



Emissions sonores servant au maintien du groupe social chez *Cercocebus galeritus agilis*

René Quris

► To cite this version:

René Quris. Emissions sonores servant au maintien du groupe social chez *Cercocebus galeritus agilis*. Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) , 1973, 2, pp.232-267. <hal-03530537>

HAL Id: hal-03530537

<https://hal.science/hal-03530537v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

EMISSIONS SONORES SERVANT AU MAINTIEN
DU GROUPE SOCIAL
CHEZ *CERCOCEBUS GALERITUS AGILIS*

par René QURIS

*Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie équatoriale,
CNRS - B.P. 18, Makokou, Gabon.*

Pour qui s'intéresse à l'éco-éthologie des singes forestiers, une première constatation s'impose immédiatement : l'importance des manifestations vocales pour assurer l'existence même des groupes sociaux. En effet, le maintien d'une vie sociale nécessite le développement d'un système d'intercommunication à moyenne et longue distance autre que visuel ; chez les Primates supérieurs, c'est le canal des signaux sonores qui a été développé préférentiellement.

Le but de cette étude est de décrire chez *Cercocebus galeritus agilis* les émissions sonores jouant un rôle dans l'existence et le maintien du groupe social. Après une description suffisamment précise de la structure des cris, et des termes de passages entre eux — quand ils existent — nous essaierons de dégager leur déterminisme à travers les situations d'apparition, ainsi que leur fonction.

Les quatre émissions sonores envisagées dans ce travail ne constituent évidemment qu'une partie du répertoire vocal de l'espèce, mais les autres émissions sonores liées aux rapports inter-individuels tels que les comportements sexuels ou agonistiques, ne nous semblent pas pouvoir être dissociées des autres éléments comportementaux (mimiques, postures...) qui les accompagnent, ce qui justifie une étude séparée. Cependant, ceci n'exclut pas, bien entendu, l'existence de relations entre ces différentes catégories de cris.

Dans le cadre des recherches actuelles, et pour percevoir les relations existant entre le milieu, la structure sociale et le répertoire vocal, il semble intéressant de comparer *C. galeritus* d'une part aux singes de milieux ouverts (Babouins et Macaques), et d'autre part aux autres singes forestiers colonisant des niches éco-

logiques différentes (Talapoins, Cercopithèques et autres espèces du genre *Cercocebus*).

L'intérêt de l'étude de *C. galeritus* est accru par le fait que cette espèce forestière partage, avec les espèces plus terrestres de savane, non seulement quelques caractères morphologiques et anatomiques (prognathisme facial, existence d'une peau sexuelle chez les femelles, longueur du pénis, etc. ; Napier and Napier, 1967), mais aussi certains traits écologiques et comportementaux. Il convient donc de préciser brièvement un certain nombre de points de l'éco-éthologie de cette espèce.

DONNÉES SUR L'ÉCO-ÉTHOLOGIE DE *Cercocebus galeritus agilis*.

Peu de choses, à l'heure actuelle, ont été publiées sur *C. galeritus*, si ce n'est quelques informations apportées par Malbrant et Maclatchy (1949).

Notre propre étude sur ce Cercocèbe a été effectuée au Nord-Est du Gabon, dans la région de Makokou, c'est-à-dire à la limite Sud-Ouest de l'aire de répartition géographique de cette espèce. Le groupe de singes particulièrement suivi était localisé sur le bord de la Liboui, petite rivière appartenant au bassin de l'Ivindo.

Dans cette localité et pendant la période d'étude qui coïncidait avec la petite saison des pluies, de mars à mai, *C. galeritus* est apparu assez directement inféodé à la forêt inondée (95 % du temps passé en forêt inondée, laquelle constitue environ 85 % de la surface du domaine vital). La forêt inondée est un milieu assez particulier, la végétation y est en général relativement basse et dense, mais peu homogène ; en effet, la présence de bras de rivières de largeur et de profondeur inégales ménage localement des étendues plus ou moins grandes où la végétation est clairsemée, et selon le régime de pluies et le niveau de l'eau, ces étendues peuvent se trouver asséchées. *C. galeritus* a fréquemment été observé dans de telles zones, où il descend au sol pour fouiller la vase à la recherche de nourriture. *C. galeritus* en effet est souvent rencontré marchant à terre (27 % des rencontres) ; en dehors de cela, il colonise préférentiellement les basses strates de la végétation (47 % des rencontres en dessous de 2,5 m et 75 % en dessous de 10 m). Cette semi-terrestrialité apparenterait donc *C. galeritus* aux Drills et Mandrills, autres singes forestiers semi-terrestres.

Une autre particularité, conférant à *C. galeritus* une certaine originalité au sein des Cercopithecinae forestiers, est sa structure sociale. Bien que les données sur ce sujet soient encore assez limitées, il semble, d'après nos premiers résultats, que la structure sociale de cette espèce soit relativement labile. En effet, on rencontre tantôt des groupes relativement importants (20-25 individus) et tantôt plusieurs petits groupes (6 à 10 individus) disséminés à l'intérieur du même domaine vital et au sein desquels il n'a tou-

jours été vu qu'un seul mâle adulte (fig. 1). Une telle structure sociale n'est pas sans évoquer celle rencontrée chez certains Babouins (*Papio hamadryas*, Kummer, 1968).



Figure 1. — Un mâle adulte de *Cercocebus galeritus*, en avant du groupe, adopte vis-à-vis de l'observateur une posture caractéristique, avec érection pénienne.

D'un point de vue strictement éthologique, certains aspects du répertoire comportemental apparentent le genre *Cercocebus* plus aux Macaques et aux Babouins qu'aux Cercopithèques. Nos premières observations sur des animaux captifs ont montré la richesse et l'importance des mimiques faciales chez les Cercocèbes. D'autre part, il existe chez eux, comme chez les Macaques et les Babouins, des postures de présentation de la région ano-génitale qui interviennent dans les rapports sociaux ou au cours des comportements sexuels ; la femelle, par sa posture, « exhibe » alors sa peau sexuelle qui constitue un stimulus visuel très contrastant.

MATERIEL ET METHODE

Ce travail repose, d'une part, sur des observations réalisées en 1971, en France, sur deux *C. galeritus* (un mâle et une femelle) qui font partie de l'élevage de Cercopithecidae de la Station Biologique de Paimpont, et d'autre part, sur des observations faites au Gabon dans le milieu naturel, du 25 février au 17 mai 1972 (complétées par quelques observations de J.-P. Gautier (com. pers.) dans la même localité d'étude, du 29 août au 5 septembre 1972).

Sur le terrain, l'observateur qui rencontre un groupe de singes essaie de maintenir le contact le plus longtemps possible. La durée de ce contact journalier peut être très variable, parfois même nulle ; elle varie de quelques minutes à six ou sept heures. Les observations qui sont à la base du présent article, ont été faites au cours d'une centaine d'heures de contact.

Pendant le temps passé à suivre les singes dans leur milieu, l'observateur a recueilli le plus possible d'informations tant écologiques qu'éthologiques sur l'espèce étudiée. Durant ce premier séjour, l'accent a été mis sur les données se rapportant à l'intercommunication sonore, et il fut, par exemple, procédé à des décomptes de cris lors des différentes rencontres.

