

## OBSERVATIONS SUR LA SOCIO-ÉCOLOGIE DU MANDRILL

par Pierre JOUVENTIN

*Laboratoire de Primatologie et d'Écologie Équatoriale,  
Makokou, Gabon \**

Les babouins ont été les premiers singes du Vieux Monde étudiés intensivement. Depuis les travaux de Zuckerman (1932) jusqu'à ceux de Kummer (1966), les études marquantes se sont succédé sur ce groupe. La présence des cynocéphales en milieu « ouvert » a facilité le travail sur le terrain. En captivité, l'évidence des liens sociaux s'est imposée aux observateurs. Sur un matériel d'observation aussi aisée, le passage de l'étude descriptive à l'interprétation s'est fait sans heurts.

On sait que divers auteurs, dont le plus marquant est Crook (1970), ont lié le type de structure sociale observé chez les babouins à la vie en savane ou en zone aride. Les discussions qui ont suivi la formulation de cette hypothèse socio-écologique rendaient urgente l'étude des babouins de grande forêt, et cela nous a amené à nous intéresser au Mandrill (*Mandrillus sphinx*). En effet, alors que le genre *Papio* vit généralement en savane plus ou moins boisée ou dans des montagnes arides, le genre *Mandrillus* est strictement inféodé à la forêt humide. Si le milieu « ouvert » a influencé les structures sociales observées chez les Babouins, on doit s'attendre à ce que l'environnement « fermé » de la forêt équatoriale ait déterminé un type complètement différent de société chez le Mandrill.

Gartlan (1970) a déjà tenté une étude sur le terrain du proche parent du Mandrill, le Drill (*Mandrillus leucophaeus*). Mais suivre une troupe de singes terrestres en forêt équatoriale, où la visibilité est réduite, présente de telles difficultés qu'en quinze mois, Gartlan n'a pu rencontrer les drills qu'à vingt-neuf reprises, généralement sans pouvoir observer l'ensemble de la troupe.

---

(\*) Adresse actuelle : C.N.R.S., INP. 7, 31 Chemin Joseph-Aiguier, 13274 Marseille, Cédex 2.

Quant au Cynocéphale qui semble le plus adapté à la vie en forêt, c'est-à-dire le Mandrill, seule une note de Sabater Pi (1971) donnait jusqu'ici un aperçu de sa biologie en milieu naturel. La position systématique, comme la distribution géographique, du genre *Mandrillus* est d'ailleurs toujours discutée. Doit-on considérer les diverses formes comme des espèces ou des sous-espèces ? Faut-il les rattacher ou non au genre *Papio* ? Le Mandrill existe-t-il au Nord de la Sanaga ? Mandrill et Drill sont-ils sympatriques ? Y a-t-il plusieurs sous-espèces de Mandrills ? Quelles fonctions remplissent les pigmentations du plus coloré des mammifères ? On voit par ces quelques questions combien cet animal reste énigmatique et peu connu.

#### MÉTHODES DE TRAVAIL.

Le Mandrill est un singe itinérant. Il se déplace constamment et ne revient pas dormir chaque nuit dans le même arbre de sommeil. Nous n'avons donc, au cours de notre étude, jamais pu trouver le moyen de retrouver une troupe à coup sûr. Les tentatives d'attraction par des dépôts de nourriture ont, jusqu'à présent, échoué. La portée des émetteurs-radio, que nous comptions fixer sur des animaux capturés puis relâchés, s'est avérée très insuffisante dans un milieu aussi dense et pour des animaux aussi mobiles. Enfin, les tentatives faites, en dernier recours, pour habituer les animaux à notre présence, en nous plaçant sur leur chemin sans nous cacher et sans bouger, plusieurs fois de suite dans la même journée, n'ont pas non plus été couronnées de succès car la visibilité est inférieure à la distance de fuite.

Il nous a donc fallu nous en tenir aux rencontres fortuites et au pistage. Grâce aux conseils de chasseurs africains expérimentés, nous avons appris à reconnaître et suivre les traces du Mandrill en forêt. Les indices intéressants étaient surtout constitués par :

- les zones de sol dénudé, dont les Mandrills retirent les feuilles mortes pour y chercher des insectes,
- les zones de terre fouillées pour la récolte des racines et des bulbes ;
- les jeunes pousses de feuillage dont la base avait été consommée par les Mandrills,
- les branchages pliés ou brisés sur leur passage,
- les vieilles souches dilacérées pour en extraire des larves de Coléoptères,
- les excréments,
- les restes de fruits dans lesquels peuvent se distinguer leurs coups de dents,

— les empreintes sur sols meubles, en particulier au passage des ruisseaux.

Il faut aussi différencier ces traces de celles d'autres animaux comme le Potamochère (*Potamochoerus porcus*) pour les restes de fruits ou les sols fouillés, le Chimpanzé (*Pan troglodytes*) ou le Gorille (*Gorilla gorilla gorilla*) pour les débris de fruits et de jeunes pousses, les divers Cercopithèques pour les bruits de branches et même certains oiseaux, en particulier le *Francolinus lathami*, qui édifie des amas de feuilles mortes. Il faut ajouter que des traces vieilles de plusieurs dizaines de minutes devenaient sans valeur vu la vitesse de déplacement de nos singes. Quant au bourdonnement des mouches qui accompagne les troupes et à l'odeur pénétrante des Mandrills, ils constituaient des indices beaucoup moins utiles, car liés de trop près à la présence des animaux recherchés. Par contre, les recherches étaient grandement facilitées, dans ce milieu où la visibilité est faible, par les cris émis par ces animaux et par les secouages de feuilles ou de branches.

Cette étude est basée sur deux missions en forêt gabonaise ayant pour seul but l'étude du Mandrill. Nous avons préféré effectuer deux séjours de trois mois plutôt qu'un seul de plus longue durée, du fait de la nature épuisante du travail de terrain dans un tel milieu. Notre premier séjour eut pour cadre la région de Makokou (février, mars et avril 1973). Le second nous a permis un périple dans la région de Booué (mai, juin et juillet 1974). Pendant chaque séjour, il a été parcouru environ trois mille kilomètres en voiture sur les pistes et un millier de kilomètres à pied en forêt. Trente-neuf contacts visuels ont eu lieu avec les Mandrills, dont les dates et les durées sont consignées sur le tableau I. Il y a donc eu en moyenne un contact pour chaque cinquante kilomètres à pied.

## I. — REGIME ALIMENTAIRE ET NICHE ECOLOGIQUE.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — Nous avons été frappés au cours de nos randonnées par la répartition géographique uniforme de cette espèce. Jamais nous n'avons trouvé de lieu où nos singes étaient vraiment abondants, ni de région où ils étaient rares. Partout où nous sommes passés au Gabon et où nous avons obtenu des renseignements dignes de foi, les Drills (*Mandrillus leucophaeus*) étaient absents et les Mandrills (*Mandrillus sphinx*) présents (fig. 1). Nos observations confirment donc tout à fait celles de Sabater Pi (1971) pour la Guinée Equatoriale, et viennent à l'appui de l'hypothèse de Grubb (1973) selon laquelle Drills et Mandrills seraient allopatriques. On ne voit d'ailleurs pas très bien

TABLEAU I

*Relevé des contacts visuels avec les Mandrills et de leur durée.*

Numéro d'ordre	Date	Ville la plus proche	Village ou rivière le plus proche	Durée du contact visuel
1	24-II-1973	Makokou	Nyame Pende	0 h 30
2	9-III-1973	Makokou	Adoue	0 h 30
3	14-III-1973	—	Nyame Pende	0 h 15
4	22-III-1973	—	Adoue	1 h 00
5	22-III-1973	—	Minkouala	0 h 10
6	23-III-1973	—	Niabaga	9 h 00
7	26-III-1973	Booué	La Lopé	2 h 00
8	27-III-1973	—	—	1 h 00
9	27-III-1973	—	—	0 h 05
10	28-III-1973	—	—	0 h 03
11	28-III-1973	—	—	0 h 02
12	29-III-1973	—	—	0 h 04
13	5-IV-1973	Makokou	Adoue	0 h 45
14	7-IV-1973	—	Minkouala	0 h 45
15	8-IV-1973	—	Adoue	0 h 30
16	8-IV-1973	—	Adoue	0 h 35
17	10-IV-1973	—	Minkouala	0 h 25
18	18-IV-1973	—	Adoue	0 h 20
19	20-IV-1973	—	Ipassa	0 h 30
20	21-IV-1973	—	Ipassa	1 h 05
21	25-26-IV-1973	—	Niabaga	12 h 00
22	26-V-1974	Belinga	Ebandak	0 h 10
23	26-V-1974	—	—	0 h 02
24	2-VI-1974	Makokou	Tsi-Belong	0 h 20
25	2-VI-1974	—	—	0 h 03
26	5-VI-1974	Booué	La Lopé	0 h 01
27	11-VI-1974	—	Mikongo	5 h 00
28	19-VI-1974	—	Ngolo	0 h 30
29	21-VI-1974	—	—	0 h 30
30	22-VI-1974	—	—	1 h 30
31	22-VI-1974	—	—	3 h 15
32	1-VII-1974	—	—	0 h 01
33	2-VII-1974	—	—	0 h 01
34	2-VII-1974	—	—	0 h 30
35	5-VII-1974	—	—	2 h 30
36	11-VII-1974	—	Mikongo	1 h 15
37	11-VII-1974	—	—	0 h 05
38	16-VII-1974	—	—	0 h 15
39	16-VII-1974	—	—	0 h 30

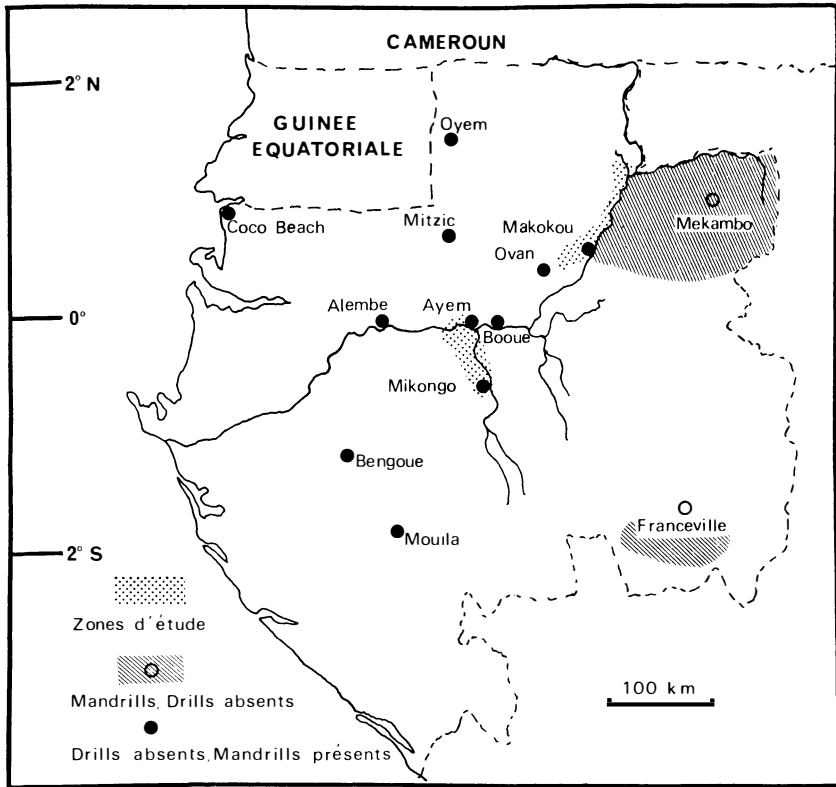


Figure 1. — Répartition du Mandrill en République Gabonaise. Les cercles clairs indiquent que Drills et Mandrills sont absents dans les localités concernées ; les cercles noirs, que le Drill est absent mais le Mandrill présent.

comment deux espèces aussi voisines et à écologie si semblable pourraient habiter dans la même région.

Par ailleurs signalons que les rivières importantes comme l'Ivindo constituent des barrières infranchissables pour les Mandrills qui doivent les contourner. Alors que les babouins du parc de Niokolo Koba, d'après ce que nous a rapporté Balzano (com. pers.), peuvent traverser des fleuves à la nage (1) et que Schultz (1972, p. 66) a vu des hamadryas et des geladas s'ébattre dans l'eau des fossés entourant leurs enclos, les mandrills, comme les gorilles ou les chimpanzés, ne savent pas nager. Nous avons eu l'occasion de trouver noyé dans l'Offoué un mâle adulte. Il ne

(1) En utilisant au maximum, il est vrai, les arbres échoués, les flots, et en ne nageant que le minimum strictement nécessaire.

portait trace d'aucune blessure et a d'ailleurs été consommé par les indigènes. Le 9 avril 1973, notre Mandrill mâle apprivoisé a refusé de monter spontanément dans une pirogue et s'est montré visiblement apeuré lors de la traversée du fleuve. Abandonné sur un îlot rocheux, il ne put s'en échapper et lorsque nous sommes allés le rechercher, il s'est accroché à nous et a tenté de sauter sur la berge dès que nous avons accosté. Mais l'eau étant recouverte de plantes flottantes, il a coulé et n'a pu se sortir de l'eau qu'en s'agrippant à une pirogue à l'amarre (1).

L'inégale aptitude à la nage des différentes espèces de Cercopithécidés a influé fortement sur le processus de spéciation et sur l'homogénéité des populations de ces singes, ainsi que l'ont signalé A. et J.P. Gautier (1971). L'inaptitude à la nage du Mandrill est sans doute à l'origine de la formation des sous-espèces que certains systématiciens croient pouvoir distinguer chez *Mandrillus sphinx*.

