

ORGANISATION SPATIO-TEMPORELLE  
DES ACTIVITES INDIVIDUELLES ET SOCIALES  
DANS UNE TROUPE DE *CERCOPITHECUS CEPHUS*

René QURIS, Jean-Pierre GAUTIER,  
Jean-Yves GAUTIER et Annie GAUTIER-HION \*

L'opportunité d'étudier une troupe de *Cercopithecus cephus* est rendue difficile par la densité du milieu forestier occupé par les animaux, par la furtivité toute particulière de cette espèce et par le fait qu'il est rarement possible de trouver une troupe monospécifique. Dans la plupart des cas, en effet, *C. cephus* se trouve associé aux espèces sympatriques du même genre (Gautier et Gautier-Hion, 1969).

Ces contraintes ont été partiellement levées dans la région de Makokou (Gabon) où une troupe issue par scission d'une bande voisine en 1972, s'est progressivement constituée, est devenue relativement familière à l'homme et a la particularité de ne s'associer avec une bande polyspécifique voisine que pour 10 % de son temps (Gautier-Hion et Gautier, 1974). Le travail exposé ici, entrepris en 1977, a pour but d'analyser l'organisation journalière des activités de cette troupe, leur expression dans le temps et l'espace et la cohésion interindividuelle qui sous-tend cette organisation.

Ce travail est complémentaire de l'analyse des modes d'occupation et d'utilisation de l'espace par cette même troupe (Gautier-Hion *et al.*, sous presse) ; il s'inscrit dans une étude comparative intra et interspécifique (en prépar.).

*MATERIEL ET METHODES*

La troupe a été observée de juin à novembre. Cinq semaines préliminaires à l'étude ont été nécessaires pour préparer le terrain et réaliser la capture et le marquage par radio-émetteur de deux femelles adultes.

---

\* Station biologique de Paimpont, Université de Rennes, 35380 Plélan-le-Grand (France).

La zone d'étude est située au nord-est du Gabon, à proximité du laboratoire de Makokou. La surface d'étude est quadrillée en parcelles d'un hectare par un réseau de layons étiquetés tous les 20 m. La troupe a été suivie pendant 352 heures par radio-tracking, afin d'analyser son mode d'utilisation de l'espace et des ressources. 341 pointages simultanés des deux femelles (un par demi-heure) ont été réalisés pour calculer l'évolution des distances interindividuelles au cours de la journée.

370 heures ont été consacrées à l'étude de la distribution temporelle et spatiale des activités. Durant chaque demi-journée (alternativement le matin et l'après-midi), l'activité du premier animal visible, sa hauteur par rapport au sol et le type de milieu occupé ont été notés toutes les cinq minutes. Lors de l'analyse, les données obtenues soit en tenant compte de tous les pointages, soit en ne prenant en compte qu'un pointage par quinze minutes, ont donné des résultats identiques : nous avons donc considéré qu'un pointage chaque cinq minutes prend en compte des données indépendantes.

Cinq classes d'activité ont été déterminées : (a) *la locomotion* : l'animal est en déplacement, marche, grimpe, court ou saute ; (b) *la phytophagie* : l'animal cueille un fruit ou une feuille, le mange, le stocke dans ses abajoues, est assis avec les abajoues pleines ou en sort un aliment et le suce ; (c) *la prédation* : l'animal est assis ou se déplace lentement, scrutant attentivement son environnement proche ; il soulève une feuille, recherche sous une écorce, capture une proie ou la mange ; (d) *le repos* : l'animal est assis sans attitude particulière de vigilance, ou est vigilant à son environnement lointain ; il peut alors être debout ; c'est le cas notamment du mâle adulte (scanning) ; (e) *les activités sociales* : l'animal interagit pacifiquement avec un ou plusieurs congénères, soit de façon passive (contacts), soit active (jeu, épouillage...).

Les interactions agressives n'ont pas été prises en compte car leur détection comporte un biais important par rapport à celle des autres activités en raison de leur nature bruyante qui tend à focaliser l'attention.

Les classes de hauteur ont été déterminées de 5 mètres en 5 mètres à partir du sol. Les types de végétation ont été analysés avec l'aide de G. Caballé ; nous n'en retiendrons ici que deux grandes catégories : *la forêt haute* (canopée au-dessus de 15 m) au sous-bois clair (visibilité supérieure à 10 m), et *la forêt basse* (moins de 15 m) au sous-bois dense (visibilité inférieure à 10 m), encombrée de lianes et comportant de nombreux châblis récents.

En raison de la densité du milieu et de la furtivité des animaux, il n'est pas rare de ne pointer aucun individu dans un intervalle de cinq minutes (près de 75 % des cas) ; l'animal n'est identifié que dans un peu plus d'un cas sur deux. Dans 25 %

des cas, plusieurs individus sont observés à proximité les uns des autres. On a alors noté la distance du ou des voisins le plus proche de l'animal pointé, ainsi que leur identité. La distance maximale au-delà de laquelle deux individus assurément les plus proches ne sont pas identifiables est de 6 à 7 mètres ; cette distance rend compte de l'encombrement visuel du milieu.

L'identification des classes d'âge est d'autant plus difficile qu'un seul animal est visible (pas de comparaison possible). L'identification du sexe n'est assurée que pour le mâle adulte, les femelles adultes allaitantes ou multipares et les femelles marquées. La plus grande ambiguïté concerne la classe des sub-adultes mâles et jeunes femelles adultes dont la taille est comparable. Seule la vue des canines des mâles peut être un indice, mais elles sont rarement visibles ; la reconnaissance à distance des organes génitaux n'est aisée que chez le mâle sexuellement mûr.