Parallèlement aux observations directes, des enregistrements sonores ont été réalisés. Les cris furent enregistrés soit au cours de l'activité normale des animaux, soit (dans la nature) lors de perturbations provoquées par la vue de l'observateur, soit encore (en captivité) lors de stimulations diverses : présentation d'un leurre d'oiseau de proie, isolement, modification de l'environnement.

Les cris enregistrés furent ensuite analysés au Sonagraph (Kay-Electric Co.) ; tous les spectres sonores présentés ici ont été réalisés en « Narrow Band » (c'est-à-dire en utilisant une bande étroite d'analyse) et avec le maximum de contraste, pour dégager au mieux les structures.

L'ensemble des données concernant l'ontogénèse des cris provient des enregistrements sonores et des expériences réalisées par Jean-Pierre Gautier (com. pers.) en 1967-68 sur les deux animaux captifs.

Pour chaque type de cri, un nombre suffisant d'analyses fut fait pour permettre une éventuelle comparaison statistique des différents paramètres physiques mesurables.

Dans la description des cris, nous utilisons un certain nombre de termes qu'il convient de définir :

Unité sonore : élément constitutif d'un cri rythmique.

Séquence sonore : succession d'unités sonores constituant un cri.

Période : temps séparant le début de deux unités sonores consécutives, dans une séquence.

Phrase sonore : succession de cris dans le temps, cris rythmiques ou non. Quand, pour une émission sonore, le temps séparant le début de deux unités est supérieur au double de la période habituellement rencontrée pour ce type de cri, on considère qu'on a à faire non plus à une seule séquence (ou cri), mais à deux.

I — EMISSIONS SONORES N° 1

Les émissions sonores rangées dans la catégorie n° 1 sont des cris rythmiques, graves et de faible intensité, que l'on peut traduire phonétiquement par : « e.e.e.e. » « o.o.o.o. ». Les analyses sonographiques révèlent une structure tonale nette.

I. — DESCRIPTION STRUCTURALE.

1) *Structure physique de l'émission sonore n° 1 typique* (fig. 2, a, b).

a) *Structure temporelle d'émission* :

C'est un cri rythmique, comprenant un nombre variable d'unités sonores (2 à 20). La *période* d'émission, qui n'est pas rigoureusement constante au cours d'une même séquence a une valeur moyenne de 0,095 sec ($N = 30$; $\sigma = 0,020$).

b) *Structure physique d'une unité sonore* :

Durée : Elle est en moyenne de 0,055 sec ($N = 37$; $\sigma = 0,008$).

Hauteur : La moyenne obtenue sur les enregistrements réalisés dans la nature est de 119 Hz ($N = 80$; $\sigma = 23$). Les mesures faites sur les émissions de deux animaux captifs âgés de quatre ans et demi donnent une valeur voisine : 117 Hz ($N = 36$; $\sigma = 20$).

Distribution de l'énergie : La majeure partie de l'énergie est concentrée en dessous de 1000 Hz, c'est-à-dire répartie sur le fondamental et les six ou sept premiers harmoniques. Une partie beaucoup plus faible se situe au-dessus de 1000 Hz, mais n'excède pratiquement jamais 2500 Hz.

A l'intérieur de la bande de fréquence de 0 à 1000 Hz, l'énergie peut se répartir de manière très variable entre le fondamental et les premiers harmoniques. Mais c'est sur les harmoniques 4, 5 ou 6 que se trouve le plus fréquemment le maximum d'intensité.

Cette variabilité dans la distribution de l'énergie explique la variation de timbre perçue à l'oreille, qui peut être attribuée au degré plus ou moins grand d'ouverture de la bouche lors de l'émission, phénomène qui en modifie les qualités de résonateur.

c) *Intensité* :

Le cri n° 1 est de faible intensité ; la distance à laquelle il est audible dans le milieu naturel est de quelques dizaines de mètres.

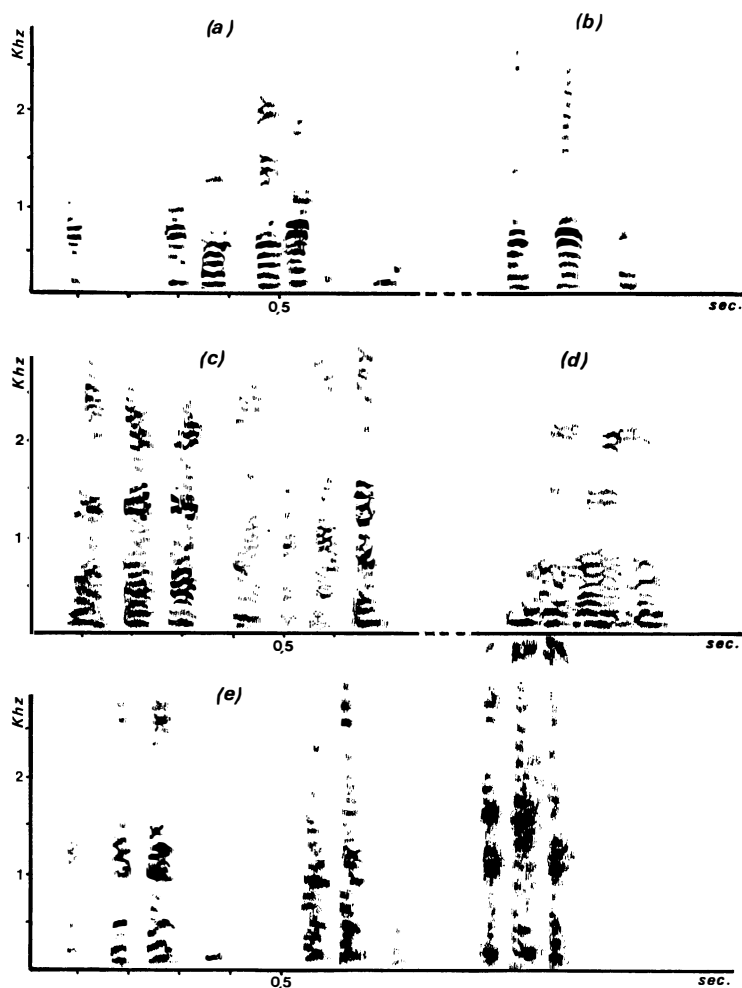


Figure 2. — Spectres sonores d'une émission sonore n° 1 typique (a et b) ; d'une émission n° 1a (c), d'une émission n° 1a dont les unités sont fusionnées (d) et d'une émission n° 1b montrant l'évolution vers des formes de plus en plus bruyantes (e).

2) Variante n° 1a (fig. 2, c, d).

Dans certaines situations (blotissement de deux animaux), est émis un cri dont la parenté avec le cri n° 1 est certaine, mais que l'on peut cependant aisément différencier de ce dernier à l'écoute : il est généralement plus bas, et possède une sonorité bruyante soupirée.

a) Structure temporelle d'émission :

Comme le cri n° 1 typique, le cri n° 1a est une émission ryth-

mique d'un nombre variable d'unités. La *période* moyenne d'émission, de 0,110 sec ($N = 16$; $\sigma = 0,029$) est significativement supérieure à celle du cri n° 1 ($t = 2,15$; $P 5 \%$).

