

SURPEUPLEMENT, FECONDITE, MORTALITE
ET AGRESSIVITE
DANS UNE POPULATION CAPTIVE DE *PAPIO PAPIO*

par A.M. MASURE et F. BOURLIERE

*Laboratoire de Physiologie de la Faculté de Médecine
de Paris **

L'influence de la densité d'une population sur la fécondité et la mortalité de ses membres a fait l'objet d'un assez grand nombre de travaux au cours des quinze dernières années. L'objectif de ces recherches était double : établir tout d'abord l'existence d'une auto-régulation de la taille des populations animales, et essayer d'autre part de découvrir les mécanismes par l'intermédiaire desquels s'exerce cet « effet dépendant de la densité ». Chez les Mammifères, la plupart des expériences ont été effectuées sur des populations de Rongeurs et de Lagomorphes. Les revues générales de Snyder (1968), Archer (1970) et Myers et al. (1971) en résument les résultats. D'une façon générale, le taux de reproduction est inversement proportionnel à la densité de la population. L'expérience du *Penrose Laboratory* sur une colonie expérimentale de *Mus musculus* suivie pendant six ans fut particulièrement démonstrative à cet égard. Au début, la population ne fut composée que de deux femelles gestantes. Leur descendance fut ensuite laissée libre de se reproduire dans un enclos de 4 m² où la nourriture, la boisson, les abris et le matériel de nidification furent toujours fournis en excès des besoins des animaux. Le résultat fut spectaculaire : la croissance démographique fut rapide au début, l'effectif passant de 2 à près de 200 individus en treize mois. Puis la population se mit à décroître pendant l'année qui suivit, à la suite d'une baisse régulière de la natalité : vingt-cinq mois après le début de l'expérience il ne restait plus que 50 souris. Peu après la fécondité augmenta rapidement et les effectifs se multiplièrent à nouveau pendant onze mois. A cette date une

(*) Adresse : 45, rue des Saints-Pères, 75 - Paris 6.

seconde baisse de la natalité survint et la population déclina une nouvelle fois.

Les causes de cet abaissement du taux de reproduction associé à l'augmentation de la densité démographique varient quelque peu suivant les conditions expérimentales. Cependant on peut considérer très schématiquement que le surpeuplement n'a aucun effet sur la fertilité des mâles, alors qu'il a au contraire une action très nette sur celle des femelles. Cette dernière s'exerce de différentes façons ; maturité sexuelle plus tardive, augmentation de la mortalité intra-utérine avec résorption des embryons, augmentation de la mortalité des jeunes par déficience de la sécrétion lactée des mères, etc. En même temps on observe un certain nombre de modifications du comportement : augmentation de l'agressivité, modification de la dispersion spatiale des individus et de la structure sociale des groupes, tendance à l'émigration. Qu'il s'agisse des conséquences reproductrices ou comportementales du surpeuplement, il faut noter qu'elles varient, en degré plutôt qu'en nature d'ailleurs, dans les différentes espèces. Celles qui sont « solitaires » ou fortement territoriales, ne réagiront pas tout à fait de la même façon que celles qui sont grégaires ou sociales. Eisenberg (1967) a bien montré, en comparant les réactions au surpeuplement de 8 espèces de Rongeurs, que le *Dipodomys nitratoides*, relativement asocial, arrêta la croissance de ses effectifs à des densités plus faibles que le *Peromyscus maniculatus*, espèce plus sociable.

La relation entre diminution de la fertilité et modifications du comportement social n'a pas encore été établie de façon convaincante. L'opinion la plus généralement partagée est que le surpeuplement et les « stress » multiples qui l'accompagnent entraînent toute une série de modifications neuro-endocriniennes qui ont, à leur tour, une influence sur la gestation, l'allaitement et même le développement ultérieur des jeunes (Barnett, 1964 ; Christian et al., 1965 ; Snyder, 1968). Cette hypothèse de travail n'a, cependant, pas été prouvée de manière indiscutable.

De semblables recherches n'ont pas encore été faites sur les Primates infra-humains. Une chose paraît certaine : le surpeuplement augmente l'agressivité. Southwick (1967) a montré, par exemple, que la fréquence des interactions agonistiques s'élevait nettement dans un groupe captif de *Macaca mulatta* quand on diminuait de moitié la surface de l'enclos. Gartlan (1968) mentionne diverses études qui démontrent que l'agression, peu fréquente dans les conditions naturelles, le devient beaucoup plus dans des groupes captifs d'*Erythrocebus patas*, de *Cercopithecus aethiops* et de *Papio anubis*. Alexander et Roth (1971) viennent de démontrer que le confinement temporaire dans un petit enclos de 187 m² d'une troupe de 84 *Macaca fuscata* vivant normalement dans un corral de 8 058 m² augmentait l'agressivité des animaux.

