
				Eme	Can+ % Inf	So1				
<i>Colobus badius</i>	37 (70 max)	♂♂ } >35	100	42	58	0	81	♂	-	
<i>Cercocebus atys</i>	36 (48 max)		500	≥100	2	70	29	91	♂	-
<i>Cercopithecus diana</i>	14	♂ } <15	93	33	67	0	72	♂	+ -	
<i>Cercopithecus polykomos</i>	11		41				33	67	0	52
<i>Cercopithecus campbelli</i>	11 (max <33)		40	14	85	1	78	♂	+	
<i>Cercopithecus petaurista</i>	11		41	4	96	0	77	♂	+	
<i>Colobus variegatus</i>	7		31	15	83	2	70	♂	+	

TABEAU I

On peut ainsi considérer que les disponibilités sont à priori les mêmes pour toutes les espèces.

Ces singes se déplacent toutefois non sur des surfaces, mais dans des volumes. Nous avons utilisé deux critères pour quantifier l'arboricolisme des espèces. D'une part la stratification en mesurant le temps passé dans quatre strates, sol, inférieure, canopée et émergents. D'autre part, l'utilisation de différents types de supports, que nous ne développerons pas ici faute de temps, mais dont les résultats vont dans le même sens que pour la stratification (Galat, 1983 ; Galat-Luong, 1983 ; Galat et Galat-Luong, 1985). Nous n'avons pas fait figurer sur le tableau I les durées d'occupation de la canopée qui est la strate la plus volumineuse, car toutes les espèces, sauf le Mangabey, y passent à peu près la moitié de leur temps. Nous l'avons regroupée ici avec la strate inférieure. L'ensemble forme une strate dense et relativement homogène, apparemment riche en disponibilités, tant de supports que de nourriture. Trois espèces y passent l'essentiel de leur temps : la Mone, le Pétauriste et le Colobe de Van Beneden. Le sol n'est pratiquement utilisé que par le Mangabey alors que les émergents sont surtout fréquentés par le Magistrat, la Diane, et particulièrement par le Colobe bai. Contrairement à l'ensemble Canopée-strate inférieure, ces deux strates apparaissent relativement peu riches et hétérogènes. Les émergents sont dispersés dans l'espace et l'ensemble forme un volume peu dense. De même, le sol en forêt primaire est dépourvu de strate herbacée et comprend essentiellement des troncs et de jeunes repousses sans fruits.

Le partage des ressources physiques du milieu (supports, sites de repas, trajets pour la locomotion etc...) se fait donc de deux manières selon leur richesse. Si les disponibilités sont abondantes, comme c'est le cas de la canopée, il y a utilisation commune par toutes les espèces. Si au contraire les disponibilités sont réduites comme c'est le cas des émergents et du sol, il y a spécialisation et une ou quelques espèces seulement les utilisent en quantité appréciable.

Une conséquence de cette conclusion est que, contrairement à ce que nous avons déduit des recouvrements des domaines vitaux, les milieux effectivement utilisés par les espèces sont différents.

Dans cette végétation, les singes prélèvent leur nourriture. Celle-ci est différente selon les espèces. Certaines sont surtout folivores comme le Colobe bai et le Colobe de Van Beneden, d'autres essentiellement frugivores comme le Mangabey, la Diane, la Mone et le Pétauriste. Une espèce, le Magistrat adopte un régime mixte. Cette constatation renforce la conclusion précédente. En fait, dans cet habitat commun aux sept espèces, non seulement les milieux fréquentés sont différents, mais du fait que les aliments prélevés sont également différents, les ressources disponibles, physiques et alimentaires sont différentes.

En tenant compte des strates utilisées et des préférences alimentaires, tentons d'estimer, au moins d'une manière relative, l'abondance de ces ressources pour chacune des espèces. Nous dirons que les deux espèces (Colobe bai et Mangabey) qui utilisent en proportions importantes les strates peu denses et hétérogènes disposent de moins de ressources par unité de surface que celles (Mone, Pétauriste et Colobe de Van Beneden) qui utilisent surtout les strates denses et homogènes. Entre le Magistrat et la Diane, qui fréquentent tous deux également les émergents en proportions importantes, nous dirons que l'éclectisme alimentaire du Magistrat augmente, toujours relativement, l'abondance des ressources disponibles alors que ce n'est pas le cas de la Diane. Toutefois une particularité comportementale de cette dernière espèce, son extrême rapidité de déplacement, compense en partie sa plus grande spécialisation alimentaire en lui permettant d'explorer très rapidement cette strate.