Nous avons pris en compte cinq classes d'animaux : (1) mâle adulte ; (2) femelles adultes ; (3) sub-adultes non identifiés : ce sont soit des jeunes femelles adultes de 4 ans, soit des mâles sub-adultes de 4 à 6 ans ; cet ensemble forme la classe dite « tous adultes » ; (4) les juvéniles (de un à moins de 4 ans) ; (5) les enfants (moins d'un an), l'ensemble formant la classe « tous jeunes » (Gautier-Hion et Gautier, 1976). A l'époque de nos observations, les enfants, nés entre décembre et avril (Gautier-Hion, 1968) ont entre 5 et 8 mois au début de l'étude et appartiennent à la classe des juvéniles en fin d'étude.

L'analyse des données montre que la classe des femelles adultes est largement sous-représentée, notamment pour les activités rapides comme la locomotion, alors que la classe sub-adulte est sur-représentée. Ce biais traduit la difficulté d'identification dont il sera tenu compte. Un autre biais concerne les enfants classés progressivement comme juvéniles au fur et à mesure de l'avancement de l'étude.

## RESULTATS

### I — COMPOSITION DE LA TROUPE. RAPPEL ÉCOLOGIQUE

Pendant l'étude, la troupe comprend quinze individus, soit : un mâle adulte ; 4 femelles adultes ; 4 sub-adultes dont au moins un mâle ; 2 juvéniles de trois ans ; 2 juvéniles de deux ans ; 1 enfant âgé ; un enfant plus jeune. Elle utilise une superficie de 52 ha, mais passe 50 % de son temps dans 7 ha seulement. Ses modes d'utilisation du milieu et des ressources sont analysés en détail ailleurs (Gautier-Hion, Gautier et Quris, sous presse).

*Cercopithecus cephus* est une espèce omnivore qui consomme en moyenne annuellement 81 % de fruits et graines ; 6 % de feuilles et 13 % de matières animales. Le mâle adulte se distingue

par une frugivorie plus élevée que celle des femelles adultes et une insectivorie moindre. Toutefois, pour la période de l'année considérée ici, mâles et femelles ont une frugivorie comparable (73 %), tandis que les mâles sont plus folivores (22 % contre 10,5 %) et moins insectivores (16,5 % contre 5 % ; Gautier-Hion, 1980).

## II — ANALYSE DE LA DISTRIBUTION DES ACTIVITÉS

Les animaux s'activent dès le lever du jour et la mise en mouvement coordonné de la troupe s'effectue très régulièrement entre 5 h 45 et 6 h. Si le site de sommeil comprend des arbres porteurs de fruits, certains animaux peuvent s'emplier les abajoues avant les premiers déplacements. L'activité dure jusqu'à la tombée de la nuit (18 h 40 - 18 h 50), mais la troupe a habituellement choisi son site de sommeil dès 18 h 30, et on ne note plus de déplacements importants après cette heure que de façon exceptionnelle. Des observations suivies n'ont jamais montré de mouvement de la troupe durant la nuit.

### 1) DISTRIBUTION GLOBALE DES ACTIVITÉS

Globalement, 28,5 % du temps est passé en locomotion et 24 % au repos. La recherche et prise de nourriture occupe 41,5 % du temps, soit 21 % dévolus à la collecte et à l'ingestion de matières végétales, et 20,5 % aux matières animales. Les activités sociales occupent 6 % de la journée (fig. 1).

### 2) VARIATIONS JOURNALIÈRES

La locomotion et la phytophagie suivent un rythme journalier bimodal assez comparable dont les maxima s'observent au réveil (jusqu'à 8 h) et en fin d'après-midi (à partir de 16 h). De 9 à 15 h, la phytophagie n'occupe pas plus de 10 % du temps en moyenne, mais le temps total passé à se nourrir n'est jamais inférieur à 30 %, car les activités de prédation prennent le relais de la collecte des matières végétales et occupent en moyenne 24 % du temps dès 8 h du matin et jusqu'à 17 h (fig. 1).

Le repos suit un rythme inverse de celui de la locomotion : il est maximal de 10 à 15 h (plus de 42 % du temps en moyenne). Les interactions sociales, peu nombreuses dans l'ensemble, prennent une place plus importante aux heures chaudes de la journée (12 à 15 h : 7 % du temps en moyenne).

### 3) SITES OCCUPÉS

La collecte des fruits et des feuilles, de même que la locomotion sont plus fréquentes que les autres activités dans la forêt haute et claire ( $\chi^2_1 = 11,5$  ;  $p < 0,001$  ;  $\chi^2_1 = 5,08$  ;  $p < 0,05$ ). Le