Ils soulignent le fait que ce changement de comportement est dû au moins à deux facteurs, le caractère non-familier du nouveau milieu et le surpeuplement. Toutefois ces études ne donnent pas d'indications précises sur l'influence à long terme d'une densité de population anormalement élevée sur la natalité et la mortalité de la troupe. Alexander et Roth (1971) mentionnent seulement « the absence of any indication of a failure in female fertility or maternal protection at high densities ». Les observations rapportées ci-après apportent quelques précisions sur la reproduction, la mortalité et l'agressivité d'une troupe captive de *Papio papio* vivant depuis plus de trente ans dans des conditions de surpeuplement difficilement discutables.

POPULATION ET TECHNIQUES

LA POPULATION ÉTUDIÉE. — Nos observations ont porté sur la colonie de *Papio papio* du Parc Zoologique du Bois de Vincennes (Museum National d'Histoire Naturelle) à Paris. Cette troupe a pour origine un groupe de soixante-dix Babouins rapporté en avril 1939 par la Mission A. Urbain de la région de Kindia, Guinée, et qui venait du Fouta Djalon. Dans les mois qui suivirent, seize moururent. En 1949 la troupe comportait soixante individus. Elle fut brièvement étudiée en 1956 par Hans Kummer (1957) qui en évalua l'effectif à une centaine d'animaux, dont quatre mâles adultes. Dès cette époque un certain nombre de ses membres étaient chaque année capturés pour être transférés dans d'autres établissements afin d'éviter une densité excessive. En 1958 il y eut seize morts, et onze autres en 1959. L'effectif tomba, les années suivantes, à une cinquantaine d'individus. Il augmenta lentement par la suite pour atteindre un maximum d'environ quatre-vingts en 1966. Dix sujets furent vendus en 1967 et la population est restée stable, depuis lors, oscillant autour de la soixantaine. Deux dénombrements précis furent effectués, en 1970 et 1971 — le sexe et l'âge de chaque individu étant déterminé à la sortie de l'enclos intérieur où les singes avaient passé la nuit. Les résultats furent les suivants : soixante et un individus le 5 mai 1970 et cinquante-neuf le 23 juillet 1971 (tableau 1).

Ce qui frappe, au premier coup d'œil, dans les chiffres du tableau 1, c'est la très forte prépondérance des femelles dans cette troupe. Le sex-ratio total (enfants exclus) est en effet de 15 ♂ pour 32 ♀ en mai 1970 et de 17 ♂ pour 36 ♀ en juillet 1971. Si l'on ne tient compte que des adultes, la disproportion est encore plus forte : 1 ♂ pour 22 ♀ en mai 1970 et 1 ♂ pour 12,5 ♀ en juillet 1971. A la naissance, au contraire, le sex-ratio est inversé : parmi les trente-trois enfants nés de janvier 1970 à la fin août 1971 (et dont le sexe de trente d'entre eux a pu être déterminé avec certitude), il y a en effet 23 ♂ pour 7 ♀, soit 1 ♂ pour 0,304 ♀.

TABLEAU 1

Composition par sexes et par âges de la population en mai 1970 et en juillet 1971**.*

	5 mai 1970	23 juillet 1971
MALES :		
Adultes (plus de 7 ans)	1	2
Subadultes (de 4 à 7 ans)	6	3
Juvéniles :		
J2 (de 2 à 4 ans)	7	5
J1 (de 1 à 2 ans)	1	6
FEMELLES :		
Adultes (plus de 4 ans)	22	25
Subadultes (de 3 à 4 ans)	4	5
Juvéniles :		
j2 (de 2 à 3 ans)	5	3
j1 (de 1 à 2 ans)	4	3
ENFANTS de moins d'un an	11	7
Total	61	59
Densité par 100 m ²	11,5	11,1

* Les critères d'âge retenus reposent sur la taille, l'aspect physique et le comportement social :

L'enfant naît avec un pelage noir et un visage rose. Vers trois mois des poils plus clairs apparaissent. Après six mois, le pelage devient peu à peu brun clair et l'enfant manifeste une indépendance de plus en plus grande vis-à-vis de sa mère.

Le sevrage des juvéniles se produit progressivement au cours de la seconde année et ces animaux tendent de plus en plus à former des groupes de jeu avec leurs compagnons de même âge. Le pelage est entièrement brun clair et le visage foncé. La croissance se poursuit au cours de la troisième année, mais les femelles présentent leurs premiers cycles œstriens à partir de l'âge de trois ans et quittent au cours de la quatrième année le groupe des subadultes pour s'intégrer à celui des femelles adultes. Le stade de subadulte ne dure donc pas plus d'un an pour elles. Les mâles, au contraire, restent subadultes beaucoup plus longtemps, bien que leur taille à cinq ans soit supérieure à celle de toutes les femelles. Ce n'est que vers sept ans que leur maturité sexuelle et sociale est complète, les canines et le « manteau » étant alors bien développés.