Dans certains cas, les unités sonores sont pratiquement soudées les unes aux autres (fig. 2, d), le rythme ne subsistant plus alors que comme modulation temporelle de l'intensité.

b) *Structure physique d'une unité sonore :*

Durée : La durée moyenne est de 0,060 sec ($N = 12$; $\sigma = 0,015$), donc légèrement supérieure à celle des unités n° 1 typiques. Cette tendance à l'augmentation de la durée se trouve réalisée au maximum lorsque la durée égale la période et que les unités sonores sont fusionnées. La différence entre la durée des unités n° 1 typiques et n° 1a n'est pas statistiquement significative sur le petit échantillon étudié, et avec le test utilisé (Student-Fisher).

Hauteur : Elle est en moyenne de 103 Hz ($N = 12$; $\sigma = 9,5$), et diffère significativement de celle du cri n° 1 ($t = 2,3$; $P 5 \%$).

Distribution de l'énergie : Les analyses sonographiques montrent que la bande de fréquence utilisée est généralement plus large que celle utilisée par le cri n° 1 typique. La plus grande partie de l'énergie est circonscrite entre 0 et 2500 Hz, mais se répartit de manière très variable à l'intérieur de ces limites.

3) *Variante n° 1b* (fig. 2, e).

Il existe une autre variante de l'émission sonore n° 1, se différenciant à l'écoute par l'apparition d'une *sonorité bruyante dure* que l'on peut retranscrire phonétiquement par la consonance : « Ke ». Cette forme d'émission n° 1b est en général plus intense que la forme typique (fig. 9).

a) *Structure temporelle d'émission :*

Comme les précédentes, la forme n° 1b, rythmique, peut être émise en une séquence d'un nombre variable d'unités (fig. 2, e), mais elle peut aussi être associée aux émissions n° 1 et n° 2 typiques, (voir plus loin, paragraphe II, I, 2). Elle a alors souvent une structure d'émission binaire (fig. 9, II). La *période* moyenne d'émission est de 0,090 sec ($N = 23$; $\sigma = 0,017$).

b) *Structure physique d'une unité sonore :*

Durée : Sa valeur moyenne, 0,050 sec ($N = 9$; $\sigma = 0,008$), est légèrement inférieure à celle du cri n° 1.

Hauteur du fondamental : Tous les spectres sonographiques ne permettent pas une mesure de la hauteur du fondamental, la structure tonale de l'émission étant plus ou moins masquée par la composante bruyante. Quand les mesures sont possibles, elles donnent une valeur moyenne de 154 Hz ($N = 9$; $\sigma = 15,4$), valeur signifi-

tivement supérieure à celle de l'émission sonore n° 1 typique ($t = 4,9$; $P = 1\%$).

Distribution de l'énergie : La bande de fréquence est beaucoup plus large que celle utilisée par le cri n° 1 typique. Elle s'étend assez généralement jusqu'à 3-4000 Hz, mais il n'est pas rare qu'elle atteigne 6-7000 Hz.

4) Transition entre l'émission sonore n° 1 typique et ses deux variantes :

Les caractéristiques directement perceptibles à l'écoute, et les paramètres mesurables à l'analyse sonographique (Tableau I) permettent d'individualiser deux formes d'émission, aisément différenciables, du cri n° 1 typique.

TABLEAU I
*Paramètres caractérisant les unités sonores
des trois formes d'émission n° 1.*

	PERIODE (sec)	DUREE (sec)	HAUTEUR (hz)
n° 1a	$N=16 \quad \sigma=0,029$ 0,110	$N=12 \quad \sigma=0,015$ 0,060	$N=12 \quad \sigma=9,5$ 103
n° 1	$N=30 \quad \sigma=0,020$ 0,095	$N=37 \quad \sigma=0,008$ 0,055	$N=36 \quad \sigma=20$ 117
n° 1b	$N=23 \quad \sigma=0,017$ 0,090	$N=9 \quad \sigma=0,008$ 0,050	$N=9 \quad \sigma=15,4$ 154

La limite entre ces trois formes n'est cependant pas nette : on remarque que les valeurs mesurées, pour les différents paramètres de chaque forme, se chevauchent largement. C'est ce qu'illustre la figure 3, où les valeurs moyennes de la hauteur et de la période des trois formes de cri sont représentées, avec l'intervalle où se situent 95 % des mesures ($t.\sigma$).

D'autre part, les composantes bruyantes des formes n° 1a et n° 1b intervenant de manière graduée, la classification d'un cri dans telle forme d'émission plutôt que dans telle autre est parfois arbitraire.

Conclusion : On est donc amené à envisager l'ensemble des émissions sonores n° 1 comme un système gradué dans lequel le passage de la forme n° 1a à la forme n° 1, et de la forme n° 1 à la forme n° 1b est marquée par :

— une disparition de la sonorité soupirée ;

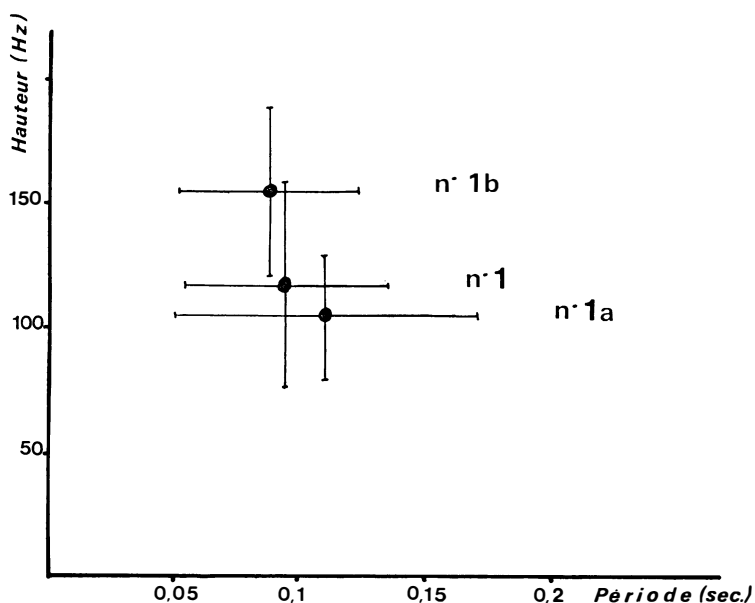


Figure 3. — Caractérisation des trois formes d'émission sonore n° 1 par la hauteur du fondamental et la période d'émission (valeur moyenne - intervalle de confiance : 95 %).

- une tendance à la diminution de la durée des unités ;
- une tendance à la diminution de la période ;
- une augmentation significative de la hauteur ;
- une apparition de la composante bruyante dure.

Ces différents paramètres réagissent avec une relative indépendance.

5) Modification ontogénétique des émissions sonores n° 1.

Des enregistrements sonores réalisés sur les deux singes (un mâle et une femelle) captifs, âgés de six mois, puis d'un an et demi, révèlent l'existence dès cet âge de l'émission sonore n° 1 et de ses deux variantes, entre lesquelles on peut mettre en évidence la même gradation structurale que chez les animaux adultes.

Notons toutefois qu'à l'âge de six mois, la forme n° 1 typique peut présenter, comme la forme n° 1a, une fusion des unités.

La période d'émission de la séquence sonore de 0,090 sec environ, et la durée d'une unité de 0,050 sec environ, ne semblent pas accuser de modifications notables au cours de l'ontogénèse. Par contre, la hauteur du fondamental décroît d'une manière significative, principalement entre six mois et un an et demi (Tableau II et fig. 4).