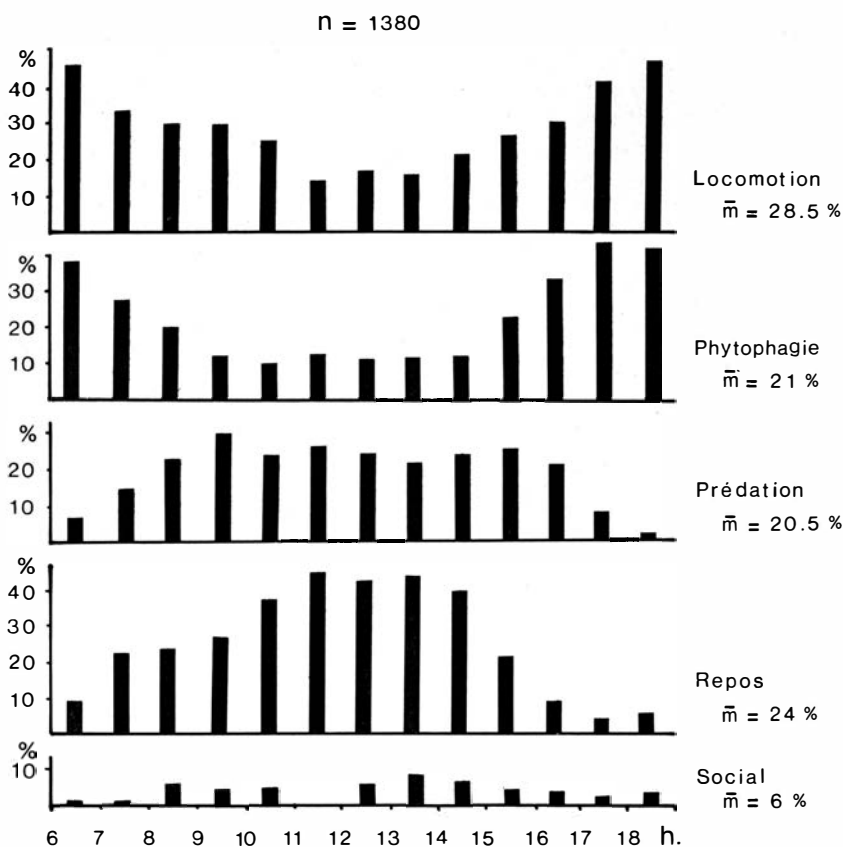


Figure 1. — Distribution temporelle journalière des activités  
 $\bar{m}$  = temps journalier moyen passé aux différentes activités).

repos est préférentiellement réalisé en forêt basse et dense ( $\chi^2_1 = 29,2$  ;  $p < 0,001$ ). Il n'y a pas de différence significative pour les comportements de prédation (tabl. I).

TABLEAU I

*Distribution des activités, en pourcentage, selon le type de forêt.*

	Locomotion (109)	Repos (137)	Phytophagie (107)	Prédation (104)
Forêt claire et haute	62,4	32,8	67,3	52,9
Forêt dense et basse	37,6	67,2	32,7	47,1

Le nombre d'observations (N) est entre parenthèses.

Au total, 75 % de l'activité diurne se passent dans les niveaux compris entre 5 et 20 mètres de hauteur. L'analyse par type d'activité montre que (fig. 2) :

— la phytophagie se passe en moyenne à des niveaux plus élevés que la locomotion ( $\varepsilon = 8,01$  ;  $p < 0,001$ ) ;

— la locomotion a lieu à des niveaux plus élevés que le repos, la prédation et les échanges sociaux ( $\varepsilon = 7,7$  ;  $p < 0,001$  ;  $\varepsilon = 8,29$  ;  $p < 0,001$  ;  $\varepsilon = 2,23$  ;  $p < 0,02$ ) ;

— il n'y a pas de différence significative dans les niveaux utilisés pour le repos, la prédation et les échanges sociaux, principalement effectués dans les basses strates. Notons que 14 % de la collecte des proies a lieu à moins de 5 mètres du sol.

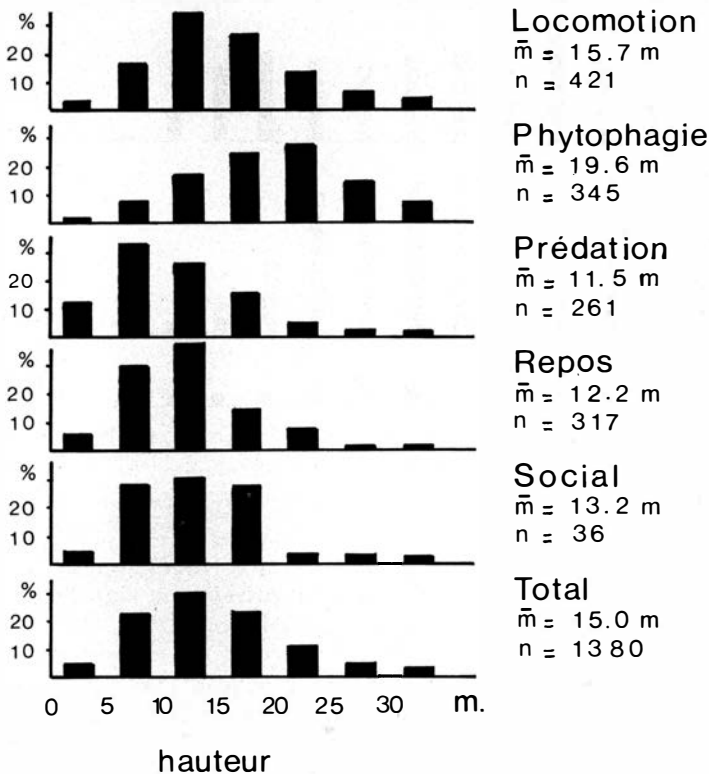


Figure 2. — Distribution verticale des activités ( $\bar{m}$  = hauteur moyenne).

#### 4) DIFFÉRENCES ENTRE LES CLASSES D'ÂGE

Les adultes et les jeunes ne diffèrent pas entre eux par le temps passé à la locomotion, ni par le temps total passé à s'alimenter. Cependant les adultes passent plus de temps à se nourrir

de fruits et les jeunes plus de temps à capturer et manger des insectes (tabl. II ;  $\chi^2_1 = 5,8$  ;  $p < 0,02$ ).