** Entre ces deux dates, il y a eu vingt naissances, dix-sept décès et cinq individus extraits du groupe.

LES CONDITIONS DE CAPTIVITÉ. — Les babouins vivent sur un « rocher » de béton formant amphithéâtre face au public. La partie antérieure, le « plateau », est relativement plane. Mais les rochers artificiels forment ensuite une série de gradins étagés, ceux de l'arrière-plan se trouvant à près de trois mètres au-dessus des autres. Certains de ces blocs de béton forment des surplombs sous lesquels les singes se réfugient en hiver, pour se mettre à l'abri du vent, et en été pour rechercher de l'ombre. A l'intérieur du rocher est aménagée une cage où l'on fait rentrer les babouins pour passer la nuit. Le « domaine vital » de la troupe a une super-

ficie de 500 m² environ, auxquels il faut ajouter les 35 m² du dortoir.

La porte de ce dernier est ouverte chaque matin vers 9 heures et les *Papio* regagnent cette cage intérieure à 18 h 45 en été, et à la tombée de la nuit en hiver. L'accès au « plateau » est quotidien, sauf par temps de neige, éventualité rare sous le climat parisien.

Les animaux sont nourris deux fois par jour, à leur sortie le matin et le soir quand ils rentrent au dortoir. En hiver, un repas supplémentaire leur est donné vers 14 heures.

Le régime est à base de pommes de terre cuites, de carottes et de salade. A cela s'ajoutent suivant les jours du maïs, des lentilles, des pommes et des poires — plus rarement des bananes, des œufs durs et parfois de la viande cuite. En hiver un supplément de fruits secs (figues et raisins) est donné lors des périodes de grand froid. Aux aliments fournis par le zoo, s'ajoutent ceux offerts par le public : cacahuètes, sucre, pain, gâteaux et bonbons.

Les *Papio* capturent aussi, de temps en temps, quelques oiseaux (pigeons et moineaux) venus se poser sur le « plateau ». Nous avons noté ce comportement trois fois en 450 heures d'observation. L'animal qui a ainsi attrapé un oiseau s'isole et va le dépecer à l'écart : il arrache les plumes, mange un peu de viande, puis laisse la dépouille aux juvéniles qui sont venus le regarder.

L'eau qui s'écoule de la cascade du rocher est la seule source de boisson de la troupe.

LA RÉPARTITION QUOTIDIENNE DES ACTIVITÉS. — Lors de leur séjour quotidien sur le « plateau », nos babouins manifestent des différences d'activité très nettes, suivant les heures de la journée tout d'abord, l'abondance du public et les circonstances météorologiques ensuite.

L'observation continue du mâle dominant, de 9 heures à 18 heures, en rapportant chaque minute sur une feuille d'observation (check-sheet) les différentes catégories de comportement observées, permet de se faire une bonne idée de l'évolution quotidienne de son activité en juillet. Celle-ci diminue entre 12 h 30 et 14 heures. Cette période correspond à ce que nous appelons la « sieste ». Les membres de la troupe se déplacent moins, sommeillent ou s'« épouillent » (grooming) ; ils tendent à se rapprocher les uns des autres et à former des sous-groupes. En fin d'après-midi, une autre modification de comportement peut être observée régulièrement : à partir de 16 h 30, les singes effectuent des déplacements collectifs auxquels participent la moitié ou les trois quarts de la troupe. Pendant ce temps, la fréquence des autres activités tombe à un taux très bas. Ces mouvements de foule durent de 3 à 10 minutes et se répètent deux à trois fois par heure jusqu'à la rentrée au dortoir.

Une quantification des types d'activité, toutes les minutes pendant une heure, a été faite chez le mâle adulte dominant, un mâle

subadulte (le quatrième dans la hiérarchie), une femelle adulte déjà d'un certain âge et une femelle plus jeune avec son enfant, pendant 15 heures pour chaque animal. Ces mesures furent faites à heures fixes (9 h 30 ; 10 h 30 ; 13 h ; 13 h 50 ; 16 h 30 et 17 h 20), en juin et juillet 1970. Leurs résultats confirmèrent l'existence d'un cycle quotidien d'activité très net.

La température, la pluie et l'abondance du public sont également des facteurs qui ont une influence sur le rythme et la fréquence de certaines activités quotidiennes, en particulier la locomotion et la « mendicité » de la nourriture.