MILIEUX ET STRATES COLONISÉS. — Comme l'indique le tableau II, on peut trouver les Mandrills dans différentes strates de la forêt — bien que très rarement dans la canopée — et dans bien des milieux. Mais la fréquence des rencontres est évidemment liée à l'abondance en nourriture des différents milieux. Ainsi, s'il est très rare d'observer des Mandrills dans les savanes fermées, cela provient certainement de la pauvreté de cet habitat en aliments consommés par cette espèce. Contrairement à une opinion répandue, nous n'avons pas eu la preuve que la présence du Mandrill soit liée à celle de reliefs montagneux. Nous avons souvent observé des troupes en terrain boisé plat et il nous a semblé que la présence de ce primate était plus liée à la densité du couvert forestier qu'au relief de la région. L'association fréquente de notre espèce avec les régions accidentées est probablement due au fait que ce sont ces dernières qui sont les moins défrichées.

Enfin, il nous paraît nécessaire d'établir une distinction entre les troupes vivant uniquement des ressources naturelles de la forêt primaire (région de Booué) et celles fréquentant les abords des villages et qui bénéficient de ce fait de l'apport supplémentaire des plantations indigènes (région de Makokou).

LES DÉPLACEMENTS ET LE RYTHME D'ACTIVITÉ. — Lorsqu'on a la chance de trouver les Mandrills et surtout de se placer à un bon poste d'observation sans avoir été aperçu et signalé par les subadultes qui s'interposent entre l'intrus et le noyau de la troupe, on peut généralement assister au tableau suivant :

---

(1) Les Mandrills du zoo de Duisbourg sont maintenus en captivité sur un îlot entouré d'eau.

- au sol se déplacent un gros mâle adulte (le « leader »), et parfois plusieurs autres mâles séparés les uns des autres, ramassant les fruits tombés des arbres et avançant en repoussant les feuilles mortes qui couvrent le sol pour chercher les insectes qui se trouvent dessous,
- autour d'eux sont dispersés un certain nombre de Mandrills adultes et subadultes qui ramassent les fruits ou les insectes négligés par les dominants, et qui arrachent les jeunes pousses de plantes croissant au niveau du sol pour croquer la base la plus tendre,
- dans les arbres, se trouvent des femelles et des jeunes qui cueillent des fruits et attrapent quelques insectes.

Ainsi la troupe se déplace en exploitant parallèlement les ressources du sol et celles des strates inférieures et moyennes de la forêt.

La scène que nous venons de décrire est typique de la saison sèche, au moment où les feuilles mortes sont faciles à déplacer. Pendant les pluies, les Mandrills fouillent plus volontiers la boue pour y chercher des invertébrés et déterrer les racines ou les bulbes.

Les rares fois où nous avons pu suivre une troupe de Mandrills jusqu'à la tombée de la nuit, nous avons remarqué que les animaux choisissent des arbres d'espèces parfois différentes mais toujours touffus et assez élevés (30 à 40 mètres) auxquels pendent des lianes que les singes utilisent pour grimper dans le feuillage. Comme les babouins de savane, les Mandrills se calent sur les branches — souvent des fourches — et se réunissent en petits groupes de sommeil formés surtout de juvéniles et de femelles avec leur jeune. Bien que nos observations aient été trop rares pour nous permettre de généraliser, il nous faut signaler qu'à chaque fois, ce furent les « leaders » qui semblèrent choisir l'emplacement de sommeil de la troupe et qu'ils s'installèrent moins haut que les femelles et les juvéniles. Parfois les Mandrills se branchent dans plusieurs arbres voisins. Ainsi le 23 mars 1973 une troupe de vingt et un Mandrills qui s'installait pour la nuit se répartit dans trois arbres dont les couronnes se touchaient. Une fois installés pour la nuit, les animaux ne bougent plus ; on peut alors les observer avec une torche électrique. Comme nous l'avons déjà signalé, chaque troupe change d'arbre de sommeil toutes les nuits. Ce fait peut être expliqué par l'abondance d'arbres adéquats. En effet, alors que bien des babouins de savane doivent faire plusieurs kilomètres pour trouver un arbre susceptible de les abriter — et les Hamadryas bien plus encore pour rencontrer une falaise qui puisse leur servir d'emplacement pour passer la nuit —, les Mandrills trouvent un dortoir potentiel tous les cinquante mètres.

L'emploi du temps d'une bande de Mandrills semble assez régulier. Entre 6 et 7 heures, le « leader » descend le premier de l'arbre de sommeil, souvent en se laissant glisser le long du tronc. Il va parfois chercher, dans les excréments qui se sont accumulés au pied de l'arbre, des insectes. Le reste de la troupe le suit et se déplace peu jusqu'aux environs de 9 heures. Le « leader » qui semble connaître parfaitement les lieux guide la troupe d'un arbre à fruits à un autre. Les Mandrills, tout en se déplaçant, ramassent des insectes, des racines, des jeunes pousses et en bourrent leurs bajoues. De 12 heures à 13 h 30, la troupe se repose. Les adultes « se toilettent » et les jeunes jouent entre eux. La quête de nourriture reprend mais vers 15 ou 16 heures, la vitesse de déplacement faiblit. Entre 17 et 18 heures, les Mandrills choisissent un ou plusieurs arbres favorables et y grimpent pour y passer la nuit. Peu à peu, ils deviennent silencieux et s'endorment.

Comme un exemple concret de ce rythme circadien d'activité, nous choisirons l'observation des 25 et 26 avril 1973 qui a eu lieu près de Makokou, à l'embouchure du Niabaga, sur une petite troupe de vingt-neuf individus. A l'aide d'un topofil et d'un chronomètre, nous avons pu mesurer exactement la distance parcourue par la troupe que nous suivions et sa vitesse de déplacement. Nous sommes restés toujours hors de vue des Mandrills, ce qui nous permet de supposer que les vitesses de déplacement étaient normales et que les animaux n'étaient pas effrayés.

Le 25 avril, vers 14 heures, nous entendons les cris d'une bande de Mandrills alors que nous nous trouvons à trois heures de marche du Centre de Primatologie. A 14 h 35, nous apercevons la petite bande et son déplacement devient alors le suivant :

- de 14 h 35 à 15 h 05 : 1 450 m parcourus, soit une vitesse de 2,6 km/h ;
- de 15 h 05 à 15 h 55 : Repos ;
- de 15 h 55 à 17 h 00 : 1 560 m parcourus, soit une vitesse de 1,56 km/h ;
- de 17 h 00 à 17 h 30 : Repos ;
- de 17 h 30 à 17 h 45 : 450 m parcourus, soit une vitesse de 1,68 km/h ;
- de 17 h 45 à 6 h 45 : Repos nocturne ;
- de 6 h 45 à 7 h 10 : 420 m parcourus, soit une vitesse de 1 km/h ;
- de 7 h 10 à 8 h 00 : Repos ;
- de 8 h 00 à 8 h 40 : 964 m parcourus, soit une vitesse de 1,44 km/h ;
- de 8 h 40 à 9 h 00 : Repos ;
- de 9 h 00 à 9 h 15 : 298 m parcourus, soit une vitesse de 1,20 km/h ;
- de 9 h 15 à 9 h 35 : Repos ;
- de 9 h 35 à 10 h 20 : 1 419 m parcourus, soit une vitesse de 1,90 km/h ;
- de 10 h 20 à 11 h 05 : Repos ;
- de 11 h 05 à 12 h 15 : 995 m parcourus, soit une vitesse de 0,85 km/h ;
- de 12 h 15 à 13 h 30 : Repos ;
- de 13 h 30 à 14 h 20 : 503 m parcourus, soit une vitesse de 0,6 km/h ;
- de 14 h 20 à 14 h 40 : Repos ;
- de 14 h 40 à 15 h 30 : 504 m parcourus, soit une vitesse de 0,6 km/h.



TABLEAU II

*Relevé des niveaux, types de relief et de végétation  
où les Mandrills ont été rencontrés.*

Numéro d'ordre	Niveau (à partir du sol)	Relief	Végétation
1	0 - 10 m	Accidenté	Forêt primaire (bord de rivière)
2	3 - 20 m	Plat	Secondaire (plantations abandonnées)
3	0 - 15 m	Plateau	Forêt primaire (bord de route)
4	0 - 25 m	Un peu accidenté	Forêt primaire
5	0 m	Cuvette	Traversée de rivière
6	0 - 20 m	Accidenté	Forêt primaire
7	0 - 20 m	Montagneux	Forêt primaire (très clairsemée en bordure de savane fermée)
8	0 - 5 m	Montagneux	Forêt primaire (très clairsemée en bordure de savane fermée)
9	6 m	Montagneux	Forêt primaire (très clairsemée en bordure de savane fermée)
10	6 m	Montagneux	Forêt primaire (très clairsemée en bordure de savane fermée)
11	0 m	Montagneux	Forêt primaire (très clairsemée en bordure de savane fermée)
12	0 - 6 m	Plat	Forêt galerie clairsemée en bordure de savane fermée
13	20 - 40 m	Plat	Forêt primaire (proche des plantations)
14	0 - 30 m	Plateau	Forêt primaire
15	0 - 10 m	Plateau	Forêt primaire
16	0 - 30 m	Plateau	Plantations
17	0 m	Plateau	Forêt primaire (allaient vers les plantations)
18	0 - 30 m	Rivière	Forêt primaire inondée
19	0 - 20 m	Bordure de marigot	Forêt primaire
20	0 m	Rivière	Forêt primaire inondée
21	0 - 30 m	Cuvette	Forêt primaire inondée, puis plantations abandonnées
22	0 - 30 m	Plateau proche de l'Ivindo	Forêt primaire, lianes, arbustes

Numéro d'ordre	Niveau (à partir du sol)	Relief	Végétation
23	0 - 5 m	Plateau proche de l'Ivindo	Forêt primaire, lianes, arbustes
24	0 - 20 m	Plateau proche de l'Ivindo	Forêt primaire, lianes, arbustes
25	8 m	Plateau	Forêt primaire, lianes, arbustes
26	0 m	Piste (route forestière en montagne)	Forêt primaire (dégradée en bordure de savane)
27	0 - 30 m	Montagneux	Forêt primaire (claire)
28	0 - 25 m	Montagneux	Forêt primaire (claire)
29	0 - 30 m	Bord de rivière	Forêt primaire (claire)
30	0 - 25 m	Montagneux, accidenté	Forêt primaire (claire)
31	0 - 10 m	Bord de route forestière	Forêt secondaire
32	0 m	Bord de route forestière	Forêt secondaire
33	0 m	Montagneux, accidenté	Forêt primaire
34	0 - 20 m	Bord de route forestière	Forêt primaire
35	0 - 30 m	Montagneux, accidenté	Forêt primaire
36	0 - 40 m	Montagneux	Forêt primaire
37	0 - 20 m	Montagneux	Forêt primaire
38	0 - 30 m	Montagneux et rivière	Forêt primaire
39	0 m	Montagneux	Forêt primaire

Ainsi la distance parcourue en un peu plus d'un jour par cette petite troupe de Mandrills a été environ de huit kilomètres, à une vitesse moyenne de 1,32 km/h pour les heures de jour (vitesse minimum, 0,6 km/h ; vitesse maximum, 2,6 km/h). Le repos nocturne a duré 13 heures, le repos diurne 5 h 10 mn et la marche 6 h 45. Si l'on trace une courbe de la vitesse de déplacement en fonction de l'avancement de la journée, on retrouve à peu près le rythme circadien général décrit plus haut. Il va de soi que les déplacements sont plus rapides au sol que sur les arbres. Les Mandrills sautent rarement de branche en branche comme les cercopithèques forestiers. Les juvéniles et les femelles se déplacent à quatre pattes sur les branches horizontales et glissent le long des troncs ; les mâles restent généralement au sol.

Il faut ajouter cependant que cette vitesse moyenne de déplacement s'accroît lorsque la troupe est plus nombreuse, sans doute parce que la nourriture disponible est partagée par plus d'individus. En outre la vitesse de déplacement d'une même troupe varie suivant l'époque de l'année. En saison sèche, seuls quel-

ques arbres isolés sont en fruits et il faut que la troupe parcoure de grandes distances pour aller de l'un à l'autre. Par contre, en saison des pluies, les fruits sont si abondants que la troupe se déplace beaucoup moins. Notons enfin que ces vitesses sont loin d'être des vitesses maximums. En effet, lorsque les Mandrills sont effrayés par un prédateur tel que l'homme — car ce singe est intensément chassé dans toutes les régions que nous avons prospectées — la vitesse de déplacement de la troupe peut atteindre plus de 15 km/h et cela malgré la densité du couvert forestier et l'importance de la troupe. Aussi avons-nous des notes de terrain qui font état d'un déplacement de quelques centaines de mètres en quarante-huit heures aussi bien que de plusieurs kilomètres en quelques minutes. La distance parcourue par une bande de Mandrills paraît se situer entre 5 et 15 kilomètres par jour, ce qui est énorme dans un milieu où la nourriture est réputée abondante et pose des problèmes que nous discuterons ensuite.

DOMAINE VITAL ET CYCLE REPRODUCTEUR. — Nous avons signalé que les mâles adultes leaders semblent connaître parfaitement la zone où ils vivent et nous avons remarqué, en effet, que les troupes que nous pistions revenaient régulièrement sur leurs traces vieilles de plusieurs jours ou de plusieurs semaines. Les indigènes interprètent ce comportement de la façon suivante : les Mandrills rassembleraient intentionnellement des feuilles mortes pour y attirer des insectes qu'ils récolteraient lors d'un passage ultérieur... Rien, pour l'instant, ne nous permet de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. Le domaine vital d'une troupe de mandrills ne peut, comme celui de *Papio cynocephalus* (Hall et De Vore, 1965) être en aucun cas considéré comme un territoire, puisque nous avons eu l'occasion de rencontrer des troupes différentes en un même lieu à quelques heures d'intervalle. L'évaluation de la superficie et des limites du domaine vital de chaque troupe pose, du fait de l'absence d'itinéraires, de points d'alimentation ou d'autres dortoirs fixes, de sérieux problèmes.