TABLEAU II  
*Temps relatif passé à chaque activité par les animaux adultes et jeunes.*

	N. total observé	N. total attendu	Locomotion	Repos	Phytophagie	Prédation	Activités sociales
Tous adultes	465	472	29	25	23,5	18	4,5
Tous jeunes	322	314	28,5	22	18,5	24	7

Les valeurs attendues sont calculées à partir de la composition de la troupe.

L'analyse par classe d'individus semble indiquer que la phytophagie s'accroît avec l'âge et est plus importante chez le mâle adulte que chez les femelles ; que l'insectivorie suit une tendance inverse (tabl. III).

TABLEAU III  
*Temps relatif passé à manger des matières végétales et animales, selon l'âge et le sexe des animaux.*

	Phytophagie	Prédation
♂ adulte (8)	75,5	24,5
♀♀ adultes (36)	61,5	38,5
Sub-adultes (147)	54,5	45,5
Juveniles (131)	43	57
Enfants (6)	50	50

Le nombre d'observations est entre parenthèses.

Les hauteurs moyennes globales utilisées par les adultes sont significativement plus élevées que celles occupées par les jeunes (tabl. IV ;  $\varepsilon = 4,93$  ;  $p < 0,001$ ). Ces différences sont particulièrement nettes lors du repos et des activités sociales ( $\varepsilon = 2,47$  ;  $p < 0,02$  ;  $t = 2,15$  ;  $p < 0,05$ ). L'analyse par classe d'adultes montre que le mâle s'observe en moyenne plus haut que les femelles ( $t = 3,14$  ;  $p < 0,01$ ), notamment pour le repos et la locomotion ( $t = 3,15$  ;  $p < 0,01$  ;  $t = 2,22$  ;  $p < 0,05$ ). Le mâle se tient également plus haut que tous les autres individus : cette tendance est surtout marquée lorsqu'il est au repos ( $t = 3,47$  ;  $p < 0,001$ ). Au contraire,

la collecte des fruits s'effectue à des niveaux comparables pour toutes les classes d'animaux. Seules parmi les adultes, les femelles colonisent des niveaux qui ne diffèrent pas significativement de ceux occupés par les jeunes.

**TABLEAU IV**  
*Hauteur moyenne, en mètres, utilisée par chaque classe d'âge selon le type d'activité.*

	Locomotion	Repos	Phytophagie	Prédation	Activités sociales	Toutes activités - (N)
Tous adultes	17,3 ± 7,2	13,9 ± 6,6	18,9 ± 7,3	14,1 ± 6,7	15,4 ± 4,8	16,1 ± 7,1 (448)
Tous jeunes	15,4 ± 7	11,6 ± 5,5	17,7 ± 7,8	12,4 ± 5,8	11,1 ± 6,9	13,6 ± 6,7 (317)
♂ adulte	20,4 ± 5,6	19,4 ± 8	17,5 ± 7,1	15,0 ± 3,5		19,2 ± 6,7 (22)
♀♀ adultes	14,1 ± 6,5	12,2 ± 5,3	19,1 ± 7,5	11,8 ± 8,9	15,5 ± 4,2	14,0 ± 6,8 (98)
Sub-adultes	17,2 ± 7,1	14,5 ± 6,8	18,8 ± 7,4	14,6 ± 6,2	15,3 ± 6,6	16,4 ± 7,1 (328)
Juveniles	15,0 ± 6,8	11,7 ± 5,5	17,9 ± 5,9	12,4 ± 5,7	10,7 ± 7,1	13,9 ± 6,5 (294)
Enfants	17,1 ± 8,6	7 ± 4,5	10 ± 0	11,6 ± 7,6	10 ± 7,1	11,7 ± 7,3 (23)

### III — COHÉSION DE LA TROUPE

En moyenne, la surface occupée durant le jour par l'ensemble des membres de la troupe de *C. cephus* équivaut à moins d'un hectare. Une évaluation plus précise de la cohésion a été réalisée, d'une part en mesurant par radio-tracking la distance séparant demi-heure après demi-heure les deux femelles marquées, d'autre part en notant la distance séparant l'individu pointé lors de l'analyse de la distribution des activités, de son plus proche voisin.

#### 1) DISTANCE SÉPARANT LES DEUX FEMELLES ADULTES

La distance moyenne séparant les deux femelles est de 31,5 m, tandis que la valeur modale est inférieure ou égale à 10 m (28 % des cas, fig. 3). Les deux femelles se trouvent à proximité dans 19 % des cas, tandis que des distances interindividuelles supérieures à 100 m n'ont été notées que dans 5 % des cas.

Globalement, la cohésion est moindre jusqu'à 14 h, tandis que les femelles restent significativement plus proches dans la deuxième partie de la journée ( $\bar{x} = 36$  m vs 24 m ; U test,  $p < 0,001$  ; fig. 4).



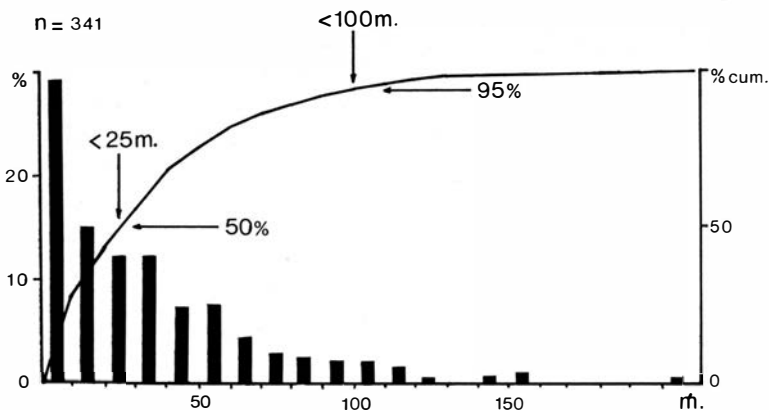


Figure 3. — Distribution des classes de distances interindividuelles observées entre les deux femelles marquées.