LES TECHNIQUES D'OBSERVATION. — Toutes les observations ont été faites à l'œil nu et aux jumelles 8 × 30 et 10 × 30. Les babouins du Parc Zoologique n'étant par marqués, il nous fut impossible de reconnaître individuellement tous les membres de la troupe. Sur la base de certaines particularités morphologiques il a néanmoins été possible d'identifier huit mâles et vingt-deux femelles adultes et subadultes au cours de notre étude. Au total, il a été effectué 450 heures d'observation — en grande majorité entre 10 heures du matin et midi.

RESULTATS

LA NATALITÉ. — Trente-trois naissances ont été observées entre le 1^{er} janvier 1970 et le 31 août 1971. Elles ont eu lieu à tous les mois de l'année, sauf octobre et novembre (tableau 2), mais il semble que la majorité des petits ait tendance à naître entre décembre et mai.

TABLEAU 2

Naissances observées aux différents mois de l'année

	J	F	M	A	M	J	Ju	A	S	O	N	D
1970	4	3	1	3	3	1	0	2	1	0	0	3
1971	3	2	1	3	0	1	1	2				

Ces chiffres, comparés à ceux du tableau 1, permettent d'estimer le taux de reproduction des femelles adultes dans la troupe (Altmann et Altmann, 1970) : en 1970, les vingt-deux femelles adultes ont donné naissance à vingt et un jeunes en 365 jours, soit $2,615 \times 10^{-3}$ naissances par femelle et par jour, ce qui équivaut à un enfant par femelle adulte tous les 382 jours. En 1971, les vingt-cinq femelles ont produit treize jeunes entre le 1^{er} janvier et le 31 août, c'est-à-dire en 243 jours, soit $2,138 \times 10^{-3}$ naissances par femelle et par jour, autrement dit un enfant par femelle adulte tous les 465 jours.

Les intervalles entre les naissances ont pu être déterminés chez quelques mères individuellement reconnaissables. Ils ont été

les suivants : 11 mois (1 cas), 14 mois (2 cas), 20 mois (1 cas) et 25 mois (1 cas).

Le cycle œstrien de quatre femelles non gestantes a duré en moyenne 36,2 jours, avec une valeur modale de 33 jours et des valeurs extrêmes de 28 à 48 jours. Ceci concorde parfaitement avec les durées de cycles œstriens données par Asdell (1964) et Smith et al. (1967) pour trois autres espèces de babouins de savane.

Le comportement maternel de nos *Papio papio* ne se différencie en rien de celui qui a été maintes fois décrit chez les autres espèces du genre. Par contre, il existe une attraction certaine des mâles subadultes pour les enfants. Quand ceux-ci, isolés de leurs mères, crient, les mâles peuvent les prendre et les transporter pendant un certain temps en position ventrale. Ce comportement avait été noté pour la première fois par Kummer (1957) dans la troupe de Vincennes. Peter Warshall (communication personnelle) l'avait également observé en 1965. Que ceci ne soit pas un comportement anormal dû aux conditions de captivité est prouvé par les observations de J.-C. Fady au Sénégal. Dans le rapport inédit de sa mission de 1969, celui-ci note : « En nous regardant, en nous approchant ou en nous voyant bouger, de très jeunes animaux émettaient des cris difficiles à catégoriser, mais proches du type « screeching ». Ces cris avaient pour effet de faire arriver rapidement un ou deux mâles adultes, qui se saisissaient du petit et, s'asseyant sur leurs callosités fessières, serraient le juvénile dans une position d'embrassement réciproque. Cet embrassement s'accompagnait, chez le mâle, de violents et très amples mouvements de tête de bas en haut, associés à des grognements typiques, le jeune émettant alors un petit cri geignard. Cette séquence comportementale prend fin soit par un début d'épouillage du mâle par le petit, soit encore par le transport de ce dernier sur des distances variables. Dans d'autres circonstances, le transport ventro-ventral d'un juvénile par un mâle adulte a souvent été observé. »

LA MORTALITÉ. — 31 décès ont été enregistrés entre le 1^{er} janvier 1970 et le 31 août 1971. La répartition mensuelle en est donnée dans le tableau 3. Là encore, il semble que la mortalité soit plus forte pendant l'hiver et au printemps (tableau 3) :

TABLEAU 3

Décès observés aux divers mois de l'année

	J	F	M	A	M	J	Ju	A	S	O	N	D
1970	1	1	6	1	5*	1	0	0	0	0	0	3
1971	1	3	2	2	0	2	2**	1				

* dont 2 décédés avant le 5 mai.

** dont 1 décédé après le 23 juillet.

La mortalité varie aussi suivant le sexe et l'âge. En vingt mois, 16 mâles, 12 femelles et 3 enfants de sexe indéterminé sont morts. Quant à la répartition des décès entre les diverses catégories d'âge, elle est la suivante (tableau 4) :

TABLEAU 4

Répartition des décès par sexes et catégories d'âge

	Mâles	Femelles	Sexe indéterminé
Adultes		2	
Subadultes	2	3	
Juveniles	2	1	
Enfants	11	5	2
Mort-nés	1	1	1

La prépondérance de la mortalité infantile est écrasante : 21 décès sur 31 ont eu lieu pendant la première année de vie.