Cette dernière remarque nous conduit à décrire les stratégies d'utilisation quotidienne du domaine vital, dans la mesure où elles conditionnent les possibilités physiques de défense territoriale. Aucune des espèces à grand domaine vital ne l'utilise quotidiennement de la même manière.

Le Colobe bai exploite généralement un même bosquet d'émergents pendant plusieurs jours consécutifs, dormant souvent dans ou à proximité des arbres dont il consomme les feuilles. Les déplacements importants sont épisodiques et trop peu fréquents pour permettre une surveillance efficace des limites du domaine vital. Quand deux bandes se rencontrent, elles s'évitent sans manifester de comportements territoriaux.

Au contraire la bande de Mangabeys prospecte son domaine vital en permanence. Sa progression est relativement lente et le domaine vital très étendu. Une partie seulement du domaine vital est visitée chaque jour ce qui, là aussi, rend difficile une défense territoriale qu'en fait nous n'avons jamais observée.

Nous avons noté que la Diane était un singe extrêmement rapide dans ses déplacements. Cela lui permet de parcourir chaque jour l'ensemble de son domaine vital, bien qu'il soit vaste. Cette surveillance, nécessaire pour la découverte de nouvelles fructifications, est d'autant plus efficace quant au repérage des membres des bandes conspécifiques que l'espèce est bruyante, parée de couleurs vives et qu'elle se déplace surtout dans les émergents. De fait, la Diane est fréquemment la première à engager des conflits territoriaux.

A l'inverse, la défense territoriale des petits domaines vitaux des quatre autres espèces est relativement aisée, soit que les bandes parcourent chaque jour une grande partie de leur aire comme c'est le cas de la Mone, du Pétauriste et du Colobe de Van Beneden, soit que, tout en restant relativement sédentaire sur plusieurs jours, la bande se disperse sur une large zone au cours de la journée, c'est le cas du Magistrat. Dans tous les cas, les comportements territoriaux sont facilités et leur portée amplifiée par les cris forts des mâles adultes.

Nous retrouvons là encore les deux groupes d'espèces que nous avons distingués dès le début de l'exposé. Ils pourraient être ainsi caractérisés, l'un par de grandes bandes multi-mâles vivant sur de vastes domaines vitaux aux ressources relativement peu denses et dispersées, non défendus, il s'agit du Colobe bai et du Mangabey ; l'autre par de petites bandes uni mâles se déplaçant sur de petits domaines vitaux dans des strates à végétation dense et homogène défendus à l'aide de comportements territoriaux marqués.

Ce second groupe comprend les cinq autres espèces malgré deux exceptions apparentes. L'une est l'importance de l'utilisation des émergents et la grande taille du domaine vital de la Diane qui devrait l'inclure dans le groupe des espèces à grandes bandes multimatinales, mais pour laquelle nous avons souligné que la rapidité des déplacements compensait la relative pauvreté du milieu. L'autre est l'importance également de l'utilisation des émergents par le Magistral qui dans ce cas est compensée par l'augmentation relative des disponibilités tant par l'éclectisme du régime alimentaire que par la variété des strates utilisées lorsque la bande se disperse.

Retrouverait-on ces relations dans une autre communauté ? Si l'on compare la communauté de Taï à une autre vivant dans un milieu semblable, celle de M'passa par exemple, étudiée au Gabon par Annie et Jean-Pierre Gautier et leur équipe (Gautier-Hion et Gautier, 1974), on remarque en premier lieu, ainsi que l'a montré Bourlière (1985), des différences au niveau de la richesse spécifique : 11 espèces de primates à Taï contre 14 à M'passa, au niveau de la biomasse : 1025 kg/km² à Taï contre 525 à 750 à M'passa et au niveau de leur structure même. Toutes les guildes de l'une ne sont pas représentées au sein de l'autre : il n'y a pas par exemple d'arboricoles diurnes folivores à M'passa alors qu'il y en a 3 à Taï, et celles qui le sont ne comprennent pas le même nombre d'espèces. On trouve ainsi 7 arboricoles diurnes frugivores à M'passa et 5 seulement à Taï.