A partir de 17 h les femelles sont distantes de moins de 10 m dans près de 40 % des cas. Notons qu'à toute heure de la journée, les deux animaux peuvent être à proximité l'un de l'autre.

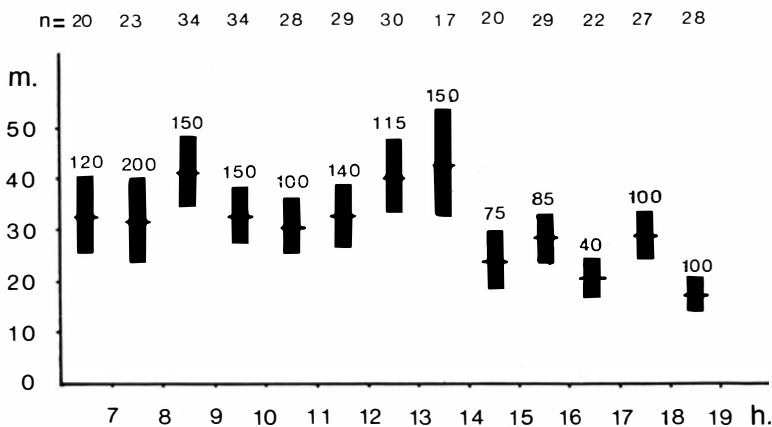


Figure 4. — Evolution journalière de la distance séparant les deux femelles marquées (moyenne  $\pm$  erreur à la moyenne ; valeur maximale).

Des distances interindividuelles supérieures à 100 mètres n'ont été notées que dans deux types de situation :

— lors de la période de collecte des fruits : par trois fois, une des femelles a ainsi quitté la troupe seule ou avec deux congénères pour s'alimenter 150 à 200 m plus loin dans un *Coelocaryon preussi* couvert de fruits. En une occasion, surprise par la pluie, elle y est restée trois heures avant de rejoindre la troupe

restée immobile à 200 m d'elle. De telles disjonctions supposent une bonne connaissance du domaine vital permettant à la fois de repérer les arbres porteurs et de prévoir le mouvement de la troupe pendant la séparation ;

— durant la période principale de repos, au milieu de la journée : le déplacement horaire moyen de la troupe est alors inférieur à 50 m (Gautier-Hion *et al.*, sous presse) ; le risque qu'un individu a de se perdre est donc faible. On observe alors parfois la disjonction de la troupe en deux ou trois sous-groupes dont chacun choisit, dans le milieu, les zones les plus denses, l'activité se partageant entre le repos, les échanges sociaux et la recherche des insectes. Chaque sous-groupe est séparé de son voisin par plusieurs dizaines de mètres de forêt plus claire.

## 2) PROXIMITÉS INTERINDIVIDUELLES

Dans 25 % des observations, deux ou plusieurs animaux sont visibles simultanément ; la distribution des distances séparant un animal « pointé » de son plus proche voisin a un mode compris entre 1 et 2 mètres (fig. 5). Mais la probabilité d'observation de plusieurs animaux à proximité l'un de l'autre n'est pas la même pour chaque activité (tabl. V) : elle est plus forte qu'attendu pour la phytophagie ( $\chi^2_1 = 25,8$  ;  $p < 0,001$ ), moins pour la locomotion et la prédation ( $\chi^2_1 = 11,5$  ;  $p < 0,01$  ;  $\chi^2_1 = 5,83$  ;  $p < 0,02$ ).

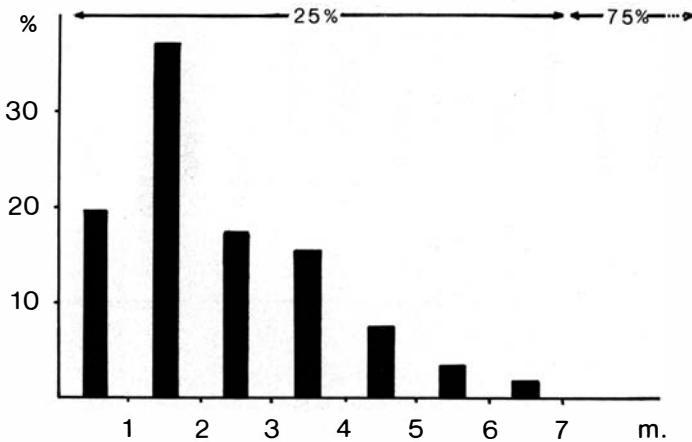


Figure 5. — Distribution des classes de distances interindividuelles entre plus proches voisins. Au-delà de 7 m, l'encombrement du milieu ne permet pas d'estimer les distances interindividuelles (75 % des cas d'observations).

Ce résultat rend compte du fait que les animaux ont tendance à s'espacer plus lorsqu'ils se déplacent et lorsqu'ils chassent les insectes que lorsqu'ils collectent des fruits. Une tendance à se

TABLEAU V

*Nombre d'observations d'un animal vu à proximité d'un ou de plusieurs congénères, selon son activité.*

	Locomotion	Repos	Phytophagie	Prédation
N.observé	22	39	55	17
N.attendu	40,5	33,5	30	29

Les valeurs attendues sont calculées à partir de la fréquence relative de chaque activité.

trouver encore plus proches existe pendant la période principale de repos (9 à 15 h) : les animaux s'observent alors significativement plus que durant le reste de la journée, formant des petits groupes dont les individus sont au contact les uns des autres ( $\chi^2_1 = 12,4$  ;  $p < 0,001$ ). Ces tendances se confirment lorsque l'on calcule les distances interindividuelles moyennes (dans les limites de visibilité) qui sont de 2,5 m pour la locomotion et la prédation, et de 1,85 m pour le repos et la phytophagie.