Si nous calculons le taux brut de mortalité suivant la méthode de Altmann et Altmann (1970), nous obtenons les chiffres suivants : 31 décès en 39 100 jours de vie de nos singes (monkey-days), soit $7,93 \times 10^{-4}$ décès par « jour-singe ».

Les causes des décès sont variables. La majeure partie d'entre eux est due à des infections pulmonaires aiguës et chroniques, à la tuberculose en particulier. Mais d'autres affections ont été également découvertes de temps à autre lors des autopsies pratiquées par les vétérinaires du parc zoologique : hépatite, myocardite, entérite parasitaire (Nouvel et al., 1959-1960). Les décès accidentels ne sont pas exceptionnels, en particulier chez les enfants. En sautant, il arrive que les mères, portant leur petit sur le ventre, heurtent violemment des rochers, ce qui peut entraîner des fractures sérieuses. En 450 heures d'observation, par exemple, nous avons vu deux enfants ainsi « scalpés » mourir peu après d'une fracture du crâne.

A la mortalité, il faut ajouter l'« émigration » des quelques animaux prélevés chaque année pour maintenir à peu près stable la population. Ainsi, cinq individus (3 ♂ subadultes et 2 ♀ adultes) furent vendus entre le 5 mai 1970 et le 23 mai 1971.

L'AGRESSIVITÉ. — La quantification des divers types d'interactions agonistiques d'une troupe de 60 babouins évoluant sur une surface accidentée de 500 m², où les rochers cachent souvent certains individus, n'est pas chose facile.

Nous avons, dans un premier temps (25 heures) essayé de compter toutes les interactions agonistiques accompagnées de cris survenant chez les adultes et subadultes du groupe, en excluant les juvéniles et les enfants, de façon à ne pas risquer d'inclure dans le total un certain nombre de jeux agressifs. Dans ces conditions, 203 interactions agonistiques ont été observées, soit une toutes les 7,3 minutes, pour un total de 35 animaux. La durée moyenne en fut de 27 secondes, les valeurs extrêmes variant de 2 secondes à 20 minutes. 18 % de ces interactions se produisirent entre mâles, 30 % entre mâles et femelles et 52 % entre femelles. La sévérité des rencontres fut très variable. 84 % de ces interactions agonistiques n'impliquèrent aucun contact et se limitèrent à des menaces et à des poursuites accompagnées de cris, 7 % aboutirent à un contact sans morsure et 9 % à un contact avec morsure. Le nombre d'individus prenant part à ces interactions agonistiques est dans 91 % des cas limité à deux. 9 % seulement correspondent à des rencontres agressives impliquant la participation de plus de deux singes : dans ce cas la durée en est généralement beaucoup plus longue.

Pour mieux préciser le rôle des sexes et la sévérité de l'agression, nous avons ensuite quantifié, pendant 25 sessions d'observation d'une durée de une heure chacune, les interactions agonistiques auxquelles ont participé (comme agresseur ou agressé) trois

TABLEAU 5
*Interactions agonistiques
observées chez trois membres de la troupe :
pourcentages des cas observés*

	<i>Individus participant à l'interaction agonistique</i>		
	M 1	F 1	F 2
<i>Direction de l'interaction agonistique.</i>			
Mâle ⇌ Mâle	57,2		
Mâle ⇌ Femelle	42,8	62,5	52,9
Femelle ⇌ Femelle		37,5	47,1
<i>Type d'interaction agonistique *.</i>			
Menace ou poursuite sans contact	39,4	50,0	58,8
Poursuite avec contact,			
sans morsure	14,2	18,7	17,6
Poursuite suivie de morsure	46,4	31,3	23,6
<i>Nombre d'heures d'observation</i>	25	25	25
<i>Nombre moyen d'interactions agonistiques par heure</i>	1,12	0,64	0,68

* Toutes les interactions agonistiques, légères ou sévères, sont accompagnées de cris de l'un au moins des participants.

membres de la troupe : le mâle dominant M1, le plus grand et le plus fort du groupe, et les femelles adultes sans enfant F1 et F2. Le résultat de ces 75 heures d'observation est donné dans le tableau 5.

Le mâle adulte dominant apparaît ainsi comme nettement plus agressif que les deux femelles adultes. Cette agressivité est dirigée surtout contre les autres mâles du groupe. Les femelles, par contre, sont surtout impliquées dans des interactions agonistiques avec des mâles subadultes, les mâles adultes n'étant jamais attaqués.