A deux reprises, nous avons cependant pu estimer la superficie du domaine vital. Près de Belinga, nous avons pisté pendant plusieurs jours une bande d'effectif et de composition toujours identiques, qui était d'après les chasseurs locaux la seule vivant entre l'Ivindo et deux de ses affluents. Cette zone correspondait à une bande de terrain de 10 kilomètres de long sur 5 de large, soit 50 kilomètres carrés de superficie. Près de Mikongo, une bande d'environ deux cents Mandrills que nous avons suivie pendant plusieurs semaines et vue plusieurs fois, se déplaçait sur une zone de l'ordre de 40 kilomètres carrés. D'après les traces et les affirmations de nos chasseurs pygmées, cette bande était aussi la seule à fréquenter cette zone pendant la saison sèche. Nos informateurs nous ont cependant signalé que ces singes s'éloignaient de la rivière pendant les pluies. Il est donc possible, sinon probable,

que la taille des domaines vitaux fréquentés pendant un cycle annuel complet soit supérieure aux deux estimations données ci-dessus.

La superficie du domaine vital varie certainement aussi avec la richesse en aliments des zones fréquentées par la bande et également avec la taille de la troupe. Ainsi une énorme bande de près de trois cents individus que nous avons pu observer dans une forêt dégradée, à proximité des savanes, n'est pas revenue pendant plusieurs semaines dans ce secteur, certainement à cause de la pauvreté des ressources alimentaires locales, rapidement épuisées par ailleurs du fait de l'importance de la troupe. Par contre, les mâles solitaires que l'on rencontre fréquemment se déplacent peu, car ils mettent plusieurs jours pour « épuiser » l'endroit où ils vivent. Une autre bande qui se trouvait au bord de l'Ogooué fin juillet, c'est-à-dire au milieu de la grande saison sèche, migrait en saison des pluies sur les montagnes voisines qui se trouvaient à 15 kilomètres, par-delà une zone de savanes fermées. D'ailleurs, si les troupes qui vivent dans des zones à densité humaine très faible se rapprochent des cours d'eau pendant la grande saison sèche, celles qui vivent à proximité des villages se rapprochent à la même époque des plantations vivrières et pallient ainsi d'une manière différente à cette période difficile.

N'ayant pas passé une année complète à observer les Mandrills sur le terrain, il nous est difficile de prouver qu'il existe une époque de reproduction chez cette espèce, d'autant plus que l'on trouve des jeunes dans les villages à toutes les époques de l'année. Pourtant il semble y avoir un maximum de naissances de janvier à avril. D'une part il nous a été très facile de nous procurer des nouveau-nés pour nos élevages en mars, alors que cela devint de plus en plus difficile par la suite. D'autre part, le maximum de jeunes portés par leur mère a été observé fin mars - début avril : ainsi le 23 mars 1973, sur dix femelles adultes que comportait une troupe, huit transportaient des nouveau-nés et les deux autres paraissaient gestantes, ce qui donne une proportion de huit nouveau-nés pour vingt et un adultes ou d'un jeune transporté par sa mère pour 2,6 adultes. Voici encore quelques chiffres qui montrent la diminution du nombre des jeunes enfants dans les troupes au fur et à mesure que l'on s'approche de juin : Le 14 mars 1973 nous avons compté dans une autre troupe dix nouveau-nés pour cinquante-cinq individus, soit un nouveau-né pour 5,5 adultes. Le 22 mars 1973, 9 nouveau-nés sur 65 adultes, soit un pour 7,2 adultes, le 20 avril 1973, 7 nouveau-nés sur 38 adultes, soit 1 pour 5,4 adultes, le lendemain 5 nouveau-nés sur 41 adultes, soit 1 pour 8 adultes, et le 19 juin 1974, 3 nouveau-nés sur 20 adultes, soit 1 pour 7 adultes. L'hypothèse d'une saisonnalité des naissances chez le Mandrill du Gabon concorde d'ailleurs parfaitement avec les données fournies par A. Gautier (1968) et Sabater Pi

(1970, 1971) pour d'autres Primates de la région : on sait aujourd'hui que *Cercopithecus nictitans*, *C. cephus*, *C. pogonias*, *C. neglectus*, *Miopithecus talapoin* et *Colobus polykomos satanas* se reproduisent surtout dans la période qui s'étend de décembre à avril, époque qui correspond probablement à la période de fructification la plus abondante de l'année dans cette partie de l'Afrique.

LE RÉGIME ALIMENTAIRE. — Les *aliments végétaux* constituent la majeure partie de la nourriture des Mandrills. Les plantes cultivées par les indigènes (manioc, bananes, mangues, ananas, canne à sucre, papayes, concombres, avocats, etc.) tendent à occuper une place de plus en plus grande dans le régime alimentaire des bandes vivant à proximité des villages, en particulier pendant la période de disette que constitue la grande saison sèche. Les champignons sont également mis à contribution ; nous avons souvent trouvés les restes à demi-mangés de plusieurs espèces que nous n'avons pu identifier.

Comme le montre le tableau III, les aliments végétaux sont très variés. Bien des fruits qui sont consommés par les Pygmées se retrouvent dans le régime du Mandrill. Certains aliments amers ou peu nutritifs, délaissés par l'homme, en augmentent la variété. Bien que notre liste soit loin d'être complète, elle nous montre que le régime alimentaire du Mandrill n'est donc pas du tout spécialisé.

Nos renseignements sur l'alimentation du Mandrill ont rarement été obtenus par l'observation directe, mais le plus souvent par la récolte des fruits partiellement consommés que nous trouvions sur leurs traces fraîches, ou même pendant que nous les entendions s'agiter et crier à quelques mètres de nous.

Ne pouvant rester en présence des troupes de Mandrills sans les effrayer, il nous a été bien difficile de savoir exactement quelles espèces animales entraient dans leur régime alimentaire. Ainsi les traces fréquentes de fouissage dans les berges des marigots ne nous ont jamais permis de connaître l'espèce recherchée. Des vers de terre donnés à nos Mandrills en captivité ont été refusés.

Par contre, nous avons eu la chance d'observer une troupe de Mandrills que nous suivions en train de pêcher dans un marigot :

— Le 21 avril 1973, nous avons rencontré une troupe de quarante-six Mandrills à proximité du plateau de M'passa. D'après leurs cris, nous avons évalué leur direction de déplacement et nous nous sommes hâtés de les devancer en contournant la bande. Il fallait que celle-ci traverse une petite rivière, le Nyame Pende, et nous nous sommes cachés sur la berge opposée afin de pouvoir observer les singes au passage.

TABLEAU III

*Liste des plantes consommées par les Mandrills.*

ESPÈCE	FAMILLE	PARTIE CONSOMMÉE
<i>Dacryodes igaganga</i> .....	Burséracées	Pulpe
<i>D. buttneri</i> .....	Burséracées	Pulpe
<i>D. pubescens</i> .....	Burséracées	Pulpe
<i>D. normandii</i> .....	Burséracées	Pulpe
<i>D. edulis</i> .....	Burséracées	Pulpe
<i>D. macrophylla</i> .....	Burséracées	Graines
<i>Poga oleosa</i> ? .....	Rhizophoracées	Amande *
<i>Pterocarpus soyauxii</i> .....	Papilionacées	Graines
<i>Sarcophrynium</i> Sp. ....	Marantacées	Graines
<i>Treulia africana</i> .....	Moracées	Fruit entier
<i>Staudtia gabonensis</i> .....	Myristicacées	Pulpe
<i>Aframonum giganteum</i> .....	Zingiberacées	Pulpe des fruits et cœur des tiges
<i>Pausinystalia johimbe</i> .....	Rubiacées	Graines
<i>Cola acuminata</i> ? .....	Sterculiacées	Graines
<i>Coula edulis</i> .....	Olacacées	Amande *
<i>Gambeya africana</i> .....	Sapotacées	Pulpe
<i>G. acourtiana</i> .....	Sapotacées	Pulpe
<i>Ongokea gore</i> .....	Olacacées	Pulpe
<i>Baillonella toxisperma</i> .....	Sapotacées	Pulpe et graines
<i>Trichoscypha ferruginea</i> .....	Anacardiacées	
<i>Detarium macrocarpum</i> .....	Césalpiaciées	Pulpe
<i>Pseudospondias microcarpa</i> ....	Anacardiacées	Pulpe
<i>Irvingia gabonensis</i> .....	Irvingiacées	Pulpe, graine ?
<i>Tieghemella africana</i> .....	Sapotacées	Fruit entier
<i>Pentadesma butyracea</i> .....	Guttifères	Graines
<i>Sapium ellipticum</i> .....	Euphorbiacées	Fruit entier
<i>Diallium pachyphyllum</i> et. Sp.	Césalpiaciées	Graines
<i>Anonidium manii</i> .....	Annonacées	Pulpe ? Fruit entier
<i>Diospyros piscatoria</i> .....	Ebenacées	Fruit entier
<i>Sclerosperma manii</i> ? .....	Palmacées	Base des jeunes pousses
<i>S. walkeri</i> ? .....	Palmacées	Fruit ?
<i>Strychnos aculeata</i> .....	Loganiacées	Moëlle des tiges
<i>Sarcophrynium brachystachyum</i>	Marantacées	Fruit et surtout base des jeunes pousses
<i>Ataenidia conferta</i> .....	Marantacées	Base des jeunes pousses et fruit
<i>Ficus thonningii</i> ? .....	Moracées	Fruit entier

ESPÈCE	FAMILLE	PARTIE CONSOMMÉE
<i>Pentaclethra macrophylla</i> .....	Mimosées	Graines
<i>Lasianthera africana</i> ? .....	Icacinacées	Graines
<i>Strombosiopsis tetrandra</i> .....	Olacacées	Fruit entier
<i>Elaeis guineensis</i> .....	Palmacées	Fruit entier
<i>Uapaca</i> sp. ....	Euphorbiacées	Fruit entier - graines ?
<i>Antrocaryon klaineanum</i> .....	Anacardiées	Fruit entier
<i>Ancistrophyllum secundiflorum</i> .	Palmacées	Cœur des tiges
<i>Halopegia azurea</i> .....	Marantacées	Cœur des tiges
<i>Pycnanthus angolensis</i> .....	Myristicacées	Fruit entier
<i>Panda oleosa</i> .....	Pandacées	Ecorce pulpeuse
<i>Mimusops djave</i> ? .....	Sapotacées	Fruit entier
<i>Hibiscus sabdariffa</i> .....	Malvacées	Feuilles
<i>Cylicodiscus gabonensis</i> .....	Mimosées	Graines
<i>Symphonia globulifera</i> .....	Guttiféracées	Graines
<i>Scyphocephalum ochocoa</i> .....	Myristicacées	Pulpe
<i>Alchornea floribunda</i> .....	Euphorbiacées	Cœur des tiges
<i>Duvernoia dewergi</i> ? .....	Acanthacées	Jeunes pousses et moëlle des tiges jeunes
<i>Erythrina klainei</i> ? .....	Papilionacées	Pulpe

\* Ces amandes avaient probablement déjà été ouvertes par des Potamochères.

— Lorsque la troupe est parvenue au bord de l'eau, certaines femelles se sont approchées des flaques formées par les débordements du cours d'eau à la suite d'un fort orage. A la main, elles se mirent alors à attraper de petites proies que nous n'avons pu identifier de loin. Au fur et à mesure que la pêche se poursuivait et que les Mandrills mangeaient leurs captures, les flaques se vidaient, sans que nous puissions dire si ce résultat était recherché ou s'il n'était que la conséquence des mouvements de la main qu'effectuaient les Mandrills en essayant de sortir leurs proies.

Quoi qu'il en soit, nous avons eu l'occasion au bord d'autres rivières de trouver des restes de poissons, de crabes et de crevettes d'eau douce associés à des traces fraîches de Mandrills. Notre observation n'a donc rien d'exceptionnel.

Nous avons aussi de bonnes raisons de croire que certains lézards et grenouilles sont consommés par nos primates. La part d'insectes qui entre dans le régime alimentaire du Mandrill nous a paru beaucoup plus importante que nous aurions pu le supposer. Tous les déplacements des Mandrills sont signalés, comme nous l'avons vu précédemment, par des zones de sol débarrassé de leurs

feuilles mortes, sous lesquelles se cachent des blattes, ou par des bois morts dilacérés pour en extraire les larves de coléoptères. Les insectes consommés par les Mandrills sont très nombreux car, comme pour les aliments végétaux, ces primates ne doivent éviter que ce qui est franchement immangeable. Citons parmi les espèces le plus communément acceptées : les cigales, les criquets, les mantes religieuses. Les Lépidoptères diurnes ou nocturnes et leurs chenilles sont particulièrement appréciés. La plupart de ceux que nous avons trouvés au Gabon étaient comestibles comme nous l'avons montré dans une précédente publication (Bigot et Jouventin, 1974).