#### IV — RELATIONS INTERINDIVIDUELLES

##### 1) PLUS PROCHES VOISINS

La nature des plus proches voisins a été notée dans 123 cas. Globalement, les animaux adultes et les jeunes ont été identifiés dans les pourcentages attendus (tabl. VI ;  $\chi^2_1 = 0,04$  ; NS). Au sein de la classe des adultes, les femelles s'observent plus fréquemment qu'attendu à proximité d'un autre individu quel qu'il soit, tandis que le mâle adulte et les subadultes le sont moins fréquemment ( $\chi^2_1 = 11,5$  ;  $p < 0,001$ ).

TABLEAU VI

*Nombre d'individus observés à proximité d'un congénère en fonction de leur classe d'âge.*

	♂ adulte	♀♀ adultes	sub-adultes	juvéniles	enfants	Tous adultes	Tous jeunes
N. observé	2	28	41	42	10	71	52
N.attendu	4	16	32,5	46,5	3,5	72,5	50,5

Les valeurs attendues sont calculées à partir des probabilités d'identification de chaque classe.

Les adultes comme les jeunes se rencontrent plus souvent à proximité de jeunes que d'adultes ( $\chi^2_1 = 4,15$  ;  $p < 0,05$  ;  $\chi^2_1 = 16,51$  ;  $p < 0,01$ , tabl. VII). Le mâle adulte n'a été observé qu'à proximité des femelles, lesquelles se rencontrent plus souvent qu'attendu près des jeunes et notamment des enfants ( $\chi^2_1 = 4,4$  ;  $p < 0,05$ ). Les subadultes comme les juvéniles fréquentent essentiellement leur propre classe d'âge ( $\chi^2_1 = 10,7$  ;  $p < 0,01$  ;  $\chi^2_1 = 5,94$  ;  $p < 0,001$ ).

TABLEAU VII

*Nature et fréquence d'observations des plus proches voisins vus auprès de chaque classe d'âge.*

Plus proche voisin Animal observé	♂ adulte	♀♀ adultes	Subadultes	Juvéniles	Enfants	Tous adultes	Tous jeunes
♂ adulte		2 (0,6)	0 (0,6)	0 (0,6)	0 (0,2)	2 (1)	0 (1)
♀♀ adultes	3 (2)	4 (6)	3 (8)	6 (8)	12 (4)	10(16)	18(12)
Subadultes	0 (3)	2(11,5)	18 (9)	17(11,5)	4 (6)	20(23,5)	21(17,5)
Juvéniles	1 (3)	3(12)	6(12)	30 (9)	2 (6)	10(27)	32(15)
Enfants	0 (0,5)	6 (3)	3 (3)	0 (3)	1 (0,5)	9 (6,5)	1 (3,5)
Tous adultes	3 (5)	8(18)	21(17,5)	23(20)	16(10)	32(40,5)	39(30,5)
Tous jeunes	1 (3,5)	9(15)	9(15)	30(12)	3 (6,5)	19(33,5)	33(18,5)

Les valeurs attendues sont calculées à partir de la composition de la troupe.

## 2) NATURE DES INTERACTIONS ET INDIVIDUS CONCERNÉS

L'épouillage est l'activité sociale la plus fréquente (36,5 %). Il est effectué dans des proportions attendues par les adultes, principalement les femelles, et par les juvéniles. L'épouillage des adultes s'adresse plus aux adultes ; l'épouillage des jeunes est effectué presque exclusivement sur d'autres jeunes. Le jeu constitue 24,5 % des activités sociales : il a lieu essentiellement entre juvéniles (75 % des cas), plus rarement entre enfants et juvéniles, exceptionnellement entre adultes.

Les autres interactions sociales sont, soit des contacts passifs entre individus, soit des contacts de nez à museau, soit des montes. En outre, deux accouplements ont été observés (un en juillet et un en août) ; ils viennent confirmer les observations antérieures faisant de la saison sèche la saison des copulations chez les cercopithèques gabonais (Gautier-Hion, 1968 et obs. pers.).

## DISCUSSION

### 1) STRUCTURE DE LA TROUPE

La troupe observée a typiquement une structure en harem dans lequel le rôle le plus évident du mâle est celui de surveillance. Cela se traduit en tout premier lieu par le positionnement de l'animal qui s'observe à une hauteur significativement plus grande que les autres membres de la troupe, notamment pendant le repos. Contrairement à ce qui s'observe pour les autres animaux, le repos du mâle peut s'effectuer sur des branches hautes et dégagées et être associé à une activité de surveillance de l'environnement. En complément de cette surveillance, le mâle participe à la défense de la troupe, essentiellement en signalant les situations dangereuses par des manifestations vocales (cris forts spécifiques, Gautier, 1978). Il n'intervient activement en s'approchant de la source de danger que lors des attaques par l'Aigle des singes (trois observations), et plus rarement à la vue de prédateurs terrestres. Il émet également ses cris forts, quoique de façon très occasionnelle, lors des rencontres intergroupes mono- ou polyspécifiques ; mais dans les cas de conflits territoriaux, les femelles et les subadultes sont impliqués au même titre que le mâle (Gautier *et al.*, en prépar.).