On peut aussi tenter de rechercher des similitudes au niveau des espèces ou au niveau des niches écologiques. En ne considérant que les simiens et en commençant par les espèces phylogénétiquement les plus voisines, *Cercopithecus campbelli* et *C. pogonias* d'une part, *C. petaurista* et *C. cephus* d'autre part, on peut conclure en première approximation que les niches écologiques des espèces appartenant aux mêmes super-espèces sont équivalentes. Au sein du même genre *Cercopithecus*, *C. diana* et *C. nictitans* possèdent eux aussi des niches apparemment voisines.

En revanche, le Mangabey de M'passa présente des caractéristiques différentes de celles du Mangabey de Taï. Quant aux autres espèces, elles appartiennent à des genres différents : *Colobus* à Taï, *Cercopithecus*, *Miopithecus* et *Mandrillus* à M'passa. Si une comparaison trait pour trait entre *Colobus verus* à Taï et *Cercopithecus neglectus*, *Miopithecus* et *Cercocebus albigena* à M'passa (Galat-Luong, 1983) montre bien que la niche du Colobe de Van Beneden présente des similitudes avec certains éléments des niches des trois espèces gabonaises, les deux autres Colobes de Taï et le Mandril de M'passa restent sans équivalents.

Toutefois, malgré ces différences de structure, on retrouve des similitudes dans le fonctionnement des deux communautés, d'une part au niveau des associations plurispécifiques que nous n'avons pas le temps d'évoquer ici, mais qui impliquent de forts liens mutualistes, et d'autre part au niveau des liens unissant milieu fréquenté et paramètres socio-écologiques que l'on retrouve ici aussi.

L'espèce terrestre, *Mandrillus sphinx* vit en grandes bandes multi-mâles sur de très grands domaines vitaux non défendus (Jouventin, 1975), et si l'on admet que la diversité spécifique de la végétation de la forêt inondée est moins importante que celle de la forêt environnante, la tendance s'applique aussi à *Miopithecus talapoin* (Gautier-Hion, 1972) et à *Cercocebus albigena* (Quris, 1975) qui vivent également en grandes bandes multimâles sur de vastes domaines vitaux non défendus.

En revanche, les Cercopithèques arboricoles vivent sur de petits domaines vitaux en petites bandes uni-mâles à tendance territoriale, le moins territorial étant le plus terrestre (*Cercopithecus neglectus*, à 15 %), Gautier-Hion et Gautier, 1978b).

Les paramètres socio-écologiques étudiés semblent donc corrélés au milieu fréquenté. Les milieux riches et homogènes, en permettant à chaque groupe de découper l'espace en portions où chacun peut réunir d'une manière prévisible "ce dont il a besoin chez lui" semblent favoriser la vie en petits groupes uni-mâles défendant de petits domaines vitaux à l'aide de comportements territoriaux ritualisés,

alors que les milieux peu denses hétérogènes aux ressources dispersées dans l'espace et dans le temps favorisent la vie en grandes bandes multimâles se déplaçant sur de vastes domaines vitaux impossibles à défendre.

Dans ce contexte, se pose ici la question de la poule et de l'oeuf : les espèces se sont-elles adaptées, en modifiant leurs caractéristiques socio-écologiques en vivant dans les milieux qu'elles occupent, ou, au contraire, ces milieux sont-ils fréquentés par les seules espèces présentant les caractéristiques le permettant ? Si c'est la seconde proposition qui est correcte, alors les caractéristiques socio-écologiques, effectifs des bandes, structure sociale, surface des domaines vitaux, arboricolisme, comportement territorial, pourraient être utilisés comme critères permettant d'apprécier des distances phylogénétiques.