TABLEAU II
*Hauteur du fondamental (en Hz)
des trois formes de l'émission n° 1 à différents âges.*

	n° 1a	n° 1	n° 1b
6 mois	190	210	270
1 an 1/2		150	190
4 ans 1/2	103	117	154

Lorsque la femelle atteint quatre ans et demi, ses émissions de type n°1 ne se modifient plus de façon notable ; par contre, celles du mâle deviennent de plus en plus graves. A cinq ans et demi, tandis que l'animal est en pleine maturation sexuelle, la hauteur du fondamental est de 110 Hz et l'énergie du cri se concentre entre 0 et 500 Hz.

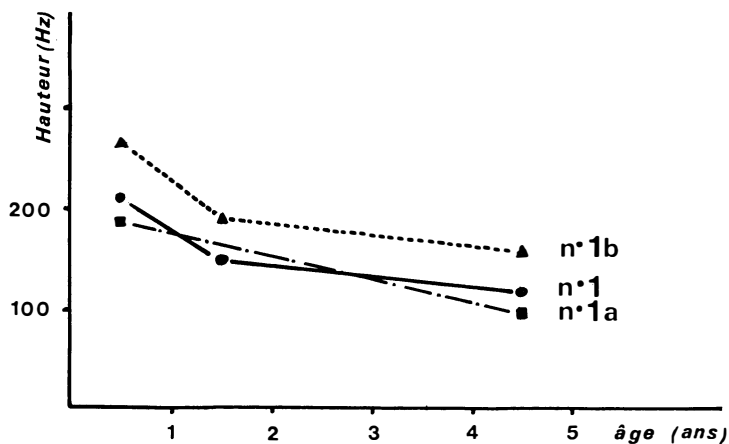


Figure 4. — Décroissance progressive au cours de l'ontogénèse de la hauteur du fondamental pour les trois formes de l'émission n° 1.

II. — SITUATIONS DANS LESQUELLES APPARAISSENT LES ÉMISSIONS SONORES N° 1.

1) *Emission sonore n° 1 typique :*

a) *Dans la nature :*

— Les cris n° 1, les moins intenses du répertoire vocal de *C. gale-ritus*, totalisent cependant 65 % des cris dénombrés dans la nature

au cours de la journée, lors de l'activité normale de la bande de singes (c'est-à-dire en dehors des perturbations provoquées par la vue de l'observateur). S'il n'a pas été possible de déceler les stimulus ou les situations stimulantes précises propres à déclencher le cri n° 1, on a pu cependant dégager un certain nombre de situations générales qui en augmentent la probabilité d'apparition.

— Tout d'abord, la fréquence moyenne d'apparition du cri varie au cours de la journée, et présente deux maximum : un le matin, l'autre l'après-midi. Il est possible d'établir une corrélation entre la fréquence moyenne d'émission du cri n° 1 et le déplacement horaire moyen de la bande, calculés pour chaque heure de la journée ($r = 0,51$) (fig. 5).

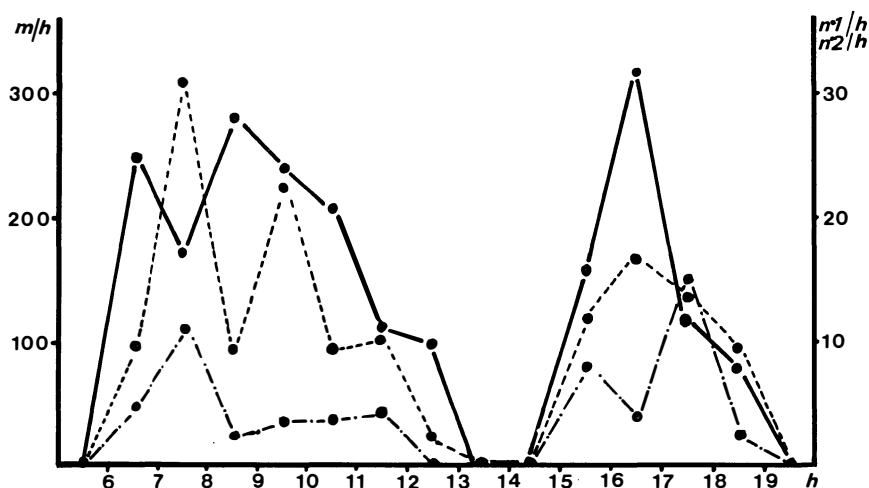


Figure 5. — Distribution journalière de la vitesse horaire moyenne du déplacement de la bande (—) et de la fréquence horaire moyenne des émissions sonores n° 1 (-----) et n° 2 (- - - - -)

Par contre, la corrélation entre ces deux phénomènes ne paraît pas aussi bonne pour des observations isolées (fig. 6) : le 22 avril 1972 par exemple, les cris n° 1 atteignent leur fréquence maximale d'émission quand le déplacement orienté de la bande devient nul ; mais les singes sont alors en train de s'alimenter très activement et manifestent sur place une activité locomotrice intense.

Plus qu'au déplacement orienté, c'est donc à l'activité en général qu'il faut relier la fréquence des émissions n° 1, et il n'est sans doute pas exclu que pour des animaux à l'arrêt mais en phase d'alimentation, la vue de fruits joue un rôle dans le déclenchement du cri.

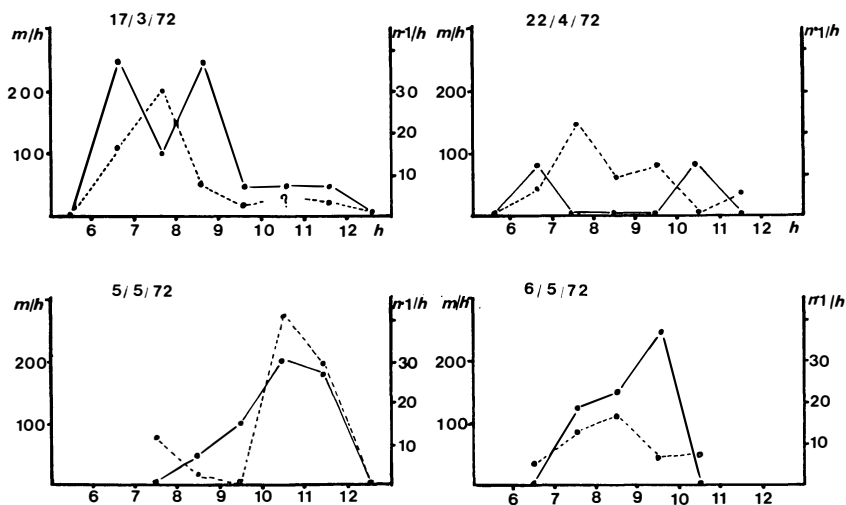


Figure 6. — Distribution de la vitesse horaire de déplacement de la bande (—) et de la fréquence des émissions sonores n° 1 (-----) sur quatre observations isolées.

— D'autre part, la fréquence d'apparition du cri est notablement accrue dans la période suivant une perturbation (telle la vue de l'observateur) ; des enregistrements réalisés dans des situations sensiblement identiques, où le groupe de singes faiblement perturbé par la vue de l'observateur ne fuit pas, mais reste à proximité, ont permis de faire des décomptes temporels de cris (fig. 7).