L'intensité de l'agression semble plus forte chez le mâle dominant que chez les femelles adultes, 46 % des rencontres auxquelles il prend part étant accompagnées de morsures.

Les interactions agonistiques entraînent rarement des blessures sérieuses. En 450 heures d'observation réparties sur 20 mois, une seule fut observée, l'amputation d'un pied chez un mâle malade. La plupart du temps les batailles ne causent que des plaies vite cicatrisées.

La fréquence des cicatrices visibles peut être un indice utile du niveau d'agressivité dans une troupe de singes. A titre d'exemple voici la liste des individus porteurs de plaies et cicatrices visibles le 14 septembre 1971, sur un effectif de 60 animaux :

Mâles adultes et subadultes : 3

- une cicatrice sur le nez d'un des mâles adultes
- une plaie ancienne et une cicatrice à l'épaule chez deux mâles subadultes.

Femelles adultes et subadultes : 11

- sept petites cicatrices au poignet, à l'épaule, sur le dos ou le menton
- deux femelles ont une oreille déchirée
- deux autres femelles ont le lobe d'une oreille presque enlevé.

Juvéniles et enfants des deux sexes : 0

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Aucune troupe de *Papio papio* n'ayant encore fait l'objet d'études écologiques prolongées dans la nature, il nous est impossible de comparer nos taux de fécondité, de mortalité et d'agressivité avec une population témoin vivant dans des conditions normales.

Nous pouvons cependant confronter nos chiffres avec les données encore trop rares concernant d'autres espèces de *Papio* dont l'écologie et le comportement sont similaires.

La densité de population de notre troupe captive est d'environ 1 100 babouins à l'hectare. Ceci correspond à un surpeuplement difficilement imaginable, quand on compare ce chiffre avec ceux que l'on relève dans quelques études récentes de populations naturelles d'autres *Papio* de savane, dont la taille des domaines vitaux a été estimée après des observations ayant duré au moins un an : 0,015 à 0,018 singes à l'hectare pour la troupe principale de *Papio cynocephalus* d'Amboseli étudiée par les Altmann (1970), 0,061 et 0,148 singes à l'hectare pour les deux troupes de *Papio anubis* de l'Ouganda étudiées par Rowell (1966), etc. Notre population captive supporte donc toute l'année une densité de population dix à cent mille fois supérieure à la normale. Certes, un tel calcul est trompeur dans la mesure où les membres d'une troupe sauvage restent en général groupés dans un rayon de quelques centaines de mètres. Mais ils se déplacent sans cesse sur leur domaine vital (home range) et ne sont pas perpétuellement forcés de rester au même endroit. Il serait peut-être plus juste de parler dans notre cas de « syndrome de clausturation », plutôt que de simple surpeuplement.

La structure démographique de la troupe captive de *Papio papio* est, par contre, plus normale. La prépondérance des femelles dans les troupes sauvages des divers *Papio* de savane est connue depuis longtemps. Chez *Papio anubis* du Kenya, DeVore (in : DeVore et Hall, 1965) a trouvé un sex-ratio adulte de 1 ♂ pour 2,5 ♀. Chez *Papio ursinus*, Hall (ibid.) signale un sex-ratio adulte de 1 ♂ pour 3,3 ♀ dans la région du Cap, et Saayman (1971) un sex-ratio adulte de 1 ♂ pour 10,3 ♀ au Transvaal. Chez *Papio cynocephalus* du Kenya, les Altmann (1970) ont observé un sex-ratio adulte de 1 ♂ pour 1,32 ♀. Plus anormale est la forte prédominance des mâles à la naissance. Peut-être s'agit-il d'un biais d'échantillonnage. Mais il faut signaler que les Altmann (1970, p. 65) font mention d'une situation similaire chez leurs *Papio cynocephalus* d'Amboseli.

Le taux de natalité de nos *Papio papio* captifs est, par contre, très élevé. Nous l'avons calculé de la même manière que les Altmann (1970) pour faciliter la comparaison : ces auteurs trouvent un taux d'un enfant par femelle adulte tous les 661 jours parmi leurs *Papio cynocephalus* sauvages. La même méthode, appliquée aux chiffres de Rowell (1966) pour ses *Papio anubis* ougandais, donne un taux de natalité d'un enfant par femelle tous les 665 jours. La durée des intervalles entre deux naissances consécutives observée chez nos femelles concorde par contre avec ce qu'a observé Rowell (1969) chez *Papio anubis* : cet auteur signale que les femelles captives ont des jeunes tous les 12 à 18 mois, et qu'il en est de même dans les conditions naturelles.