Nous n'avons pu prouver jusqu'ici que les Mandrills sont parfois carnivores, comme les babouins, mais bien des faits nous portent à le penser. D'une part, il est fréquent dans les ménageries et les zoos de voir des adultes attraper des souris ou des moineaux pour les manger ; ceci est confirmé par le fait qu'un Mandrill gardé en captivité au Centre de Primatologie de Makokou a tué un épervier après s'être enfui de sa cage et que bien des Mandrills « domestiqués » que l'on voit dans les villages provoquent des disputes entre les villageois car ils mangent poules et poussins. D'autre part, les chasseurs gabonais affirment que les Mandrills mangent les œufs et les oiseaux trouvés dans les nids. D'une manière plus inattendue, il nous a été rapporté plusieurs fois que les Mandrills avaient été trouvés en train de dévorer des céphalophes bleus (*Cephalophus monticola*), des petits céphalophes à bande dorsale noire (*Cephalophus dorsalis dorsalis*) et des jeunes de plusieurs autres espèces. Ces rumeurs nous ont paru sans fondement jusqu'au moment où, chassant en forêt pour nous nourrir et imitant le cri d'un céphalophe blessé — technique de chasse bien connue des indigènes et qui permet d'attirer des céphalophes territoriaux ou des prédateurs comme la panthère —, nous avons vu accourir vers nous un mâle adulte... Il faut signaler à ce sujet que ce sont toujours ces gros mâles adultes — et souvent solitaires — que nous avons trouvés à l'origine de ces actes.

**NICHE ÉCOLOGIQUE.** — En conclusion de ce chapitre, nous pouvons essayer de préciser la niche écologique du Mandrill :

— Ce singe n'est pas inféodé à une strate étroite de la végétation, il occupe à la fois le sol et les strates moyennes ou basses.

— Son régime alimentaire paraît très varié.

— Il effectue de grands parcours journaliers.

— Il est susceptible de revenir sur les mêmes traces à intervalles de temps variables, ce qui montre son attachement à une zone particulière et va à l'encontre de l'impression de nomadisme qu'il donne.

— Son domaine vital est grand, il varie selon les saisons en fonction des ressources alimentaires et de l'effectif des bandes.



— Sa répartition géographique semble assez uniforme et sa densité relativement faible, par comparaison à celle de *Cercopithecus nictitans* par exemple.

Ainsi cette espèce exploite essentiellement les strates inférieures de la forêt, donc les plus pauvres et les moins productives. Sa stratégie d'occupation de cette niche est basée sur l'éclectisme et la mobilité.

## II. — PREDATEURS ET COMMENSAUX.

### — LES PRÉDATEURS.

*La Panthère.* — Il ne fait pas de doute pour nous que la panthère (*Panthera pardus*) chasse le Mandrill. Le 15 juin 1974, nous avons trouvé près de Bocué un mâle d'environ un an qu'une panthère était en train d'achever. A notre approche, la panthère s'est enfuie et nous avons pu constater que le Mandrill avait été attaqué par derrière, car il portait des blessures à la nuque et aux fesses. Le 11 juillet 1974, dans la même région, nous avons été alertés par les cris de Mandrills qui fuyaient — d'après ses traces — une grosse panthère et grimpaient dans les branches. Il ne s'agit pas là non plus d'une chasse à l'affût, mais d'une poursuite à découvert. Cette poursuite s'est avérée sans résultat. Le 31 mars 1973, un chasseur nous a apporté le cadavre frais d'un mâle adulte qui avait été égorgé d'un coup de griffe et que la panthère avait commencé à dévorer dans la région abdominale. Il semble d'après cette observation que la panthère ne se contente pas de chasser à l'affût les jeunes ou les femelles et d'attaquer les isolés en les saisissant par la nuque, comme le disent les africains. Il est fort probable cependant que cette méthode est la plus efficace, la moins dangereuse pour la panthère, et donc la plus utilisée.

*L'Aigle couronné.* — Que l'Aigle couronné (*Stephanoaetus coronatus*) soit un prédateur du Mandrill nous avait toujours paru probable. Nous avons, en effet, eu l'occasion d'observer l'attaque manquée d'un Aigle couronné sur une troupe de Cercocèbes (*Cercocebus albigena*). L'aigle se tenait à l'affût dans le feuillage dense et essayait de saisir un individu isolé. Mais l'alerte étant donnée, les adultes s'étaient avancés et criaient. Ce phénomène de harcèlement (« mobbing »), effectué par plusieurs espèces d'oiseaux contre les rapaces, est bien connu en pays tempéré. Chez les primates africains, il existe aussi et est même à l'origine d'une méthode de chasse employée par les gabonais. Lorsque ceux-ci aperçoivent une troupe de Hocheurs (*Cercopithecus nictitans*), les chasseurs expérimentés se cachent dans un fourré et imitent avec leurs lèvres les sifflements de l'aigle couronné, tout en frappant

le sol avec des branchages afin de mimer la lutte bruyante qui se déroule entre le Rapace et le singe. Ils émettent de temps en temps le cri nasillard des mâles de Hocheurs et les autres singes s'approchent alors en criant, souvent jusqu'à dix mètres du chasseur qui les tire alors facilement.

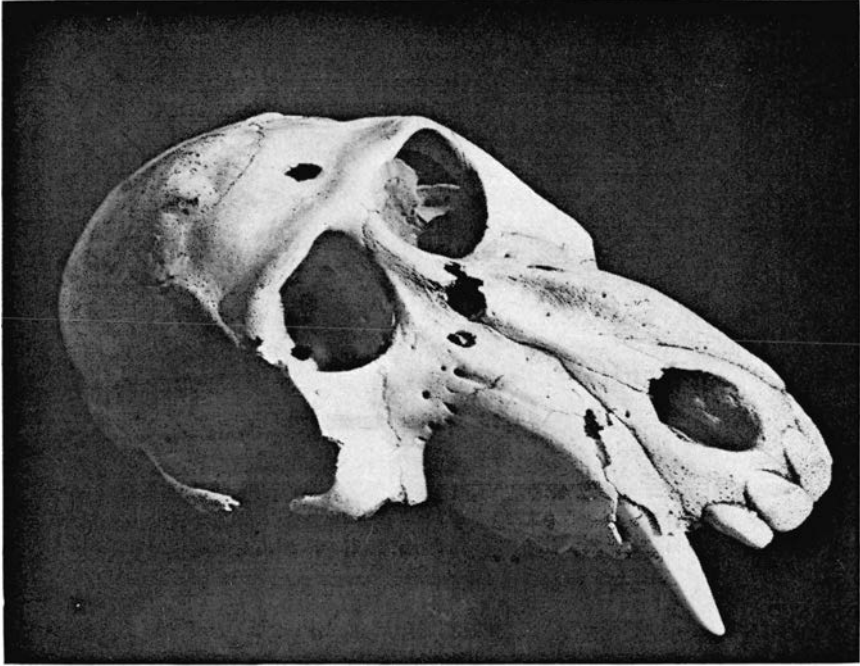


Figure 2. — Crâne du Mandrill mâle adulte tué par un Aigle couronné. On aperçoit les traces des nombreuses blessures, dont certaines ont crevé les yeux du singe.

La preuve nous en a été donnée le 8 avril 1973. Observant une troupe de mandrills, nous avons été attirés par des bruits de lutte et nous avons pu voir un Aigle couronné qui venait de descendre au sol pour attaquer un mâle subadulte. Le rapace maintenait le singe au niveau de la poitrine au moyen de ses serres puissantes et frappait la face du singe avec ses ailes tout en lui assenant des coups répétés à la nuque et au visage. Le Mandrill essaya de se défendre quelque temps en repoussant l'oiseau avec ses mains. Le sol était jonché de petites plumes barrées de noir et blanc, tout autour de l'emplacement de la lutte. Dès qu'il nous aperçut l'aigle alla se percher au-dessus de nous en criant. Le singe mourant avait eu les yeux crevés (figure 2). Il est donc bien certain que l'Aigle couronné, appelé avec raison « léopard des airs », est un prédateur habituel du Mandrill.

*Les serpents.* — Nous n'avons jamais assisté à l'attaque d'un Mandrill par un serpent. Nous avons cependant trouvé à deux reprises des cadavres sans plaies graves, mais avec des éraflures peu profondes qui pouvaient provenir d'une morsure de reptile. L'un de ces cadavres était boursoufflé autour de la plaie et il semble probable qu'il ait été mordu par une vipère. N'ayant jamais pu observer de rencontre entre serpents et mandrills, nous avons introduit dans nos cages des reptiles qui ont provoqué des réactions peu tranchées. Certains Mandrills ont été effrayés, d'autres ont ignoré les intrus sans cependant s'en approcher. En tout cas aucun des singes n'a fait mine de les attaquer. Il est fort probable, comme l'a supposé Gans (1964), que les babouins apprennent par tradition sociale à connaître les serpents venimeux (comme les plantes vénéneuses) et que nous avons donc là une forme originale de transmission collective de l'expérience acquise. C'est ce que démontre expérimentalement notre travail effectué sur une troupe de Mandrills en captivité (Jouventin, Cambefort et Pasteur, à paraître).

Quoi qu'il en soit, il est probable que les mandrills se font parfois mordre par des serpents venimeux (la Vipère du Gabon *Bitis gabonica* en particulier) quand ils déplacent les feuilles mortes pour rechercher des insectes.

*L'homme.* — Comme sur les autres grands primates, bien des légendes courent sur le Mandrill. Il nous a été bien sûr rapporté des viols de femmes gabonaises et des agressions d'hommes désarmés, mais nous n'avons jamais observé rien de semblable. Par contre, il nous est arrivé plusieurs fois de nous trouver à quelques mètres de gros mâles adultes qui, au lieu de nous charger, se sont enfuis. Seuls quelques mâles subadultes ont adopté en nous voyant des postures de menace, mais ils sont toujours restés à distance de nous. En fait, la réputation de férocité du Mandrill, à l'état sauvage du moins, semble dénuée de fondement. Il est exact cependant qu'un Mandrill blessé, en particulier un mâle adulte, se défend avec acharnement lorsqu'un homme tente de le saisir ou lorsqu'un chien essaye de le mordre.

Les gabonais chassent souvent les Mandrills à l'aide de leurs petits chiens, car ces derniers forcent l'animal à se réfugier dans les branches, ce qui ralentit sa fuite. Grâce aux aboiements du chien, l'homme peut facilement localiser l'animal et le tirer. Nous avons eu l'occasion de voir des chasseurs et des chiens mutilés par les Mandrills, mais l'accident était toujours survenu au cours d'une chasse, lorsque l'animal était acculé.

Le Mandrill n'est donc pas un animal dangereux pour l'homme qu'il cherche à fuir. Les Mandrills qui vivent dans des régions peuplées sont beaucoup plus silencieux et beaucoup plus méfiants que ceux vivant dans des zones où la densité humaine est quasi-

ment nulle. Si le Mandrill ne représente pas un danger pour l'homme, il est indéniable qu'il en est un pour les cultures. En trois visites, une grande bande de Mandrills peut dévaster totalement les plantations d'un village gabonais et il est difficile, comme Sabater Pi le préconise (1971), d'obtenir dans ces conditions une protection efficace de l'espèce. D'ailleurs le Mandrill bénéficie par contre de la disparition des panthères que les chasseurs européens ou africains pourchassent pour leur peau. Cette espèce, très adaptable comme tous les babouins, ne sera vraiment menacée que lorsque la densité de la population deviendra telle que la forêt devra céder la place aux cultures et que les Mandrills ne disposeront alors plus de zones boisées inhabitées pour s'y réfugier. C'est déjà le cas par exemple au Sud de Yaoundé (Cameroun) où le Mandrill a maintenant disparu (1).

— LES ASSOCIATIONS POLYSPÉCIFIQUES ET LEURS RÔLES.

Les études de terrain effectuées en forêt tropicale mettent de plus en plus en évidence l'existence d'associations polypécifiques. Du parasitisme au commensalisme, l'éventail est large et il est souvent difficile de comprendre l'intérêt qui pousse telle espèce animale à s'associer avec telle autre. Par exemple lors de notre contact n° 33, le Mandrill solitaire qui a accouru à notre imitation du cri d'un céphalophe blessé ne comptait certainement pas le laisser aussi tranquille que les céphalophes (*Cephalophus callipygus*) que nous avons fréquemment rencontrés suivant les troupeaux de mandrills et mangeant les fruits tombés. Ainsi, suivant que le Mandrill est solitaire ou en troupe, la nature de son association avec le Céphalophe de Peters s'en trouve radicalement changée !

Les espèces rencontrées en association avec les Mandrills sont :

- 12 fois sur 39 contacts, des bandes de Hocheurs (*Cercopithecus nictitans*),
- 7 fois un ou plusieurs Céphalophes de Peters (*Cephalophus callipygus*),
- 7 fois un ou plusieurs Calaos (*Tropicranus albocristatus*),
- 3 fois une troupe de *Cercopithecus cephus*,
- 2 fois un groupe de *Potamocheirus porcus porcus*,
- 1 fois une troupe de *Cercopithecus pogonias*,
- 1 fois une troupe de *Cercocebus albigena*.

Le Mandrill ne forme pas d'associations polypécifiques aussi

---

(1) Le Drill (*Mandrillus leucophaeus*), par contre, est actuellement menacé, du fait de son aire de répartition réduite.

solides que celles qu'ont signalé A. et J.P. Gautier (1969 et 1974) entre certains cercopithèques, associations qui peuvent durer plusieurs mois, et peut-être des années. Cela s'explique par les habitudes terrestres du Mandrill, comme le note Sabater Pi (1971).

L'association polyspécifique qui nous a parue la plus durable est celle de mandrills mâles solitaires avec des troupes de *Cercopithecus nictitans*. Trois jours de suite, nous avons retrouvé ce qui était certainement le même Mandrill avec la même bande de hocheurs. Nous pensons que les Mandrills solitaires, ne pouvant plus bénéficier des fruits que les jeunes ou les femelles font tomber au sol dans leurs troupes, sont amenés à chercher un substitut dans cette association avec des singes plus petits qu'ils suivent. Par contre, les associations entre troupes de Mandrills et celles d'autres cercopithèques forestiers nous semblent fortuites puisque, d'après nos observations, elles n'excèdent jamais quelques heures. En ce cas les deux troupes de singes ont probablement été attirées temporairement par le même arbre en fructification ; elles ne faisaient ensuite pas route ensemble.