Le mâle adulte passant beaucoup de son temps au repos et à la surveillance, il semble lui en rester moins pour s'alimenter qu'à l'ensemble de la troupe (30,5 % contre 41 %). De ce point de vue, sa plus forte phytophagie apparaît comme un comportement adapté, lui permettant de collecter rapidement la nourriture nécessaire en consommant des fruits et des feuilles au détriment des insectes dont la capture prend beaucoup de temps et focalise l'attention sur l'environnement immédiat. La plus forte phytophagie des mâles a été signalée chez un certain nombre d'espèces de primates (cf. Clutton-Brock, 1977).

Au sein de la troupe, le mâle se tenant à des niveaux plus élevés maintient également des distances interindividuelles plus grandes que les autres individus. Il ne s'observe qu'à proximité des femelles et ne prend l'initiative d'interactions qu'avec elles (accouplements), n'en recevant pratiquement que d'elles. Chez *C. cephus*, le mâle adulte du harem, outre son rôle de reproducteur, semble limiter son activité à la surveillance et à la signalisation du danger. Une telle « périphérialisation » du mâle a été signalée chez une espèce très proche (Struhsaker et Leland, 1979 ; *C. ascanius*).

Les femelles et les jeunes individus forment le noyau cohérent de la troupe. Ils occupent des niveaux peu différents, maintiennent des distances interindividuelles plus réduites, ont le plus de rapports sociaux et inter-agissent préférentiellement entre eux. Par

ailleurs, les femelles adultes et les subadultes ont l'initiative des déplacements quotidiens.

La réduction progressive des distances interindividuelles qui s'observe au fur et à mesure que le jour s'avance, rend compte d'une tendance au groupement avant la tombée de la nuit. Cette tendance s'accroît en fin d'après-midi lorsque le déplacement de la troupe est rapide, avant de rejoindre le dortoir. Elle réduit les risques qu'il peut y avoir à se couper du groupe social avant la nuit.

## 2) DISTRIBUTION TEMPORELLE ET SPATIALE DES ACTIVITÉS

La période journalière d'activité de la troupe de singes est très stable, tant dans sa durée totale qui couvre régulièrement toute la durée du jour que dans sa rythmicité. Cette rythmicité sous-entend qu'au sein de la troupe, l'activité des individus est largement synchronisée. Seules les fortes pluies peuvent affecter ce rythme.

L'existence d'un rythme bimodal d'activité locomotrice va de pair avec le rythme bimodal de collecte des fruits en raison du fait que les animaux se déplacent d'arbre fruitier en arbre fruitier. L'existence d'un important pic de phytophagie le matin paraît avoir plusieurs causes, soit que les animaux compensent dès le réveil leur déficit énergétique en se tournant vers des aliments rapidement collectés et assimilables comme les fruits, soit qu'une trop faible luminosité empêche la réalisation efficace des captures d'insectes, soit parallèlement que les insectes plus actifs aux heures chaudes et ensoleillées du jour influent sur le rythme de leurs prédateurs (Gautier-Hion, 1980). Le second pic de phytophagie enregistré en fin d'après-midi constituerait le deuxième repas énergétique avant le sommeil. De tels rythmes bimodaux ont été trouvés chez diverses espèces, mais bien souvent sans que la distinction soit faite entre phytophagie et insectivorie. Quand elle est prise en compte, des rythmes comparables à ceux des *C. cephus* sont parfois observés comme chez *Callicebus torquatus* (Kinsey, 1977).

Alors que déplacement et phytophagie sont synchrones, les comportements prédateurs sont, comme le repos, maximum aux heures chaudes et ensoleillées. Cette relation peut permettre aux animaux les plus insectivores de s'adonner systématiquement à la recherche des proies tandis que d'autres se reposent, sans que la cohésion de la troupe ne soit mise en cause malgré la désynchronisation des activités, puisque son déplacement global est alors faible.

La plus forte insectivorie des jeunes est évidente ; elle aboutit à un temps de nourrissage équivalent chez les jeunes et les adultes en dépit des différences quantitatives de leurs besoins.

L'existence de variations diurnes dans les niveaux utilisés a été peu étudiée. Quand elle l'a été, le phénomène a été relié soit à la température (Clutton-Brock, 1973), soit à l'emplacement des zones de sommeil (Chivers, 1974). Chez *C. cephus*, une étude détaillée a montré que la structure de la forêt caractérisée à la fois par sa hauteur, sa densité et la visibilité en sous-bois, influence significativement l'utilisation de l'habitat. Les singes dorment dans les zones hautes et claires qui sont principalement fréquentées le matin et le soir, lors de la collecte des fruits. Dès que la luminosité augmente, les animaux tendent rapidement à coloniser de plus en plus la forêt dense et basse (Gautier-Hion *et al.*, sous presse). Parallèlement on montre que les fruits sont collectés aux niveaux où ils se trouvent (donc surtout dans la couronne des arbres), alors que les activités de repos, de recherche des insectes et d'échanges sociaux interviennent principalement dans la forêt dense et/ou à des niveaux très inférieurs.

Ces variations journalières dans le choix des milieux utilisés, en fonction de l'activité en cours, peuvent être interprétées comme des comportements anti-prédateurs. Les activités à haut risque en raison de la diminution de vigilance qu'elles impliquent sont effectuées dans des milieux où les animaux sont les moins vulnérables au prédateur diurne essentiel qu'est l'Aigle des singes et dans lesquels ils bénéficient de l'abri procuré par la densité du feuillage.