Il semble en fait qu'une grande prudence s'impose, car nous avons mis en évidence ces mêmes relations entre répartition des ressources et caractéristiques socio-écologiques, non pas en étudiant le partage d'un même milieu par des espèces différentes, mais au contraire l'adaptation de populations différentes d'une même espèce, en l'occurrence le Singe vert, *Cercopithecus aethiops* à des conditions écologiques variées (Galat, 1975, 1983 ; Galat et Galat-Luong, 1976, 1977, 1978b). En milieu sahélien, au Sénégal, où les ressources sont extrêmement hétérogènes, tant dans l'espace que dans le temps, le Singe vert vit en très grandes bandes, jusqu'à 174 individus, de structure multi-mâles sur de vastes domaines vitaux non défendus, alors qu'en milieu soudanien, plus riche et plus homogène, les bandes sont petites, uni-mâles pour les plus petites et défendent des territoires de superficie réduite.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURLIERE (F) -1985- Primate Communities : Their Structure and Role in Tropical Ecosystems. International Journal of Primatology, vol 6, n° 1, 1-25.
- GALAT (G.) -1975- Eco-éthologie de *Cercopithecus aethiops sabaesus* en limite d'aire de répartition au Sénégal. Rapport d'élève de 2ème année. Centre ORSTOM de Dakar, 216 p., multigr., 65 tabl., 32 fig.
- GALAT (G.) -1983- Socio-écologie du singe vert (*Cercopithecus aethiops sabaesus*) en référence de quatre Cercopithécinés forestiers sympatriques (*Cercocebus atys*, *Cercopithecus campbelli*, *C. diana*, *C. petaurista*) d'Afrique de l'Ouest. Thèse de Doctorat d'Etat, ORSTOM, Adiopodoumé, 500 p., multigr.
- GALAT (G.), GALAT-LUONG (A) -1976- La colonisation de la mangrove par *Cercopithecus aethiops sabaesus* au Sénégal. La Terre et la Vie. Revue d'Ecologie appliquée, 30(1) : 3-30.
- GALAT (G.), GALAT-LUONG (A) -1977- Démographie et régime alimentaire d'une troupe de *Cercopithecus aethiops sabaesus* en habitat marginal au Nord Sénégal. La Terre et la Vie. Revue d'Ecologie appliquée, 32(4) : 557-578, 1 fig., 4 tabl., 9 pl.
- GALAT (G.) GALAT-LUONG (A) -1978b- Les effectifs des bandes et les stratégies d'occupation de l'espace chez le Singe Vert (*Cercopithecus aethiops sabaesus*) au Sénégal. Méthodes d'étude et résultats préliminaires. ORSTOM Centre d'Adiopodoumé. 26 pp. multigr.
- GALAT (G.) GALAT-LUONG (A) -1985a- La communauté de Primates diurnes de la Forêt de Taï, Côte d'Ivoire. Revue d'Ecologie appliquée, Terre Vie. vol. 40, p 3-32.

- GALAT-LUONG (A) -1983- Socio-écologie de trois Colobes sympatriques, *Colobus badius*, *C. polykomos* et *C. verus* du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. L'utilisation d'outils chez les Simiens et observations d'utilisation spontanée d'outils pour le toilettage chez quatre espèces de Cercopithécinés: le Drill (*Papio leucophaeus*), la Mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowei*), le Singe Vert (*Cercopithecus aethiops sabaenus*) et le Mangabey enfumé (*Cercocebus atys*). Thèses de Doctorat d'Université. ORSTOM-Paris, 226 p., multigr.
- GAUTIER-HION (A.) -1972- Etude écologique et comportementale du Talapoin. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. de Rennes.
- GAUTIER-HION (A.) et 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.) et GAUTIER (J.P.) -1978b- Le Singe de Brazza et le Talapoin : deux stratégies dans le même milieu. Bull SFECA, 2, pp 37-48.
- JOUVENTIN (P.) -1975- Observations sur la socio-écologie du Mandril. Terre et Vie 29(4) : 493-532.
- QRIS (R.) -1975- Ecologie et Organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le Nord - Est du Gabon. Terre Vie 29 : 357 - 398.