Pour les Artiodactyles, le problème nous paraît assez simple : ceux-ci suivent les bandes de Mandrills pour consommer les fruits que ces derniers font tomber. Les associations observées entre potamochères (*Potamocheirus porcus porcus*) et Mandrills ont été relativement peu nombreuses. Dans le premier cas, les deux troupes ont cheminé de concert pendant deux heures. Mais nous n'avons pu être certains qu'il ne s'agissait pas tout simplement d'une rencontre fortuite autour d'arbres en fructification, vu la brièveté du déplacement commun (moins d'un kilomètre). Dans le deuxième cas, il s'agissait de Mandrills qui cueillaient des noix de palme sauvages pour en manger l'écorce huileuse et de potamochères qui les suivaient pour casser la coque et manger la graine : le fruit était donc consommé différemment par les deux espèces animales. Au contraire nous avons souvent trouvé *Cephalophus callipygus* à proximité des troupes de Mandrills et nous nous demandons même si cette association discrète n'est pas en fait la plus commune. Ceci ne signifie pas pour cela que le même Céphalophe suive longtemps une même troupe de singes, car le domaine vital d'une bande de Mandrills dépasse de beaucoup la superficie d'un territoire de Céphalophe. Il y a probablement une sorte de « relais » : les céphalophes suivent la bande de singes pendant que celle-ci traverse leur petit territoire et laissent ensuite la place à leurs voisins.

De la même manière, l'association avec *Tropicranus albocristatus* est probablement plus fréquente que nos chiffres ne le laissent supposer. Il est même possible qu'il s'agisse là d'une association de longue durée, comme c'est le cas chez certaines bandes de Cercopithèques (A. et J.P. Gautier, 1969-1974 ; Gartlan et Struhsaker, 1972). Il nous a semblé que l'intérêt que portait

ce Calao aux troupes de Mandrills résidait dans le fait que les singes font envoler de nombreux insectes en remuant les branches, de telle sorte que ceux-ci deviennent aussitôt la proie des oiseaux. Il y a là une stratégie de recherche de la nourriture, également employée dans les « rondes d'oiseaux », qui permet d'amoin-drir le rôle des colorations protectrices si fréquentes chez les arthropodes du sous-bois.

Autre association, celle de mouches vertes et brillantes du genre *Lucilia* (?) avec les grandes troupes de Mandrills, association si importante que l'on entend parfois leur bourdonnement avant de voir les singes. Ces Diptères se nourrissent et se reproduisent sur leurs excréments.

Enfin, et bien que nous ne l'ayons jamais observé, il nous a été rapporté plusieurs fois que le Céphalophe bleu (*Cephalophus monticola*) et les pintades sauvages (*Guttera plumifera*) s'observaient parfois en association avec les troupes de Mandrills.

Nous n'avons jusqu'ici envisagé que l'avantage alimentaire que pouvaient tirer les espèces associées ; il est un autre aspect moins fondamental mais néanmoins important des associations polyspécifiques. Nous voulons parler de l'avantage que tirent les espèces associées de la compréhension mutuelle de leurs signaux d'alarme. Lorsque nous trouvions des traces toutes fraîches d'un mâle solitaire, il nous était souvent impossible de le voir parce que les cercopithèques avec lesquels il était associé nous apercevaient les premiers et lançaient leur cri d'alarme. En une occasion, le 22 juin 1974, nous avons pu avoir la preuve que les Mandrills comprennent bien le signal d'alarme de *Cercopithecus nictitans*. Nous entendions de loin les cris d'une bande de Mandrills qui était séparée de nous par une troupe de *Cercopithecus nictitans*. Aux cris d'alarme du mâle Hocheur toute la troupe de Mandrills se tût et s'éloigna.

On peut se demander s'il n'existerait pas entre *Mandrillus sphinx* et *Cephalophus callipygus* une symbiose analogue à celle observée entre babouins de savane et impalas. Les mandrills apporteraient à cette association leur acuité visuelle et les céphalophes leur finesse d'odorat et d'audition. Quoi qu'il en soit, nous avons eu l'occasion de vérifier l'efficacité du système d'alarme mutuel. Le 11 juillet 1974 nous étions parvenus à contourner une grande troupe de Mandrills et nous nous étions cachés sous un arbre abattu. Lorsque la troupe approcha de nous, le Céphalophe qui y était associé parvint à nous repérer et fit entendre son chevrottement d'alarme. Aussitôt des mandrills subadultes vinrent s'informer de la cause du signal et émirent à leur tour leur signal d'alarme qui stoppa l'avance de la troupe et la fit dévier de sa route.

### III. ECO-ETHOLOGIE ET STRUCTURE SOCIALE.

#### APERÇU SUR L'ÉCO-ÉTHOLOGIE DU MANDRILL.

*Les signaux sonores et leur gradation.* — Bien qu'une étude détaillée soit actuellement en cours sur la troupe que nous avons ramenée en Europe pour compléter nos observations de terrain, nous allons résumer succinctement ici ce que nous savons de l'éco-éthologie du Mandrill, en commençant par les signaux sonores.

Nous avons surtout été frappés lors de nos premières rencontres avec les troupes sauvages par la gradation des signaux sonores. Il nous a fallu un certain temps pour arriver à distinguer trois grands types de cris parmi tous les intermédiaires.

Le type le plus fréquent et le plus audible en forêt est un *ka-ka-ka* perçant que les jeunes et les femelles émettent continuellement lorsqu'ils perdent de vue le gros de la troupe. Il s'agit donc d'un cri d'appel qui, d'après la description de Gartlan (1970), existe aussi chez le Drill, mais non chez *Papio cynocephalus* et *Papio hamadryas*. Nous pensons également que ces appels dérivent des cris de contact du jeune éloigné de sa mère, car ils en sont très proches et remplissent les mêmes fonctions. D'ailleurs ils peuvent se transformer en hurlements lorsqu'un dominant saisit un Mandrill qui se plaque au sol en grimaçant et en criant. Le rôle de ce cri est confirmé par le fait que les petites troupes — ou les troupes moyennes dans une forêt dégradée — ne l'émettent que très rarement. Nous avons, comme Gartlan chez le Drill, remarqué que la fréquence d'émission de ces cris augmentait considérablement lorsque la troupe se divisait à notre arrivée, et qu'elle diminuait au contraire quand la cohésion se rétablissait.

Le deuxième type de cri est émis lorsque le Mandrill aperçoit un intrus et avant qu'il prenne la fuite. C'est un cri d'alarme que l'on peut traduire par « *mbé-mbé* » et qui est souvent associé à des mimiques de menace. Nous l'avons surtout entendu émettre par des mâles subadultes qui marchaient en éclaireurs devant la troupe et avertissaient ainsi leurs congénères de notre présence. Nos observations concordent donc avec celles de Struhsaker (1968) et Gartlan (1970) sur le Drill. Ce cri d'alarme semble être apparenté à l'« aboiement » des babouins. Il est plus rauque, plus sourd, et moins bref. Il passe facilement à des aboiements plus nets quand l'animal est affolé, par exemple lorsqu'on essaye de capturer un Mandrill dans une cage.

Le troisième type est le plus remarquable. Il est émis, comme le précédent, en deux temps (« two phase grunt », ou type A de Gartlan, 1970) et peut être rendu par « *oum-oum* ». Il est émis dans des fréquences très basses, sans doute afin de mieux porter à travers le feuillage (Chapuis, 1971). Seuls les mâles adultes

« leaders » le font entendre, alors que les mâles subadultes émettent seulement le deuxième type de cri, qui semble évoluer peu à peu vers le troisième lors de la maturité sexuelle. Ces grognements sourds et rauques sont poussés à intervalles réguliers — une dizaine de secondes — et sont suivis du regroupement des femelles et des juvéniles autour du leader ; ils ont donc une fonction de ralliement.

Lorsque les Mandrills s'arrêtent pour manger, les grognements cessent ; mais lorsque le « leader » se déplace, ils réapparaissent. Ces cris ont une structure assez voisine des grognements de colère des mâles adultes, plus brefs et plus gutturaux. Dans des circonstances extrêmes, ces grognements sont associés avec des défécations, des claquements et des grincements de dents des mâles adultes.

*Les signaux optiques et les rôles des colorations.* — Nous n'entendrons pas ici une analyse détaillée du répertoire des mimiques et attitudes du Mandrill. Nous nous bornerons seulement à signaler dans cette étude éco-sociologique que les signaux optiques de cette espèce nous ont paru très fortement soumis à la pression du milieu spécial qui est le sien. Il est significatif qu'aux particularités morphologiques remarquables du Mandrill sont souvent associées des attitudes stéréotypées. Si l'on ne s'en tient pas à l'opinion selon laquelle les « ornements » extraordinaires de ce singe sont de « simples fantaisies de la nature », il faut bien supposer que sous la pression sélective de l'habitat de l'espèce, les mimiques ont souvent évolué parallèlement aux colorations qui les mettaient en valeur. C'est l'opinion de J. Kingdon (1971) qui a établi des correspondances entre les ornements de la face de certains cercopithèques et leurs mouvements de la tête.

Les colorations du Mandrill sont si intenses qu'elles le distinguent de tous les autres mammifères. Elles posent des problèmes qui ont été soulevés en particulier par Wickler (1967, 1968), Morris (1967) et Grubb (1973). Nous essayerons de clarifier leur signification biologique à partir des données de terrain dans une publication prochaine.

*Les signaux olfactifs et leur originalité.* — On sait que, chez les babouins et les macaques, les sécrétions vaginales des femelles en œstrus, jouent un rôle important dans le déclenchement des accouplements. Par contre, le fait que certains primates supérieurs effectuent des marquages odorants est beaucoup moins connu (Epplé, 1974).

L'opinion couramment admise est que ces phénomènes n'existent que chez les Lémuriens ou chez les singes du Nouveau Monde. Pourtant, des marquages olfactifs existent chez *Cercopithecus aethiops* (Gartlan et Brain, 1968), chez *Cercopithecus*



*neglectus* (A. et J.-P. Gautier, comm. pers.), probablement chez *Mandrillus leucophaeus* (Hill, 1970) et manifestement chez *Mandrillus sphinx*.

En captivité, il suffit de changer nos animaux de cage ou d'y introduire un tronc ou des branches pour déclencher les mouvements répétés et stéréotypés du leader. Celui-ci embrasse le tronc à pleines mains et se frotte la gorge et le haut de la poitrine sur l'écorce. Si l'on devine assez facilement la signification biologique que ce type de marquage peut avoir chez une espèce au domaine vital aussi restreint que le Brazza ou le Vervet, on est plus surpris de trouver ce comportement dans le genre *Mandrillus*.

Mais le marquage n'est pas obligatoirement lié au comportement territorial comme le démontre la récente synthèse de Johnson (1973), et il peut avoir bien d'autres fonctions chez le genre *Mandrillus*, telles que :

- Affirmer le statut du dominant et éloigner les rivaux, comme c'est le cas chez *Lutra canadensis*.
- Faciliter l'orientation à l'intérieur du domaine vital.
- Prévenir les rencontres entre les individus ou les troupes.
- Faciliter le regroupement de la troupe.

Il est à noter que le mouvement de marquage semble similaire chez les trois espèces de Cercopithecidae où il a été signalé, et qu'il est vraisemblablement lié à la présence de l'épithélium glandulaire mis en évidence par Hill sur le sternum de *Mandrillus leucophaeus* (1970).

Bien que des glandes sécrétrices de substances odorantes aient été mises en évidence dès 1925 par Wislocki et Schultz dans la région sternale de plusieurs primates, dont l'Orang-Outang mâle (*Pongo pygmaeus*), l'étude de leur fonction n'a pas encore beaucoup progressé.

#### ECO-SOCIOLOGIE DU MANDRILL.

*Les modes de déplacement.* — Nous avons vu que la troupe se repose au milieu de la journée. Précisons, d'après les observations du 26 avril 1973, la répartition spatiale des différents membres du groupe à ce moment-là. Le « leader », un gros mâle adulte, se trouvait à peu près au centre du groupe. Allongé sur le dos, il se faisait « toiletter » (« groomer »), par une femelle. Les neuf autres femelles se reposaient, jouaient avec leurs jeunes ou se nourrissaient dans l'arbre à fruits (*Anodidium manii*) auprès duquel le « leader » s'était arrêté. Certains jeunes ramassaient des fruits aux extrémités des branches ou cherchaient au sol des insectes sous les brindilles. D'autres jouaient entre eux à se mordiller ou

dépendaient leur énergie en courbant les arbustes et en se disputant des feuillages. Un jeune mâle d'environ trois ou quatre ans aux couleurs naissantes a alors essayé de monter une femelle qui se trouvait sur une branche. Celle-ci a crié et le mâle est accouru. Le jeune mâle n'a pas attendu son arrivée et s'est laissé tomber à terre, ainsi que les autres effrayés par le « leader ». A 13 h 30 la troupe repartit ; la dispute semblait oubliée, car le jeune mâle se tenait à proximité du « leader ». Par contre, un deuxième mâle adulte, moins âgé que ce dernier (5 ou 6 ans), et qui faisait office de « second », paraissait l'éviter et se tenir le plus souvent à l'extrémité opposée du groupe. La troupe avançait assez lentement (1 ou 2 km/h) et l'ordre de déplacement était le suivant :

— en avant et sur les côtés, se trouvaient déployés le second mâle adulte, le mâle subadulte et les juvéniles des deux sexes. Ils étaient mêlés, mais les plus petits se déplaçaient presque uniquement d'arbre en arbre et émettaient de temps en temps le *ka-ka-ka* d'appel,

— à l'intérieur du « croissant » ainsi formé par les mâles et les juvéniles se trouvait englobé le noyau des femelles accompagnées ou non de leurs jeunes. Au milieu, légèrement en arrière, le « leader » marchait au sol, en émettant à intervalles réguliers son grognement de ralliement en deux temps.