L'échelonnement des hauteurs entre classes d'âge peut résulter de plusieurs facteurs notamment : (a) du rôle social des individus (cas du mâle adulte) ; (b) de la compétition intraspécifique (en occupant des strates différentes, les animaux élargissent leur champ d'action pour l'exploitation des ressources), et (c) du poids corporel, les jeunes étant susceptibles de descendre plus bas dans des milieux plus denses, aux supports moins résistants. Le fait que les distances interindividuelles observées lors de la collecte des fruits sont en moyenne plus faibles que celles notées lors de la chasse aux insectes suggère que la compétition intraspécifique résultant de la recherche des proies animales serait plus importante que lors de la cueillette des fruits dans un arbre porteur. Toutefois, cette distance interindividuelle reste suffisamment faible pour permettre aux animaux de capturer les proies mises en mouvement par leurs voisins.

En résumé, l'analyse du profil d'activité de la troupe de *C. cephus* fait apparaître à la fois une alternance et une rythmicité des différentes activités, ainsi qu'une diversification sensible de l'emploi du temps selon l'âge et le sexe. Plusieurs types de contraintes peuvent en rendre compte :

1. Des contraintes physiologiques qui modulent les besoins alimentaires en fonction de l'âge et de l'état physiologique des animaux, de même qu'en fonction de l'heure de la journée. Ainsi

les jeunes assureraient leur croissance grâce à un apport protéique relativement plus important que celui des adultes. Quant aux femelles reproductrices, on a pu montrer qu'elles augmentaient significativement leur consommation d'insectes en fin de gestation et en début d'allaitement (Gautier-Hion, 1980). De telles évolutions du régime en fonction de l'âge ont été signalées dans divers groupes et notamment chez les oiseaux. Plus généralement, il y aurait nécessité pour les animaux de s'assurer rapidement d'un apport énergétique important dès le réveil, ce qui conduit à un rythme journalier de collecte des fruits.

2) Des contraintes comportementales résultant du rôle joué par les individus dans la troupe : le rôle du mâle adulte serait ainsi incompatible avec une forte insectivorie.

3) Des contraintes de l'environnement.

Certains facteurs abiotiques comme la lumière agirait sur les comportements de recherche des proies tandis que l'ensoleillement et la température favoriseraient le repos. Ces mêmes facteurs influenceraient l'étagement en hauteur, les niveaux les plus bas étant occupés lors de l'ensoleillement maximum au niveau du sol.

Deux types de facteurs biotiques peuvent avoir une influence concurrente sur l'activité des animaux, à savoir la disponibilité des ressources et les prédateurs : l'abondance et la disponibilité des aliments pouvant conditionner l'utilisation de tel type de milieu plus riche en fruits par exemple, tandis que les prédateurs favoriseraient la fréquentation d'un autre offrant une meilleure protection. Une telle situation semble bien se présenter chez les *Cercopithecus cephus* qui mangent les fruits en forêt claire quand celle-ci est plus riche, mais pendant une période restreinte de la journée, puis se réfugient en forêt dense. Cette dernière est par contre préférée, quel que soit le type d'activité, lorsque sa disponibilité en fruits est égale à celle de la forêt claire (Gautier-Hion *et al.*, sous presse).

## SUMMARY

A monospecific troop of *Cercopithecus cephus* was followed for five months using the radio-tracking method. Temporal and spatial distribution of the activities is described.

Two peaks of locomotion are found in the first half of the morning and the second half of the afternoon. Phytophagy follows the same rhythm, while feeding on prey and resting increase at mid-day. Strong daily variations are shown in forest type usage according to the activity performed. The more open and tallest forest is chosen during the night and for fruit gathering, while the densest and lowest one is significantly preferred



for resting. Parallel daily variations are found in the forest level usage : resting, insect hunting and social interactions occur at levels lower than locomotion and fruit gathering.

The total time spent feeding does not differ between the age classes, however the time spent feeding on insects decreases with age while phytophagy increases. The young are found at significantly lower levels than the adults. The adult male stays higher than the other troop members, especially when resting.

Inter-individual distances are lowest between females and young, while the adult male has a more peripheral position. Troop cohesion is higher at the end of the day.

Physiological, behavioral and environmental constraints which might influence such activity rythm and differences between age classes are discussed.

## BIBLIOGRAPHIE

- CHIVERS, D.J. (1974). — The siamang in Malaya : a field study of a Primate in tropical rain forest. *Contrib. primat.*, 4 : 1-335. Karger, Basel.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1973). — Feeding levels and feeding sites of red Colobus (*Colobus badius lephrosceles*) in the Gombe National Park. *Folia primat.*, 19 : 368-379.
- GAUTIER, J.P. & 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. *Biol. Gabon*, 4 : 163-173.
- GAUTIER-HION, A. (1980). — Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 237-269.
- GAUTIER-HION, A. & GAUTIER, J.-P. (1974). — Les associations polyspécifiques de Cercopithèques du plateau de M'Passa (Gabon). *Folia Primat.*, 22 : 134-177.
- GAUTIER-HION, A. & GAUTIER, J.-P. (1976). — Croissance, maturité sexuelle et sociale, reproduction chez les Cercopithécinés forestiers africains. *Folia Primat.*, 26 : 165-184.
- GAUTIER-HION, A., GAUTIER, J.-P. & QURIS, R. — Forest structure and fruit availability as complementary factors influencing the habitat by a monkey troop of *Cercopithecus cephus*. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, à paraître.
- KINZEY, W.G. (1977). — Diet and feeding behaviour of *Callicebus torquatus*. In : *Primate Ecology* : Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. Th. Clutton-Brock ed., Academic Press Inc. (London) : 127-151.
- STRUHSAKER, T.T. & LELAND, L. (1979). — Socioecology of five sympatric monkey species in the Kibale forest, Uganda. *Adv. Study Behav.*, 9 : 159-223.