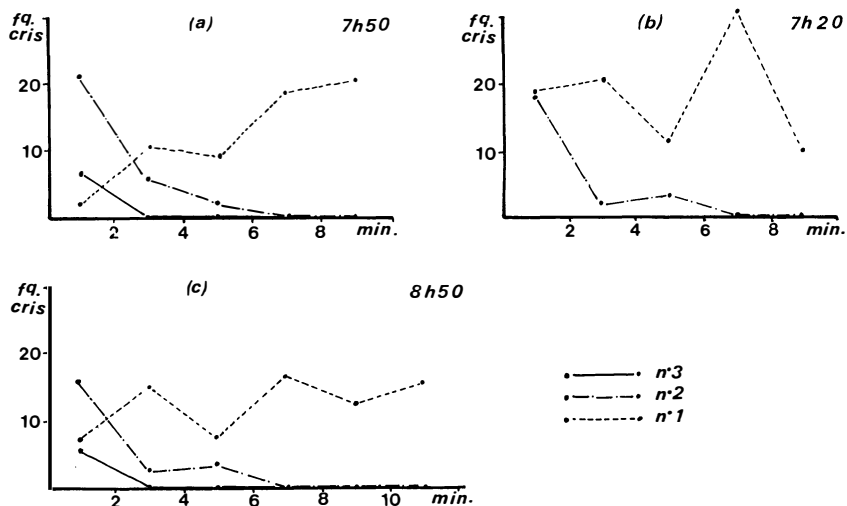


Figure 7. — Décompte temporel des émissions sonores n° 1, n° 2, n° 3, sur des enregistrements sonores déclenchés juste après le début d'une perturbation (vue de l'observateur).

Alors que la fréquence d'apparition des cris n° 2 et n° 3 décroît rapidement (voir plus loin), on constate que celle des cris n° 1 se maintient pendant au moins dix minutes à un taux très nettement supérieur au taux moyen calculé pour cette heure de la journée.

La fréquence moyenne d'émission du cri n° 1 pendant les dix minutes suivant la perturbation (sur trois enregistrements), est d'environ 400 cris/heure, alors que la fréquence moyenne pour la période de la journée correspondante est nettement inférieure à 100 cris/heure, tout en tenant compte d'un facteur correctif :

$R = \text{cris dénombrés sur un enregistrement} / \text{cris dénombrés à l'écoute directe} = 2,5.$

— Très souvent par ailleurs, lorsqu'un animal émet le cri n° 1, un ou plusieurs autres individus répondent par le même cri, ce qui a pour résultat de le répercuter de proche en proche. Dans le même sens, on observe que le cri est émis avec une fréquence plus grande au sein d'un groupe important de singes, qu'à l'intérieur d'un sous-groupe à effectif réduit.

Les cris n° 2 des adultes, ainsi que les cris des enfants (émis probablement lors de la perte de contact avec leur mère), peuvent aussi déclencher en phonoréponse l'émission du cri n° 1 par un ou plusieurs individus.

b) *En captivité :*

— La fréquence d'apparition du cri n° 1 est augmentée de manière durable, chez les animaux captifs, après des stimulations fortes réalisées en faisant passer un leurre d'oiseau de proie au-dessus de leur cage (fig. 8).

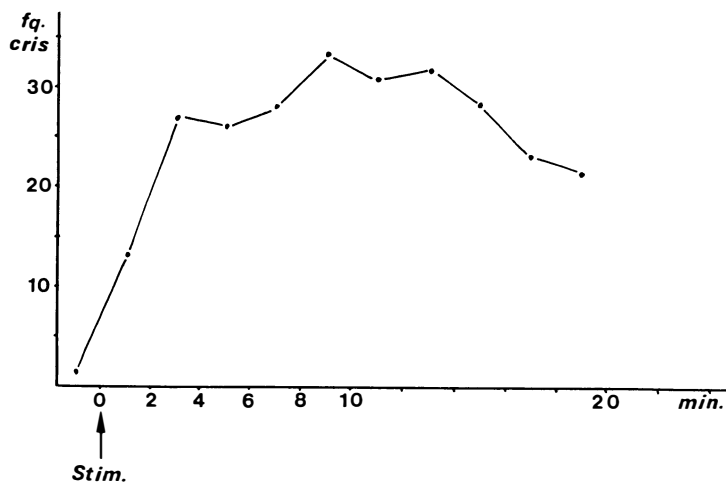


Figure 8. — Décompte temporel des cris de type n° 1 émis par deux singes captifs après le passage d'un leurre d'oiseau de proie.

— On provoque également une augmentation durable de la fréquence d'émission en donnant aux animaux la possibilité d'explorer un environnement nouveau, ou en modifiant leur environnement habituel. On observe alors, conjointement à l'augmentation de la fréquence des cris, une augmentation de l'activité locomotrice.

— Le cri n° 1 est encore émis lors d'expériences d'isolement, mais toujours associé à d'autres types de cris.

— En dehors de ces situations où la fréquence des émissions est augmentée de manière durable, les animaux émettent le cri n° 1 :

- en s'approchant d'un congénère, ou à l'approche de ce dernier ;

- à l'approche d'une personne humaine connue ;

- à l'arrivée du soigneur, lorsque celui-ci leur distribue la nourriture ou qu'il leur donne accès aux enclos extérieurs.

Dans ces deux derniers cas, l'émission du cri n° 1 est toujours associée à l'émission n° 2.

— Très fréquemment, l'émission du cri n° 1 par l'un des animaux déclenche en phonoréponse l'émission de ce même cri chez le second.

Conclusion : Il apparaît donc assez clairement que l'émission du cri n° 1 est sous la dépendance de l'état d'excitation des individus, considéré sous un aspect très général : état d'excitation lié à l'activité quotidienne de la bande de singes, ou consécutif à une stimulation, ou encore résultant d'une situation nouvelle peu contraignante. Dans tous les cas, ce niveau d'excitation est relativement faible et ses variations modifient la probabilité d'apparition du cri.

Par contre, si l'excitation est forte, le cri n° 1 est toujours associé à d'autres types de cris qui peuvent le remplacer.

L'émission du cri n° 1 par un animal traduirait en quelque sorte le degré de vigilance (arousal) de l'émetteur, et dans cette mesure, des stimulus de nature très variés peuvent participer à son déclenchement.

2) *Emissions sonores n° 1 a et n° 1 b* :

— Les cris n° 1 a qui n'ont pas été entendus dans la nature sont émis par les deux animaux captifs lorsqu'ils se blotissent l'un contre l'autre (ou contre un homme) :

- après une stimulation forte (passage d'un leurre d'oiseau de proie, tentative de capture, isolement...) ;

- ou le soir, au moment de l'endormissement.

— Les cris n° 1 b sont entendus :

- dans la nature, après une perturbation ; ils sont alors associés aux cris n° 1 et n° 2 typiques ;

- en captivité, pendant les expériences d'isolement, et en

général, dans toutes les situations où sont émis à la fois les cris n° 1 et les cris n° 2

— Lors d'expériences réalisées sur des singes âgés de quelques mois, où le jeune est tour à tour éloigné de l'observateur contre lequel il est blotti, puis repris, les trois formes du cri n° 1 sont entendues, et on observe le passage graduel d'une forme à l'autre, en fonction du degré de contact entre le singe et l'observateur (blotissement - isolement).