Le taux de mortalité. Alors que la natalité de nos captifs est, apparemment, plus forte que la normale, leur mortalité n'est, sem-

ble-t-il, guère plus élevée que dans la nature. Là encore, nous avons appliqué la méthode des Altmann (1970) pour le calcul du taux brut de mortalité : or nous trouvons presque exactement la même valeur chez les *Papio papio* de Vincennes, que chez les *Papio cynocephalus* sauvages : $7,92 \times 10^{-4}$ décès par jour de vie de singe (monkey-day) dans le premier cas, $7,77 \times 10^{-4}$ décès par jour de vie de singe dans le second. Dans les deux cas également, la mortalité frappe surtout les nouveau-nés et les enfants de moins d'un an. Rowell (1969) signale le même phénomène chez *Papio anubis*.

L'agressivité de nos reclus paraît, par contre, nettement plus forte que ce qui a été observé jusqu'ici chez d'autres espèces de *Papio*. Rappelons que nous avons trouvé une moyenne de 8,12 interactions agonistiques accompagnées de cris par heure, *compte non tenu* de celles dirigées contre, ou survenant entre, les juvéniles et les enfants. Saymann (1971) signale de son côté, une moyenne de 3 « incidents agressifs » accompagnés de cris par heure, pour l'ensemble d'une troupe sauvage de 77 *Papio ursinus* au Transvaal. Hall (1962) a trouvé une valeur encore plus faible dans une autre troupe de la même espèce, près du Cap : 0,15 interactions agonistiques par heure. Gartlan (1970), enfin, estime à 1,15 le nombre d'interactions agonistiques accompagnées de cris survenant chaque heure dans une troupe de *Papio (Mandrillus) leucophaeus* de la forêt du Sud Cameroun.

Il est intéressant de noter que nos chiffres sont du même ordre de grandeur que ceux calculés pour des populations captives de *Macaca mulatta*. A Cayo Santiago, où la densité de population au début de 1968 était de 48,8 macaques à l'hectare, J. Loy et P. Warshall (communication personnelle) signalent une moyenne de 6 à 7 « combats » par heure parmi les 782 singes vivant alors sur cette île de 16 hectares. Dans la petite troupe du zoo de Calcutta étudiée par Southwick (1967), et dont les 17 individus vivaient dans un enclos de 90 m², cet auteur a compté une moyenne de 10,9 interactions agonistiques par heure, dont 1,9 attaques. Au jardin zoologique de Bristol, les Waterhouse (1971) évaluent à 4,4 par heure le nombre de « combats » survenus entre 41 rhésus maintenus en captivité depuis deux ans.

Quelle conclusion tirer de ces quelques observations préliminaires ? Celle qui s'impose à première vue est la différence entre Rongeurs et Lagomorphes d'une part, Primates supérieurs d'autre part, dans leurs réactions au surpeuplement, la nourriture étant toujours fournie en abondance. Alors qu'une augmentation de la densité de population s'accompagne chez les premiers d'une diminution de la natalité et d'une augmentation de la mortalité et de l'agressivité, les babouins réagissent différemment à un taux de surpeuplement pourtant énorme : leur agressivité augmente certes, mais cette augmentation est sans commune mesure avec celle de

la densité de la population par rapport aux valeurs observées dans la nature. Par ailleurs la natalité ne diminue pas, tout au contraire : elle est nettement plus forte que de normale. Quant à la mortalité, elle reste de même ordre de grandeur que ce qui a été observé dans une population naturelle d'autres *Papio* de savane. Enfin, alors que le comportement social des Rongeurs est profondément influencé par le surpeuplement, la structure du groupe de Babouins reste apparemment normale et aucun comportement franchement pathologique ne semble exister chez les animaux que nous avons observés.

Aucune auto-régulation de la taille d'une population, par le jeu d'une diminution de la natalité ou d'une augmentation de la mortalité qui soient dépendantes de la densité, ne paraît donc exister chez ce type de Primates. Ceux-ci paraissent capables, pourvu qu'ils reçoivent une quantité suffisante de nourriture adéquate, de supporter des densités de population considérables.

REMERCIEMENTS

Ces observations n'auraient pas été possibles sans l'amicale coopération de la direction et du personnel du Parc Zoologique de Vincennes. Que Monsieur le Professeur J. Nouvel, les Docteurs J. Rinjard et M.A. Pasquier, veuillent bien trouver ici l'expression de notre gratitude.

SUMMARY

A social group of 60 western baboons *Papio papio*, established since 1939, was studied during a 20 month period (actual observation time : 450 hours) in the Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris.

The « home range » of the captive troop was 535 m² and the population density reached 11 monkeys per 100 m², i.e. 10,000 to 100,000 times higher than that of other savana baboons within their yearly home range in the wild.

The ratio Males : Females within the group (infants excluded) was 1 : 2.1. Among adults alone, females were much more numerous, ranging from 1 : 12.5 to 1 : 22. Yet, there were more male than female infants at birth, 1 : 0.30.