Ce mode de déplacement qu'une *petite* troupe adopte lorsqu'elle cherche sa nourriture au sol et dans les arbres est en fait moins rigide qu'il peut paraître par cette description : il arrive continuellement qu'une femelle aille vers la périphérie du groupe et qu'un subadulte ou un juvénile se trouve au centre.

On peut s'interroger sur la signification biologique d'un tel mode de déplacement. La position légèrement en retrait du « leader » l'empêche certainement de guider efficacement la troupe, mais elle lui permet, par contre, de rebrousser chemin lorsque l'avant-garde l'avertit d'un danger. Ce mode de déplacement n'est d'ailleurs observé qu'à faible vitesse, ce qui permet à l'avant-garde, attentive aux grognements réguliers du « leader », de changer de cap facilement lorsque celui-ci modifie sa route.

Lorsqu'un danger apparaît ou simplement quand le « leader » entraîne rapidement sa troupe vers un autre arbre fruitier, il accélère sa marche et prend la tête du groupe qui s'aligne derrière lui. Viennent immédiatement ensuite les femelles avec ou sans jeunes, les juvéniles, et enfin les mâles subadultes ou adultes. Ce mode de déplacement en file indienne est également utilisé lorsque la troupe franchit un grand espace découvert. Nous avons eu l'occasion d'observer, dans la région de Booué, une bande de Mandrills qui passait d'une forêt-galerie à une autre et traversait une savane sans courir. Les animaux avançaient alors sur trois files parallèles à quelques mètres les unes des autres. La vitesse

de déplacement du groupe en file indienne peut être celle d'un homme à la course, même dans une forêt où l'observateur doit s'ouvrir un chemin à la machette : la troupe ne pénètre pas dans le mur de feuillage avec plus de difficultés qu'un potamochère. Le leader, en tête, entraîne facilement la troupe à grande vitesse, et surtout silencieusement. C'est à ce moment-là que la coloration de la région fessière du mâle adulte remplit selon nous tout son rôle : elle paraît brillante dans la pénombre du sous-bois et constitue probablement un signal de ralliement pour le reste du groupe. On voit que c'est sur les divers caractères favorisant le déplacement du Mandrill que la pression de sélection du milieu a surtout porté. Le cri de ralliement du leader, le cri d'appel des jeunes et des femelles, les colorations du mâle adulte constituent un ensemble cohérent d'adaptations au déplacement lent qui accompagne la recherche de nourriture en milieu fermé. La coloration du postérieur du leader mâle et le mode de progression en file indienne facilitent une fuite rapide dans le sous-bois.

Signalons à ce sujet une adaptation remarquable à la progression rapide en milieu fermé qui n'a jamais été décrite et qui met en évidence l'originalité de cette espèce par rapport aux espèces parentes de savane. Parmi les plusieurs dizaines de femelles que nous avons vu distinctement portant leur jeune, aucune ne le portait à califourchon sur le dos, comme il est fréquent de l'observer chez les babouins. En captivité, nous n'avons pas plus vu non plus d'enfants chevauchant le dos de leur mère. Il s'agit là d'une adaptation qui évite aux jeunes d'être désarçonnés par une branche ou une liane au cours d'une fuite dans le sous-bois, et qui leur permet de rester protégés sous le ventre de leur mère jusqu'à ce qu'ils soient capables de se déplacer par eux-mêmes.

Le rôle d' « éclaireur » des juvéniles et des mâles subadultes constitue une autre adaptation comportementale à la nature fermée de l'habitat du Mandrill. Cela a déjà été noté chez les babouins de savane densément arborée. Dans le Sud-Est sénégalais, là où la visibilité dépasse rarement 50 mètres, Bert *et al.* (1967) ont remarqué que les juvéniles et subadultes se tenaient à l'avant de la troupe de *Papio papio* et que les mâles dominants étaient entourés des femelles suivies de leurs jeunes. Dunbar et Nathan (1972), qui ont travaillé dans la même région, écrivent également : « In contrast to the savanna baboons of Hall and De Vore (1965), the role of "watchdog" is adopted exclusively by the curious and highly mobile juveniles in the van of the troupe, whereas the adult males rarely or never acted in this capacity, and indeed often showed no interest in the alarm raised by the juveniles. Bert *et al.* (1967) suggest that this formation and division of roles is adaptative to the local ecological conditions of dense bush and poor visibility ».

*Les modes de groupement.* — Dans la publication que nous

avens citée, Dunbar et Nathan (1972) mettent en évidence l'existence de sous-groupes à l'intérieur des troupes de *Papio papio* du Sud-Est sénégalais vivant dans un milieu où la visibilité est intermédiaire entre celle des savanes et celle des forêts : « It is clear that some substructuring does occur within the troop, and that this seems to involve the association of a male with several females (irrespective of a reproductive condition) ». Et en effet, comme le suggère Gartlan (1970) pour le Drill et Sabater Pi (1971) pour le Mandrill, les grandes troupes de *Mandrillus sphinx* sont bien constituées de l'association de sous-groupes. Au cours de notre deuxième séjour, nous en avons eu plusieurs fois la preuve. Dès que l'effectif atteint la trentaine, nous avons trouvé deux sous-groupes et quand le nombre d'animaux dépasse la centaine, il peut y en avoir de quatre à huit.

Si l'on se rapporte au tableau IV, on voit que les mandrills du Nord-Est du Gabon sont rencontrés soit isolément, soit en troupes. L'effectif minimum de ces dernières a été de 20 ( $\pm$  5) individus et le maximum de 250 ( $\pm$  50). Ces chiffres dépassent donc ceux (15 à 30) donnés par Malbrant et Maclatchy (1949) et ceux de Sabater Pi (1971) qui n'a pas rencontré de troupes comportant plus de trois sous-groupes (100 à 120 individus au total). Quant aux effectifs donnés par Gartlan (1970) pour le Drill (14 à 179 individus), ils se rapprochent de ce que nous avons constaté chez le Mandrill.

La proportion moyenne de mâles adultes, ou plus exactement de « leaders » — car certains mâles adultes n'émettent pas le grognement de ralliement (« two-phase grunt ») — que nous obtenons par rapport au nombre d'individus constituant le sous-groupe est de un « leader » pour 25 individus (minimum : 1/20, maximum : 1/35) (1). Nos résultats concordent donc avec les évaluations de Struhsaker (1968) et Gartlan (1970) pour le Drill. Chaque sous-groupe est constitué généralement d'un gros mâle adulte, souvent d'un mâle adulte plus jeune, de 5 à 10 femelles avec enfants et d'une dizaine de juvéniles, comme le suggèrent les trois dénombrements de sous-groupes que nous avons obtenus. Les nombres réels de mâles adultes par rapport au nombre de femelles adultes, obtenus à partir de comptages précis sont en effet de 1/3,3, 1/2, 1/3,3 et 1/4.

Dans le paragraphe précédent, nous avons décrit deux modes de déplacement en précisant qu'il s'agissait d'une petite troupe. Lorsqu'une grande troupe se déploie pour chercher sa nourriture, les sous-groupes sont répartis sur une surface qui peut atteindre quatre hectares. Les cris de ralliement des différents « leaders » doivent alors jouer un rôle dans l'espacement des sous-groupes et

---

(1) Il n'est pas tenu compte des nouveau-nés dans les totaux.

la progression de la troupe entière, puisqu'ils se répondent les uns les autres, non seulement au cours de la marche, mais parfois le soir après s'être installés dans leurs arbres-dortoirs.

Lorsqu'une troupe de cette envergure fuit devant un danger tel que l'homme, on parvient parfois à se poster en embuscade sur son chemin et l'on peut voir les différents sous-groupes passer à la queue-leu-leu. Ainsi le 22 juin 1974, nous avons vu défiler devant nous la troupe que nous pistions et qui avait aperçu l'un de nos chasseurs. En tête du premier sous-groupe, venait un gros mâle adulte suivi de femelles avec leurs jeunes. A la fin se tenaient les juvéniles et les mâles subadultes. Ce sous-groupe s'étendait sur une longueur de 40 mètres, les quatre autres sous-groupes qui se sont succédé dans le même ordre étaient moins nombreux et s'allongeaient chacun sur une vingtaine de mètres. C'est donc une file de Mandrills d'environ 160 mètres qui est passée devant nous à une vitesse qui se situait entre 10 et 20 km/h. Certains juvéniles remontaient la troupe sur les côtés pour se replacer, semble-t-il, dans leur sous-groupe, ce qui tendrait à prouver la stabilité de ces formations. Ces agrégations de harems sont-elles permanentes ? Il ne le semble pas, car il nous est arrivé une fois de nous trouver au point de rencontre de deux bandes qui ont ensuite cheminé de concert ; à deux reprises nous avons également assisté à la séparation d'une grande bande en deux groupes partant dans deux directions différentes. Dans un pareil milieu, nous n'avons pas pu savoir si ces bandes se sont reformées quelques kilomètres plus loin, mais cela nous paraît appuyer l'hypothèse selon laquelle les grandes bandes ne représentent que l'association temporaire de plusieurs harems. D'ailleurs, nous avons eu la nette impression que les sous-groupes s'associaient surtout pendant la grande saison sèche. En saison des pluies, il nous a été très difficile d'observer les Mandrills car les bandes que nous avons rencontrées alors étaient généralement très petites et leurs membres n'avaient nul besoin de lancer leur *ka-ka-ka* d'appel pour se retrouver. Ces petites bandes étaient non seulement silencieuses, mais aussi peu mobiles, car l'abondance des fruits en cette saison ne les obligeait sans doute pas à se déplacer beaucoup. Ces constatations sont illustrées par le tableau IV où l'on remarque que jusqu'à la mi-juin, sur dix-neuf contacts visuels avec des groupes, trois seulement concernent des bandes de plus de 100 individus. Par contre, sur les neuf contacts suivants qui ont eu lieu en pleine saison sèche, huit l'ont été avec des troupes très nombreuses. Le fait que nous ayons prospecté plusieurs régions enlève un peu de valeur à notre argumentation et en effet, il est probable que les environs beaucoup plus secs de Booué introduisent un paramètre nouveau qui a son importance. Mais en réalité les deux paramètres se confondent puisqu'il s'agit soit de la sécheresse de la région, soit de celle de la saison et leurs conséquences sur la structure sociale sont probablement identiques.

Pour clore ce paragraphe, il nous faut dire un mot des solitaires. Comme le montre le tableau IV, il est assez fréquent de rencontrer en forêt des mâles adultes solitaires. Ceux-ci sont absolument silencieux, ce qui rend leur repérage difficile, et suivent fréquemment une bande de cercopithèques forestiers, comme nous l'avons déjà signalé. Nous avons aussi rencontré une vieille femelle solitaire — édentée et amaigrie —, mais ce fait est certainement exceptionnel, car nos pisteurs gabonais en étaient les premiers surpris. Il s'agissait probablement d'une femelle qui ne parvenait plus à suivre sa troupe et dont l'extermination des panthères dans cette région permettait la survie. Deux (ou même trois) mâles peuvent aussi être trouvés ensemble (observation du 22 mars 1973). Les mâles adultes sont en effet les seuls à pouvoir survivre isolément, car ils semblent suffisamment puissant et armés pour résister aux attaques de leurs prédateurs. Au contraire, les jeunes et les femelles séparés de leur troupe sont certainement condamnés à plus ou moins brève échéance. La présence de mâles solitaires ou en petits groupes et la faible proportion de mâles adultes dans les troupes sont évidemment liées. Nous avons déjà signalé, dans le paragraphe sur les modes de déplacement, combien le second mâle adulte du sous-groupe, souvent associé au « leader » l'évite cependant. Bien que nous n'ayons jamais eu la chance de l'observer, de nombreux chasseurs gabonais nous ont rapporté des combats qui marqueraient l'expulsion du mâle surnuméraire ou celle d'un vieux « leader ». D'après leurs témoignages, le mâle adulte expulsé suivrait sa troupe à distance en essayant de s'y réintégrer, puis deviendrait ensuite solitaire.

*Comparaison avec d'autres structures sociales.* — Les grandes troupes de Mandrills seraient donc formées par l'association de petits groupes « dirigés » chacun par un mâle. C'est ce que l'on nomme, en primatologie, un « one-male group », bien que ce terme soit critiquable du fait que d'autres mâles adultes sont souvent présents dans ce type de groupe, mais sont socialement inhibés et ne peuvent émettre, par exemple, le cri du leader caractéristique de l'espèce.

La plupart des bandes de Cercopithèques forestiers (*Cercopithecus mitis*, *C. campbelli lowei*, *C. cephus*, *C. nictitans*, *C. pogonias*) ne comptent qu'un seul mâle adulte (Bourlière *et al.*, 1969-1970 ; Struhsaker, 1969 ; Gautier, 1969 et 1972 ; Aldrich-Blake, 1970 ; Hunkeler *et al.*, 1972) mais on n'a jamais observé chez eux l'association de plusieurs petits groupes « uni-mâles ». C'est par un autre mécanisme social, les associations polyspécifiques, qu'ils parviennent dans certaines circonstances, selon nous, à des résultats voisins (protection contre les prédateurs, exploitation intensive d'arbres en fructification, envol d'insectes).

Il faut noter cependant le cas particulier de *Cercocebus galeritus*, qui passe beaucoup de temps au sol et constitue très

TABLEAU IV

*Effectif des groupes de mandrills rencontrés en 1973-1974.*

Le tableau indique le résultat des dénombrements que nous avons pu effectuer au cours de nos séjours. Lorsque le nombre d'individus composant la troupe est certain, nous l'avons fait suivre de deux \*\*. Lorsqu'il est moins précis, c'est-à-dire que certains animaux nous ont échappé, nous l'avons fait suivre d'une \*. Lorsque l'estimation est très approximative, nous n'avons mis aucun astérisque. Le nombre de sous-groupes a été évalué par l'observation directe ou par l'écoute des grognements des leaders. Lorsque nous avons obtenu des indications supplémentaires, nous les avons notées dans la colonne de droite du tableau. Les âges ont été estimés par comparaison avec la taille d'animaux captifs.