Conclusion : Les modifications structurales du cri n° 1 traduisent donc des variations qualitatives et quantitatives de l'état d'excitation de l'émetteur, en fonction de l'intensité de la stimulation et de la diminution possible de l'impact de cette dernière par le contact avec le congénère.

III. — INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE.

Le cri n° 1 manifeste un certain état de vigilance de l'émetteur qui se trouve ainsi communiqué aux autres membres du groupe. Il en résulte que ce cri, émis principalement pendant la phase d'activité de la bande, et aussi dans toutes les situations élevant le niveau d'excitation, semble tout à fait propre à aider au maintien de la cohésion de la bande. En effet, le maintien de la cohésion, acte important pour des animaux forestiers vivant dans un milieu visuellement encombré, se trouve posé de manière encore plus cruciale lors des déplacements et lors de toutes les situations susceptibles d'entraîner une dispersion des membres du groupe. Dans ces circonstances, l'augmentation des émissions sonores leur permet de garder un contact auditif.

L'existence d'une phonoréponse qui répercute de proche en proche ce cri de faible intensité, permet d'en augmenter l'efficacité. Malgré tout, un tel système ne peut servir de moyen d'intercommunication qu'à faible distance. Il peut participer au maintien du contact entre les membres d'un groupe, mais non entre différents sous-groupes distants de plusieurs centaines de mètres, situation fréquemment rencontrée chez *C. galeritus*.

II — EMISSION SONORE N° 2

Le cri n° 2, comme le cri n° 1, est rythmique, mais contrairement à ce dernier, il est relativement intense et entièrement bruyant. La sonorité bruyante peut être traduite phonétiquement par la consonance : « Ke ».

I. — DESCRIPTION STRUCTURALE.

1) *Structure de l'émission sonore n° 2* (fig. 9).

a) *Structure temporelle d'émission* :

Le cri n° 2 est généralement émis en séquences de deux unités

rapprochées (fig. 9, I, a). Les formes d'émission à une, trois ou plus de trois unités, sont plus rares (fig. 9, I, b, c), au moins chez les adultes.

La période d'émission moyenne calculée sur les enregistrements réalisés dans la nature est de 0,066 sec ($N = 26$; $\sigma = 0,006$), mais il peut exister des différences suivant le sexe ; en effet, chez les deux animaux captifs étudiés, le mâle a une période d'émission de 0,07 sec et la femelle de 0,09 sec.

Il faut noter cependant que si l'émission sonore n° 2 est souvent binaire, deux ou trois couples d'unités peuvent eux-mêmes être associés dans une même phrase sonore avec une période de l'ordre de quelques dixièmes de seconde.

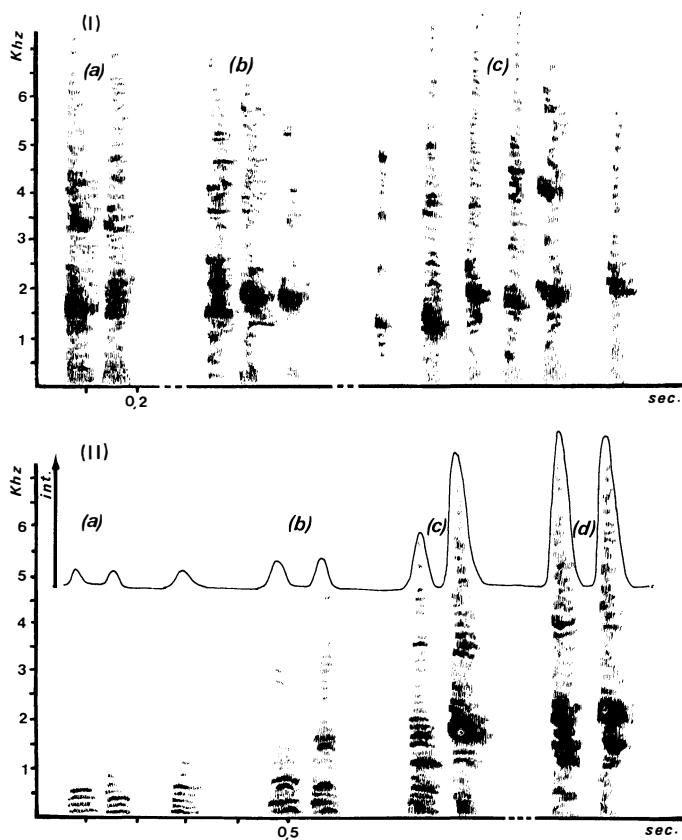


Figure 9. — Spectres sonores de :

- (I). — Emission sonore n° 2 : a) forme typique binaire, b) forme ternaire et c) forme à nombre important d'unités.
 (II). — Transition entre les émissions n° 1 et n° 2 : a) cri n° 1 ;
 b) et c) intermédiaires entre n° 1 et n° 2 ; d) cri n° 2.

b) *Structure physique d'une unité :*

Durée : de l'ordre de 0,05 sec.

Distribution de l'énergie : Les unités n° 2, entièrement bruyantes, présentent cependant une répartition préférentielle de l'énergie en fonction de la fréquence, avec une bande d'intensité maximale large de 1 000 Hz, centrée sur 1 650-1 750 Hz (ce paramètre n'est pas mesurable avec une grande précision).

Les cris enregistrés en captivité présentent fréquemment un second maximum d'intensité, moins important que le premier, centré sur 3 000-3 500 Hz. Ce second maximum n'est en général pas visible sur les analyses de cris enregistrés dans la nature. Ceci est probablement dû au fait que le milieu forestier absorbe toute une partie des hautes fréquences.

c) *Intensité :*

Dans le milieu naturel, la distance à laquelle le cri n° 2 est audible est de l'ordre d'une centaine de mètres.

Des mesures d'intensité relative réalisées sur les animaux captifs donnent pour le cri n° 2 une valeur de 10 à 17 fois supérieure à celle du cri n° 1 (fig. 9, II, a, d).

2) *Transition entre les émissions sonores n° 1 et n° 2.*

Nous avons vu que les émissions sonores n° 1 typiques peuvent évoluer, par augmentation de la hauteur du fondamental, et apparition d'une composante bruyante, vers la forme n° 1 b ; l'évolution peut se poursuivre jusqu'au cri n° 2 typique.

La composante bruyante devient de plus en plus importante ; on note alors :

- une augmentation de la bande de fréquence utilisée ;
- une redistribution de l'énergie qui s'apparente à celle du cri n° 1 ;
- une augmentation de l'intensité ;
- une structuration binaire de l'émission.

La transition complète du cri n° 1 typique au cri n° 2 peut s'effectuer au cours de la même phrase sonore, comme l'illustre la fig. 9 (II, a, b, c, d).

3) *Modifications ontogénétiques de l'émission sonore n° 2.*

La première caractéristique de l'évolution de ce cri avec l'âge est la diminution progressive de la fréquence moyenne du maximum d'intensité (Tableau III, fig. 6).

TABLEAU III

*Fréquence moyenne du maximum d'intensité (en Hz)
de l'émission sonore n° 2 à différents âges.*

Age	6 mois	1 an 1/2	3 ans 1/2	4 ans 1/2
Max. Int. (Hz.)	2950	2300	1700	1700

D'autre part, il semble que la structure binaire, assez typique des cris émis par les adultes et subadultes, le soit beaucoup moins pour les cris des jeunes. En effet, ces derniers, aussi bien dans la nature qu'en captivité, peuvent émettre de longues séquences d'unités sonores n° 2, où la structure binaire n'est pas très marquée, et même inexistante.