The birth rate for adult female baboons was high. The average reproductive rate was of one infant per female every 382 days in 1970, and of one infant per female every 465 days in 1971.

The crude death rate was 31 deaths in a total of 39,100 monkey-days, or 7.93×10^{-4} deaths per monkey-day. Most deaths (20 out of 31) occurred at birth and during the first year of life.

The number of agonistic interactions occurring among adults and subadults with sufficient intensity to provoke barking and roaring by males or screaming, screeching and squealing by

females was counted, and divided by the total number of hours of observation : 1 agonistic interaction occurred every 7.3 minutes. Serious fights involving biting were rare (9 % of the cases).

Comparisons are made with various natural populations of savana baboons. Contrary to the situation in most rodent populations studied to date, prolonged crowding in baboons does not appear to decrease fertility. The increase of agonistic behaviour is moderate and the death rate remains much the same than in a wild population.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER, B.K. ; ROTH, E.M. (1971). — The effects of acute crowding on aggressive behavior of japanese monkeys. *Behaviour*, 39 : 73-90.
- ALTMANN, S.A. ; ALTMANN, J. (1970). — Baboon ecology. African Field Research. *Bibliotheca Primatologica*, 12 : vii et 220 pages.
- ARCHER, J. (1970). — Effects of population density on behaviour in Rodents. In : *Social Behaviour in Birds and Mammals*, Edited by J.H. Crook. London and New York, Academic Press, pp. 169-210.
- ASDELL, S.A. (1964). — *Patterns of mammalian reproduction*. 2nd edition. Ithaca, Cornell University Press, xiv et 670 pages.
- BARNETT, S.A. (1964). — Social stress. In : *Viewpoints in Biology*. Edited by J.D. Carly and C.L. Duddington. London, Butterworths, vol. 3 : 170-218.
- CHRISTIAN, J.J. ; LLOYD, J.A. ; DAVIS, D.E. (1965). — The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations. *Recent Progress in Hormone Research*, 21 : 501-578.
- DEVORE, I. et HALL, K.R.L. (1965). — Baboon ecology. In : *Primate Behavior*. Edited by I. DeVore. New York, Holt, Rinehart and Winston, pp. 20-52.
- EISENBERG, J.F. (1967). — A comparative study in Rodent ethology with emphasis on the evolution of social behavior. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 122, n° 3597 : 1-51.
- GARTLAN, J.S. (1968). — Structure and function in Primate societies. *Folia Primat.*, 8 : 89-120.
- GARTLAN, J.S. (1970). — Preliminary notes on the ecology and behavior of the Drill, *Mandrillus leucophaeus* Ritgen, 1824. In : Napier, J.R. and Napier P.H. *Old World Monkeys*. New York, Academic Press, pp. 445-480.
- HALL, K.R.L. (1962). — The sexual, agonistic and derived social behaviour patterns of the wild Chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 139 : 283-327.
- KUMMER, H. (1957). — Soziales Verhalten einer Mantelpavian-Gruppe. *Schweiz. Zeits. Psychol. Beiheft*, 33 : 1-91.
- MYERS, K. ; HALE, C.S. ; MYKYTOWYCZ, R. and HUGHES, R.L. (1971). — The effects of varying density and space on sociality and health in animals. In : *Behavior and Environment*. Edited by A.H. Esser, New York, Plenum Press, pp. 148-187.
- NOUVEL, J. ; RINJARD, J. ; PASQUIER, M.A. (1959). — Rapport sur la mortalité et la natalité au parc zoologique pendant l'année 1958. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 31 : 121-133.
- NOUVEL, J. ; RINJARD, J. ; PASQUIER, M.A. (1960). — Rapport sur la mortalité et la natalité au parc zoologique pendant l'année 1959. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 32 : 453-472.
- ROWELL, T.E. (1966). — Forest living baboons in Uganda. *J. Zool.*, 149 : 344-364.

- ROWELL, T.E. (1969). — Long-term changes in a population of Ugandan baboons. *Folia primat.*, 11 : 241-254.
- SAAYMAN, G.S. (1971). — Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging Chacma Baboons (*Papio ursinus*). *Folia primat.*, 15 : 36-57.
- SMITH, V.S. ; FICKEN, R. ; LATCHAW, P. ; GROOVER, M.E. (1967). — The influence of the mature male on the menstrual cycle of the female baboon. In : *The Baboon in medical Research*, Edited by H. Vagtborg. Vol. 2, pp. 621-624.
- SNYDER, R.L. (1968). — Reproduction and population pressures. In : *Progress in Physiological Psychology*, Edited by E. Stellar and J.M. Sprague. London and New York, Academic Press, 2 : 119-160.
- SOUTHWICK, C.H. (1967). — An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 28 : 189-209.