N° d'observation	Dates	Effectif	Nombre de sous-groupes	Observations diverses
1	24-II-73	20 ( $\pm$ 5) *	1	
2	9-III-73	75 ( $\pm$ 25)	4 ou 5	
3	14-III-73	65 **	3	Environ 10 nouveau-nés
4	22-III-73	2 **	0	2 mâles solitaires
5	22-III-73	74 **	4	9 nouveau-nés
6	23-III-73	29 **	1	10 femelles (dont 8 avec des nouveau-nés), 1 leader (> 10 ans), 1 mâle ( $\simeq$ 5 à 6 ans), 1 mâle ( $\simeq$ 3 ans), 8 juvéniles des deux sexes.
7	25-III-73	250 ( $\pm$ 50) *	7 ou 8	
8	27-III-73	250 ( $\pm$ 50) *	7 ou 8	
9	27-III-73	1 **	0	1 mâle solitaire
10	28-III-73	1 **	0	Le même mâle solitaire
11	28-III-73	1 **	0	Le même mâle solitaire
12	29-III-73	30 ( $\pm$ 10) *	?	
13	5-IV-73	125 ( $\pm$ 25)	?	
14	7-IV-73	1 **	0	1 mâle solitaire
15	8-IV-73	44 **	2	
16	8-IV-73	1 **	0	1 mâle solitaire
17	10-IV-73	63 **	3	
18	18-IV-73	1 **	0	1 vieille femelle solitaire
19	20-IV-73	45 **	2	2 leaders (> 10 ans), 4 mâles subadultes, 7 nouveau-nés
20	21-IV-73	46 **	3 (?)	3 leaders (?), 8 mâles subadultes, 5 femelles avec nouveau-né, 1 femelle, 24 juvéniles

N° d'observation	Dates	Effectif	Nombre de sous-groupes	Observations diverses
21	25-26-IV-73	29 **	1	1 leader ( $\approx$ 10 ans), 1 mâle ( $\approx$ 5 à 6 ans), 1 mâle ( $\approx$ 3 ans), 10 femelles (dont 8 avec nouveau-nés), 3 mâles juvéniles, 5 femelles juvéniles.
22	26-V-74	40 ( $\pm$ 10) *	1 ou 2	
23	26-V-74	40 ( $\pm$ 10) *	1 ou 2	
24	2-VI-74	50 ( $\pm$ 10) *	2	
25	2-VI-74	1 **	0	1 mâle solitaire
26	5-VI-74	1 **	0	1 mâle solitaire
27	11-VI-74	20 ( $\pm$ 5) **	1	
28	19-VI-74	23 ( $\pm$ 5) **	1	1 leader, 1 mâle adulte, 3 femelles + nouveau-nés, 4 ou 5 femelles, une dizaine de juvéniles
29	21-VI-74	175 ( $\pm$ 25) *	5	Le sous-groupe le plus important comptait 40 individus.
30	22-VI-74	175 ( $\pm$ 25) *	5	
31	22-VI-74	175 ( $\pm$ 25) *	5	
32	1-VII-74	1 *	0	1 mâle solitaire
33	2-VII-74	1 *	0	1 mâle solitaire attiré par l'imitation de l'antilope blessée
34	2-VII-74	200 ( $\pm$ 50) *	6	
35	5-VII-74	20 ( $\pm$ 5) *	1	
36	11-VII-74	175 ( $\pm$ 25)	4 à 6	
37	11-VII-74	175 ( $\pm$ 25)	4 à 6	
38	16-VII-74	175 ( $\pm$ 25)	4 à 6	
39	16-VII-74	175 ( $\pm$ 25)	4 à 6	

certainement une forme de transition entre les Cercopithèques forestiers à structure familiale et les Mandrills aux troupes formées d'une juxtaposition de petits groupes (Quris, 1975).

C'est chez *Papio hamadryas* (Kummer, 1968 a et b) ou chez *Theropithecus gelada* (Crook, 1966), primates de régions semi-arides, que l'on trouve curieusement les structures sociales les plus apparentées à celle du Mandrill et probablement du Drill (Gartlan, 1970), primates des forêts équatoriales humides et riches en fruits. Comment expliquer ce paradoxe qui remet en cause les hypothèses de travail fondamentales de la socio-écologie ? Peut-être tout simplement en essayant de dépasser cette apparence



opposition et en cherchant les facteurs communs à l'écologie de ces quatre espèces.

#### IV - CONCLUSIONS.

Les fonctions du « leader » ne sont pas évidentes chez le Mandrill. En particulier son rôle de protecteur du groupe est encore moins évident que chez l'Hamadryas. Comment expliquer en effet que le « leader » soit aussi bien protégé de ses ennemis par son avant-garde, et même qu'il les fuit le cas échéant ? Il est surprenant qu'un mâle dominant, aussi fort et aussi bien armé, évite généralement tout affrontement et abandonne ses congénères devant le danger.

Ceci n'est cependant pas absolu puisque des mâles ont eu quelques fois en captivité la même réaction de protection envers les femelles adultes que celles-ci envers leurs jeunes. Cela peut aussi être le cas dans la nature, comme une observation fortuite m'a permis de le constater. Un chasseur européen ayant rabattu involontairement une bande de Mandrills sur une ligne de pièges à câble placés par les indigènes, une dizaine de Mandrills se firent prendre. Les mâles adultes, au lieu de s'enfuir se sont alors placés, menaçants, entre les animaux piégés et le chasseur, qui a pu ainsi les abattre les uns après les autres.

L'on peut donc se demander si la survie de l'espèce ne dépend pas plus de la protection de la troupe que de la défense d'un seul de ses membres ; en ce cas, la « lâcheté » du « leader » serait même « adaptative ». En effet, dans un milieu aussi impénétrable, le rôle de guide est bien plus important que celui du protecteur. Comme nous l'avons constaté par nous-même à maintes reprises, le risque principal en forêt est celui de se perdre. Il faut des années à un pygmée ou à un Mandrill pour apprendre à se retrouver dans un tel milieu. Le chef d'une bande de Pygmées, tout comme le « leader » d'une troupe de Mandrills (1), constituent la mémoire du groupe. Ce sont eux qui connaissent à fond l'ensemble du domaine vital de la collectivité, les lieux et les époques de cueillette, les cours d'eau, les aliments comestibles et vénéneux, les animaux dangereux et inoffensifs, les techniques de combat et d'approche les mieux adaptées, etc. Comme l'écrit Kummer au sujet des Hamadryas (1968 b, p. 308) : « Social units with only two males of different age obviously are the smallest units in which adult male traditions can be passed on ». Alors que des singes territoriaux comme la plupart des cercopithèques se déplacent peu et se trouvent constamment confrontés aux mêmes problèmes, les singes terrestres, vivant sur des domaines immenses

---

(1) On a signalé plusieurs fois, chez des Mandrills en captivité, des longévités maximales de plus de quarante ans.

et occupant une niche écologique aussi variée ont besoin de fortes traditions sociales. Le « leader » en est le dépositaire et c'est ce qui le rend irremplaçable. Il semble bien que le mâle adulte qui lui est généralement associé soit là pour contrebalancer la faiblesse de ce type de structure sociale et prendre en cas de disparition la place de celui qu'il a longtemps secondé. Aussi, bien que les mandrills mâles se défendent comme des fauves lorsqu'ils sont acculés, il ne semble pas que leur musculature et leurs mâchoires soient destinées avant tout à la défense contre les prédateurs. L'hypothèse énoncée par Gartlan (1970, p. 472) pour le Drill me semble plus vraisemblable : « The sexual dimorphism in Drills is therefore most probably a result of intrasexual selection ; this hypothesis is compatible with the reduced numbers of males observed in groups and would imply the exclusion of some males from breeding ».

Par contre, le reste de la démonstration de cet auteur nous paraît moins convaincante. Si l'exclusion des mâles surnuméraires dans le genre *Mandrillus* est due à l'absence de visibilité, qui empêcherait le leader de prévenir les accouplements clandestins comme le pense Gartlan, cela signifie que les « one-male group » de l'Hamadryas et du Gelada, qui vivent dans des régions dépourvues d'arbres, ont une autre origine. Or, nous rencontrons une structure sociale voisine chez des espèces forestières totalement différentes comme le Buffle de forêt (*Syncerus caffer nanus*) ou le Potamochère (*Potamochoerus porcus*) (Malbrant et Maclatchy, 1949). Toutes ont en commun un certain nombre de caractéristiques comportementales :

- elles vivent au sol,
- elles parcourent de grandes distances (et possèdent en conséquence un immense domaine vital),
- leur régime alimentaire est très varié.

Ce sont donc des espèces itinérantes et éclectiques qui se trouvent en concurrence avec les espèces territoriales et adaptées à une niche écologique restreinte comme la plupart des Cercopitèques, des écureuils ou des céphalophes. « Spécialiste de la déspecialisation », suivant l'expression de Mayr (1963) appliquée à l'homme, le Mandrill, comme le Potamochère ou l'homme primitif, se trouve constamment en compétition alimentaire avec des singes, des oiseaux et des écureuils étroitement adaptés à une strate ou à une nourriture bien particulières.

La forêt équatoriale n'est pas le milieu homogène que l'on a cru. Elle englobe en fait un grand nombre d'habitats très différents. Par ailleurs, la forêt tropicale humide n'est pas aussi productive qu'elle le paraît (Bourlière, 1973). L'exubérance de la végétation a induit en erreur les premiers naturalistes habitués aux paysages tempérés. De plus chaque consommateur animal

n'a pas accès à l'ensemble des ressources alimentaires disponibles. Dans un écosystème aussi complexe et stratifié que celui de la forêt humide, les convives sont nombreux et chaque espèce n'a accès qu'à une petite partie du repas.

Le Mandrill, comme le Potamochère, doit surtout se contenter des aliments végétaux qui tombent de la canopée au sol. Or la dégradation des fruits est extrêmement rapide à ce niveau par suite de la chaleur et de l'humidité, mais aussi à cause de l'abondance des décomposeurs et des compétiteurs vertébrés et invertébrés. Le genre *Mandrillus*, contrairement à ce que l'on serait en droit d'attendre, occupe donc une niche écologique pauvre ; l'énormité de son domaine vital, ses déplacements continuels, l'éclectisme de son régime alimentaire l'attestent. Ce fait fondamental, plus que la densité de la végétation, nous paraît conditionner sa structure sociale.

TABLEAU V

*Longueur des canines supérieures du Mandrill.*

FEMELLES	MALES
1,5 cm	5,4 cm
1,4 cm	5 cm
1,4 cm	4,7 cm
1,3 cm	4,6 cm
1,3 cm	3,9 cm
1,3 cm	3,8 cm
1,3 cm	3,7 cm
1,2 cm	2,7 cm
1,2 cm	
1,2 cm	

La moyenne des mensurations des canines supérieures de Mandrills mâles adultes (4,2 cm) est plus de trois fois plus grande que celle des femelles (1,3 cm). Pourtant, les quatre plus petites mensurations de mâles sont celles d'animaux âgés aux dents cassées et usées.

Cette constatation nous permet maintenant de répondre à la question posée précédemment, car la convergence des structures sociales entre Hamadryas, Gelada, Drill et Mandrill s'explique alors aisément. Les montagnes arides de l'Éthiopie et la strate terrestre de la forêt équatoriale gabonaise ne se ressemblent guère, mais elles sont cependant toutes les deux des milieux pauvres qui imposent des structures sociales convergentes.

Cette pauvreté alimentaire du sous-bois nous paraît également déterminante pour expliquer le dimorphisme sexuel si marqué

que l'on constate chez le Mandrill, tout comme chez les rapaces forestiers (*Accipiter* en particulier, cf. Brosset, 1973). Les femelles adultes de Mandrills pèsent, en effet, environ trois fois moins que les mâles de même âge qui peuvent dépasser trente kilogrammes. Une femelle allaitante tuée par les indigènes aux environs de Makokou, pesait seulement 6,5 kg, ce qui correspond au poids d'un mâle adulte de Cercopithèque hocheur ! A la maturité sexuelle, l'accroissement rapide du poids des Mandrills mâles les amène à être de moins en moins arboricoles, donc à moins rentrer en compétition avec les femelles et les jeunes qui assurent la survie du groupe. Au sol, seul un mâle dominant peut trouver assez de nourriture pour se nourrir, et il lui faudra en conséquence développer les moyens d'écartier les autres mâles.

Les membres d'une troupe de mandrills exploitent donc en même temps deux milieux. Les femelles et les juvéniles, plus vulnérables, trouvent dans les strates inférieures de la forêt une alimentation relativement riche et voisine de celle des Cercopithèques arboricoles ; leur faible poids leur permet d'atteindre les extrémités des branches où se trouvent les fruits. Le mâle « leader », plus gros et mieux armé pour résister aux attaques des prédateurs, récolte au sol les fruits que le reste de la troupe laisse tomber, et il ne peut donc guère tolérer la concurrence de beaucoup d'autres mâles adultes.

A la différence des Patas (Hall, 1965), des Langurs (Yoshida, 1968) et des Geladas (Crook, 1966), il est ainsi très compréhensible qu'il ne puisse exister chez le Mandrill, de troupes composées uniquement de mâles puisque ceux-ci ne pourraient trouver ensemble suffisamment de nourriture au sol pour subsister.