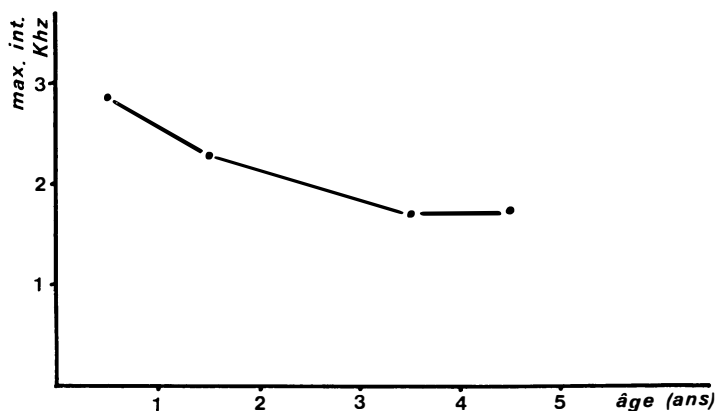


Figure 10. — Décroissance progressive au cours de l'ontogénèse du maximum d'intensité de l'émission sonore n° 2.

Remarque : Il existe aussi des intermédiaires structuraux entre le cri n° 2 et les cris appartenant au répertoire agonistique (attaque - fuite), qui ne sont pas abordés dans cette étude.

II. — SITUATIONS DANS LESQUELLES APPARAÎT L'ÉMISSION SONORE N° 2.

a) Dans la nature :

— Le cri n° 2, moins fréquent que le cri n° 1, totalise cependant environ 20 % des émissions sonores dénombrées au cours de l'activité normale de la bande de singes. Il faudrait cependant tenir compte du fait que, beaucoup plus intense que le cri n° 1, le cri n° 2 peut être perçu par l'observateur à une plus grande distance.

— Il n'est pas possible de relier ces cris entendus au cours de

la journée à une situation stimulante évidente ; mais on peut, comme pour le cri n° 1, établir une relation entre la fréquence d'apparition et les phases d'activité de la bande, par l'intermédiaire du déplacement horaire moyen (fig. 5).

Bien qu'il ne soit pratiquement jamais possible de déterminer quel est l'émetteur d'un cri, il semble, d'après leur sonorité aiguë, que bon nombre des cris entendus au cours de la journée soient émis par des singes assez jeunes.

— Le cri n° 2 apparaît à une fréquence élevée lors des perturbations provoquées par la vue de l'observateur. Il peut alors être associé aux cris n° 1 et n° 3 ; dans ce cas, contrairement à celle du cri n° 1, mais comme celle du cri n° 3, sa fréquence d'apparition décroît relativement rapidement (fig. 7 et fig. 13), le temps d'extinction de la réaction étant d'ailleurs variable selon les situations.

b) *En captivité :*

— Les singes captifs émettent le cri n° 2, par exemple à la vue d'un animal (chien, âne, gros oiseau) passant à l'extérieur des cages.

— Le cri n° 2 apparaît également dans des situations où est émis le cri n° 1 :

- isolement ;
- arrivée ou départ d'une personne connue ;
- distribution de la nourriture ;
- accès aux enclos extérieurs.

C'est dans ces situations, où les cris n° 1 et n° 2 sont associés, qu'apparaissent les formes de transition entre ces deux types.

— Le cri n° 2 est émis quelquefois au cours d'interactions agonistiques, associé aussi bien aux cris liés à l'attaque qu'à ceux liés à la fuite. On note dans ce cas l'existence d'intermédiaires structuraux entre ces cris et le cri n° 2.

Conclusion : Le cri n° 2 apparaît dans des situations variées qui sont en partie les mêmes que pour le cri n° 1 ; on est donc amené à le rattacher lui aussi à l'état général d'excitation de l'animal. Mais le fait, par exemple, qu'après une forte perturbation la fréquence d'émission du cri n° 2 diminue plus rapidement que celle du cri n° 1, incite à relier le premier à un niveau d'excitation supérieur à celui du second. Comme le cri n° 1, le cri n° 2 manifesterait donc un certain état de vigilance de l'animal, mais pouvant aller jusqu'aux premières manifestations de l'alarme.

III. — INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE.

Le cri n° 2, reflétant l'élévation du niveau d'excitation d'un individu, peut communiquer aux autres membres du groupe un

certain état d'alerte. Il interviendrait donc dans les premières réactions du groupe vis-à-vis d'un danger potentiel.

De plus, tendant à remplacer le cri n° 1 quand le niveau d'excitation est élevé, il semble qu'il puisse lui aussi jouer un rôle dans la cohésion du groupe ; son intensité, beaucoup plus grande que celle du cri n° 1, permettrait aux membres du groupe de maintenir le contact auditif dans les circonstances où l'augmentation de la distance interindividuelle aurait rendu le cri n° 1 inefficace.

III — EMISSION SONORE N° 3

L'émission sonore n° 3 est une émission intense, rythmique et de nature composite : la première partie de l'émission est bruyante, la seconde possède une structure tonale. On peut la traduire phonétiquement par : « Ka-Kro... Ka-K-ou ». Kakou est d'ailleurs le nom vernaculaire du *C. galeritus* dans l'ethnie des Bakota.

I. — DESCRIPTION STRUCTURALE.

1) *Structure de l'émission sonore n° 3* (fig. 11, I, a et c).

a) *Structure temporelle d'émission :*

Le cri n° 3 est généralement ternaire, composé de deux unités bruyantes, dont la *période* moyenne est de 0,065 sec ($N = 25$; $\sigma = 0,0055$), et d'une unité tonale dont le début est séparé du début de l'unité bruyante qui la précède par un intervalle de temps moyen de 0,090 sec ($N = 32$; $\sigma = 0,032$).

Plus rarement, ce type de cri est composé d'une seule unité bruyante, immédiatement suivie par l'unité tonale (fig. 11, I, c).

b) *Structure physique des unités bruyantes :*

Durée : de l'ordre de 0,05 sec.

Distribution de l'énergie : Il existe un maximum d'intensité centré sur 1 600-1 700 Hz.

c) *Structure physique de l'unité tonale :*

Cette unité possède toutefois une composante bruyante plus ou moins marquée, traduisible par la consonance : « Re ».

Durée : La valeur moyenne est de 0,12 sec ($N = 31$; $\sigma = 0,047$), mais sujette à une grande variabilité.

Hauteur : La majeure partie des analyses révèlent une nette modulation de la fréquence, cette dernière accusant d'abord une augmentation puis une diminution plus lente.