Notre hypothèse concorde donc avec celle de Jolly relative à l'Hamadryas (1970, p. 162) : « Il a été suggéré que le type " uni-mâle " d'organisation sociale des Hamadryas (*Papio*) était une conséquence des petits groupes de recherche qui eux-mêmes sont une adaptation aux ressources dispersées d'un habitat ouvert. » Notre étude suggère qu'il faudrait remplacer l'expression « habitat ouvert » par « habitat pauvre » et que les babouins ne devraient pas être considérés comme spécialistes des milieux ouverts, mais des milieux pauvres.

Il faut noter de plus que les mêmes conditions de milieu ne donnent pas nécessairement un seul type de structure sociale. Face au milieu forestier tropical, deux types de stratégies extrêmes ont pu être adoptées par les espèces animales : la spécialisation ou l'éclectisme (Bourlière, 1973). Comme nous le remarquons à propos d'une autre expérience naturelle d'éco-sociologie, celle de l'adaptation du Manchot empereur à l'hiver antarctique (Jouventin, 1971), les adaptations ne sont pas seulement fonction du milieu extérieur, mais aussi des potentialités intrinsèques des groupes zoologiques. La même niche écologique que celle occupée par le genre *Mandrillus* existe certainement dans les forêts néo-

tropicales mais elle n'est occupée par aucun primate. Peut-être est-ce dû tout simplement à l'absence de singes terrestres sur le continent américain.

Tout ceci nous amène à considérer comme dépassées les premières hypothèses faites sur le déterminisme écologique des structures sociales des primates ; elles n'ont plus aujourd'hui, comme l'écrit A. Gautier (1972) qu'une valeur heuristique. Il existe en forêt équatoriale une multiplicité de milieux différents, donc de nombreux types d'organisation sociale. La densité du couvert végétal ne permet pas à elle seule de prévoir la structure sociale d'une espèce. Par contre, elle conditionne directement les modes d'intercommunication. Les milieux pauvres peuvent n'être que des cas particuliers de milieux riches et les structures sociales de milieux pauvres peuvent donc se rencontrer en milieu forestier ; c'est le cas pour le Mandrill.

## SUMMARY

Six months were spent in Gabon tracking troops of Mandrills (*Mandrillus sphinx*) in 1973 and 1974. During two survey-periods of three months each about 2,000 kilometers were covered by foot in the forest and 6,000 by road. Contacts were only established 39 times, totalling 48 hours of actual observation time.

Mandrills and drills never occur together in the same areas.

Mandrills were always found to live in the lower forest layers, large adult males at the ground level, smaller females and juveniles in the undergrowth and the middle layer. Large rivers cannot be crossed by mandrills, these forest baboons being unable to swim.

The basic social unit is made of a large adult male (one for 25 individuals on average), 5 to 10 females (with or without infants) and about 10 juveniles. During the dry season, as many as 6 or 7 such harems might associate together, forming troops of 200 individuals or more. Excess adult males live a solitary existence in the forest.

Mandrill troops have a very wide home range, in the order of tens of square kilometers. The average speed of movement of a group during the day was found to be 1.32 km/h, and the average distance covered 8 km per day.

The diet is very varied, mostly vegetarian with possibly a small animal component. Breeding is apparently seasonal, most births occurring from January to April. Besides man, major predators include leopards and the Crowned hawk-eagle (*Stephanoetus coronatus*). Temporary associations with duikers (*Cephalophus callypigus*) and calaos (*Tropicranus albocristatus*) have been observed.

Three types of vocalizations were distinguished : a contact call emitted mainly by females and juveniles, an alarm call used by females and subadults, and a rallying call emitted by the leader male. Olfactory marking by the secretion of the sternal glands is performed on tree trunks.

When the troop is quietly foraging juvenile and subadult individuals tend to stay in front and around the females, the leader male staying to the rear. When frightened, the adult male leads the troop, followed by the females and the younger individuals.

In the rain forest Mandrills exploit the less productive layers, at the ground level or in the undergrowth. Their social structure and the large size of their home range may be considered as adaptive to this poor environment.

## REMERCIEMENTS

Nous devons une reconnaissance toute particulière à Monsieur le Professeur F. BOURLIÈRE et au Docteur A. BROSSET, Directeur du Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie Equatoriale, qui ont toujours porté un vif intérêt à notre travail, et ont critiqué notre manuscrit. Toute notre reconnaissance va aussi à nos collègues P. CHARLES-DOMINIQUE, M. DONSKOFF, C. ERARD, A. HLADIK, J.-J. PETTER — et tout particulièrement A. et J.-P. GAUTIER — pour leurs conseils et leurs renseignements.

En France, notre élevage a été successivement hébergé par les Professeurs PAILLARD et DOUMENGE.

Au cours de notre deuxième séjour en Afrique, les exploitants forestiers nous ont souvent aidés. Remercions Y. et J.-Y. DENIEL, M. GRAS de la S.F.B., MM. CALLETTE et SEVAULT de la S.E.G., M. et Mme THEN de la C.E.C.A.F., et de nombreux cadres de la Société LUTERMA.

La place nous manque pour citer les noms de tous les chasseurs Fangs, Pygmées, Bakotas, Sakés, et Bakuélés qui ont collaboré avec nous et nous ont initié à la forêt

## BIBLIOGRAPHIE

- ALDRICH-BLAKE, F.P.G. (1970). — Problems of social structure in forest monkeys. In : *Social Behaviour in Birds and Mammals*, Edited by J.H. Crook, Academic Press, New York, pp. 79-101.
- BERT, J., AYATS, H., MARTINO, A. et COLLOMB, H. (1967). — Note sur l'organisation de la vigilance sociale chez le babouin *Papio papio* dans l'Est sénégalais. *Folia Primat.*, 6 : 44-47.
- BIGOT, L. et JOUVENTIN, P. (1974). — Quelques expériences de comestibilité de Lépidoptères gabonais faites avec le Mandrill, le Cercocèbe à joues grises et le Garde-bœufs. *La Terre et la Vie*, 28 : 521-543.
- BOURLIÈRE, F. (1973). — The comparative ecology of rain-forest mammals in Africa and tropical America : some introductory remarks. In : *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America : A Comparative Review*. Edited by B.J. Meggers, E.S. Ayensu and D. Duckworth, Washington, Smithsonian Institution, pp. 279-282.

- BOURLIÈRE, F., BERTRAND, M. et HUNCKELER, C. (1969). — L'écologie de la Mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowei*) en Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 23 : 135-163.
- BOURLIÈRE, F., HUNCKELER, C. and BERTRAND, M. (1970). — Ecology and behavior of Lowe's Guenon (*Cercopithecus campbelli lowei*) in the Ivory Coast. In : *Old World Monkeys*. Edited by J.R. Napier and P.J. Napier, Academic Press, New York, pp. 297-350.
- BROSSET, A. (1973). — Evolution des *Accipiter* forestiers de l'est du Gabon. *Alauda*, 41 : 185-202.
- CHAPUIS, C. (1971). — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *La Terre et la Vie*, 25 : 183-202.
- CROOK, J.H. (1966). — Gelada baboon herd structure and movement : a comparative report. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 237-258.
- CROOK, J.H. (1970). — The socio-ecology of Primates. In : *Social Organisation of Birds and Mammals*. Academic Press, New York, pp. 103-159.
- CROOK, J.H. and ALDRICH-BLAKE, P. (1968). — Ecological and behavioural contacts between sympatric ground dwelling Primates in Ethiopia. *Folia Primat.*, 8 : 192-227.
- DE VORE, I. and HALL, K.R.L. (1965). — Baboon ecology. In : *Primate Behavior : Field studies of Monkeys and Apes*, Edited by I. De Vore, Holt, New York, pp. 20-52.
- DORST, J. et DANDELLOT, P. (1972). — *Guide des grands mammifères d'Afrique*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel et Paris.
- DUNBAR, R.I.M. and NATHAN, M.F. (1972). — Social organization of the Guinea Baboon, *Papio papio*. *Folia Primat.*, 17 : 321-334.
- EPPLE, G. (1974). — Pheromones in Primate reproduction and social behavior. In : *Reproductive Behavior*, Edited by W. Montagna and W.A. Sadler, Plenum, New York, pp. 131-155.
- GANS, C. (1964). — Emphatic learning and the mimicry of African snakes. *Evolution*, 18 : 705.
- GARTLAN, J.S. (1970). — Preliminary notes on the Ecology and behavior of the Drill. In : *Old World Monkeys*, Edited by J.R. and P.H. Napier, Academic Press, New York, pp. 445-480.
- GARTLAN, J.S. and BRAIN, C.K. (1968). — Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops* and *C. Mitis*. In : *Primates Studies in Adaptation and Variability*, Edited by P.C. Jay, Holt, New York, pp. 253-292.
- GARTLAN, J.S. and STRUHSACKER, T.T. (1972). — Polyspecific associations and niche separation of rain-forest anthropoids in Cameroon, West Africa. *J. Zool.*, 168 : 221-266.
- GAUTIER, J.P. et GAUTIER-HION, A. (1969). — Les associations polyspécifiques chez les Cercopithecidae du Gabon. *La Terre et la Vie*, 23 : 164-201.
- GAUTIER-HION, A. (1968). — Etude du cycle annuel de reproduction du Talapoin (*Miopithecus talapoin*) vivant dans son milieu naturel. *Biologia Gabonica*, 2 : 164-173.
- GAUTIER-HION, A. et GAUTIER, J.P. (1971). — La nage chez les Cercopithèques arboricoles du Gabon. *La Terre et la Vie*, 25 : 67-75.
- GAUTIER-HION, A. et GAUTIER, J.P. (1974). — Les associations polyspécifiques de Cercopithèques du plateau d M'passa (Gabon). *Folia Primat.*, 22 : 134-177.
- GRUBB, P. (1973). — Distribution, divergence and speciation of the Drill and Mandrill. *Folia primat.*, 20 : 161-177.
- HALL, K.R.L. (1965). — Behaviour and ecology of the wild patas monkey. *J. Zool.*, 148 : 15-87.

- HILL, W.C.O. (1970). — *Primates*. Vol. VIII. University Press, Edinburgh.
- HOOFF, J.A.R.A.M. Van (1962). — Facial expression in higher primates. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 8 : 97-125.
- HOOFF, J.A.R.A.M. Van (1967). — The facial display of the Catarrhine Monkeys and Apes. In : *Primate Ethology*, Edited by D. Morris, Weidenfeld and Nicolson, London, pp. 7-68.
- HUNKELER, C., BOURLIÈRE, F. et BERTRAND, M. (1972). — Le comportement social de la Mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowei*). *Folia Primat.*, 17 : 218-236.
- JOHNSON, R.P. (1973). — Scent marking in mammals. *Anim. Behav.*, 21 : 521-535.
- JOLLY, C.J. (1970). — The large african monkeys as an adaptative array. In : *Old World Monkeys*, Edited by J.R. Napier and P.H. Napier, Academic Press, New York, pp. 139-174.
- JOUVENTIN, P. (1971). — Comportement et structure sociale chez le Manchoth empereur. *La Terre et la Vie*, 25 : 510-586.
- JOUVENTIN, P. (sous presse). — Les rôles des colorations du Mandrill *Z. Tierpsychol.*
- JOUVENTIN, P., PASTEUR, G. et CAMBEFORT, J.P. (sous presse). — Fast observational learning in the forest baboon *Mandrillus sphinx*, and its bearing on mimicry in preys. *Evolution*.
- KINGDON, J. (1971). — *East African Mammals*. Volume 1. Academic Press, London.
- KUMMER, H. (1968 a). — Social organisation of Hamadryas Baboons. *Bibliotheca Primat.*, 6 : 1-189.
- KUMMER, H. (1968 b). — Two variations in the social organisation of baboons. In : *Primates : Studies in adaptation and variability*, Edited by P. Jay, New York, Holt.
- MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'Equateur Africain Français*. Paris, Lechevalier, *Encyclopédie biologique*.
- MAYR, E. (1963). — *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- MORRIS, D. (1967). — *The Naked Ape*. Cape. London.
- PAYNE, R.S. (1971). — Acoustic location of prey by barn owls. *J. Exp. Biol.*, 54 : 535-573.
- QURIS, R. (1975). — Ecologie et organisation sociale de *Cercocebus galeritus agilis* dans le Nord-Est du Gabon. *La Terre et la Vie*, 29 : 337-398.
- SABATER PI, J. (1970). — Aportacion a la ecologia de los *Colobus polykomos satanas* (Waterhouse) de Rio Muni (Republica de Guinea Ecuatorial). *Instituto Biologico Aplicado*, Barcelona.
- SABATER PI, J. (1971). — Contribucion a la ecologia de los *Mandrillus sphinx* (*Linnaeus*), 1758 de Rio Muni. *Misc. Zool.*, 3 : 1-15.
- SCHULTZ, A.H. (1969). — *The life of Primates*. London, Weidenfeld and Nicolson.
- STRUHSAKER, T.T. (1968). — Correlates of ecology and social organisation among african Cercopithecines. *Folia Primat.*, 11 : 80-118.
- WICKLER, W. (1967). — Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among Primates. In : *Primate Ethology*, Edited by D. Morris, Weidenfeld and Nicolson, London, pp. 69-147.
- WICKLER, W. (1968). — *Mimicry in Plants and Animals*. London, Weidenfeld and Nicolson.
- WISLOCKI, G.B., SCHULTZ, A.M. (1925). — On the nature of modifications of the skin in the sternal of certain Primates. *J. Mammal.*, 6 : 236-243.
- YOSCHIBA, K. (1968). — Local and intertroop variability in ecology and social behaviour of common Indian Langurs. In : *Primate studies in adaptation and variability*, Edited by P. Jay, Holt, New York.
- ZUCKERMAN, S. (1932). — *The Social Life of Monkeys and Apes*. London