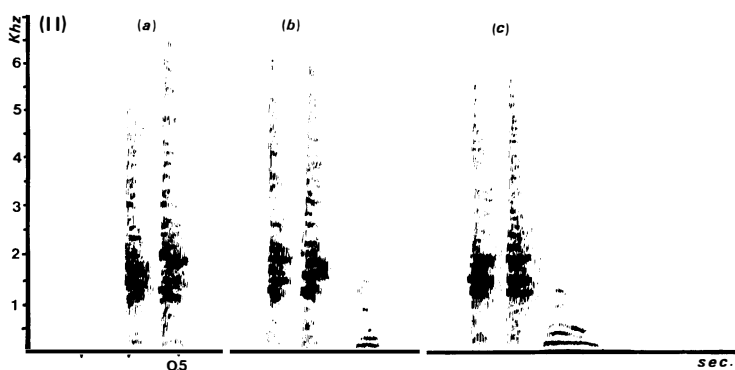
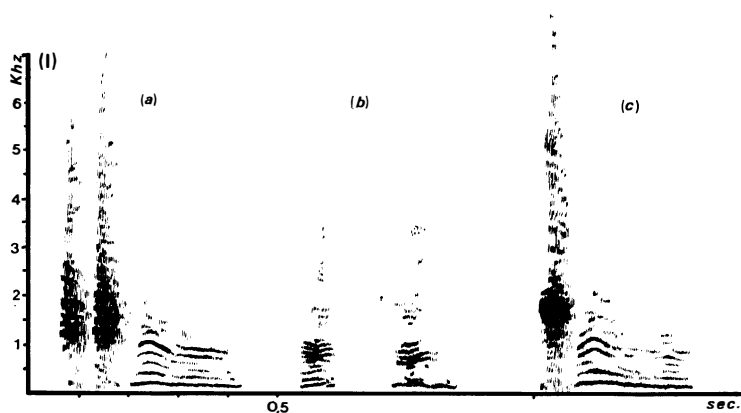


Figure 11. — Spectres sonores de :

(I) : Emissions sonores n° 3 (a, c) et n° 3 bis (b).

(II) : Passage de l'émission sonore n° 2 (a) à l'émission sonore n° 3 (b, c), par l'adjonction d'une unité tonale plus ou moins importante.

Hauteur moyenne du début de l'unité : 195,0 Hz ($N = 30$; $\sigma = 47$).

Hauteur moyenne du maximum : 210,6 Hz ($N = 30$; $\sigma = 43,8$)

Hauteur moyenne de la fin de l'unité : 161,7 Hz ($N = 30$; $\sigma = 28,3$).

Distribution de l'énergie : Le fondamental et les quatre premiers harmoniques sont en général nettement visibles sur les spectres sonores. Le maximum d'intensité est le plus souvent situé sur le fondamental, le reste de l'énergie se répartissant de manière

plus variable entre les harmoniques, ce qui rend compte des variations de timbre perçues à l'oreille.

d) *Intensité :*

Ce cri est audible à plus d'une centaine de mètres.

2) *Parenté entre les émissions sonores n° 2 et n° 3 :*

Si l'on compare l'émission sonore n° 2 (fig. 9, I, a) et la partie bruyante de l'émission n° 3 (fig. 11, I, a), on ne peut mettre en évidence de différences significatives ni entre les périodes, ni entre les fréquences du maximum d'intensité. La seule différence entre ces deux cris réside dans l'existence ou l'absence de l'unité sonore tonale.

Entre les émissions n° 2 entièrement bruyantes, et les émissions n° 3 qui possèdent une partie tonale, on trouve des formes d'émission où cette partie tonale est d'intensité si faible qu'elle est inaudible à l'oreille humaine, et n'apparaît qu'à l'état de trace sur les sonogrammes (fig. 11, II). Il existe là encore un passage graduel de l'un à l'autre type d'émission, passage qui peut s'opérer au cours d'une phrase sonore émise par un seul animal (fig. 11, II).

3) *Emission sonore n° 3 bis (fig. 7, b).*

Ce type de cri est constitué de l'émission répétitive, à un rythme relativement lent, d'unités sonores traduisibles phonétiquement par : « Ro-Ro-Ro ».

Il est rattaché au cri n° 3 dans la mesure où il est presque toujours émis dans les mêmes situations. Par ailleurs, comme son émission, dans la plupart des cas, suit directement l'émission du cri n° 3, il semble être une répétition de l'unité tonale du cri n° 3.

a) *Structure temporelle d'émission :*

Le nombre d'unités est variable (1 à 5). La *période* moyenne d'émission est de 0,23 sec. Quand le cri n° 3 bis succède à un cri n° 3, il y a un intervalle d'environ 0,3 sec entre le début de l'unité tonale du cri n° 3 et le début de la première unité du cri n° 3 bis.

b) *Structure physique d'une unité :*

Durée : La valeur moyenne est de 0,083 sec.

Hauteur : La structure tonale se superpose à une composante bruyante (sonorité : « Re »). La hauteur, quand elle est mesurable, a une valeur moyenne de 137,5 Hz ($N = 13$; $\sigma = 45,4$). Le fondamental accuse donc une diminution par rapport à la fin de l'émission n° 3 qui précède.

Remarque : Il existe une certaine parenté entre la structure

des unités du cri n° 3 bis et celles du cri lié à l'agression intra-spécifique.

4) *Variation ontogénétique des émissions sonores n° 3.*

a) *Dans la nature :*

Il n'est souvent pas possible de déterminer l'émetteur d'un cri ; il apparaît cependant que les cris typiques décrits (avec une composante tonale relativement importante) sont émis par des animaux adultes, la partie tonale des cris émis par les mâles étant particulièrement grave et intense. Les mâles semblent d'ailleurs être les seuls à émettre le cri n° 3 bis.

Des singes subadultes et juvéniles ont cependant été vus à plusieurs reprises émettre des cris du type 3 : la partie tonale est alors relativement moins intense.

b) *En captivité :*

Des enregistrements réalisés sur des singes (mâle et femelle) âgés de 5-6 mois permettent d'entrevoir l'origine de ce cri. La figure 12, a, par exemple, montre, au cours de la même phrase sonore, une série d'unités tonales (n° 1), puis une unité tonale mêlée de bruit (n° 1 b), puis deux unités entièrement bruyantes (n° 2), et enfin une nouvelle unité tonale de fréquence plus élevée que les précédentes, faisant indiscutablement penser par sa forme et sa situation dans la séquence à l'unité tonale du cri n° 3 typique.

La fig. 8, b, montre d'abord une série de trois unités de forme intermédiaire, puis deux séries de trois unités offrant une parenté certaine avec l'émission sonore n° 3 de l'adulte. Mais la partie tonale de cette émission n° 3 du jeune est relativement peu intense, et d'ailleurs peu perceptible à l'oreille.

Tout se passe donc comme si le cri n° 3 s'organisait à partir des cris n° 1 et n° 2, la partie bruyante dérivant du cri n° 2, et la partie tonale, du cri n° 1. La structure d'émission se stéréotypait avec l'âge, la partie tonale étant progressivement renforcée.

Des enregistrements réalisés sur les mêmes singes âgés de 1 an et demi montrent encore quelques cris préfigurant les cris n° 3 de l'adulte. Par contre, ces singes, âgés de 4 ans et demi et 5 ans et demi (femelle adulte ; mâle en période de maturation sexuelle), n'émettent plus l'équivalent du cri n° 3 entendu dans la nature.

III. — SITUATIONS DANS LESQUELLES APPARAISSENT LES ÉMISSIONS SONORES N° 3.

1) *Emission sonore n° 3.*

a) *Dans la nature :*

— Les situations dans lesquelles sont émis le plus fréquemment les cris n° 3 sont celles où les singes repèrent l'observateur (80 %

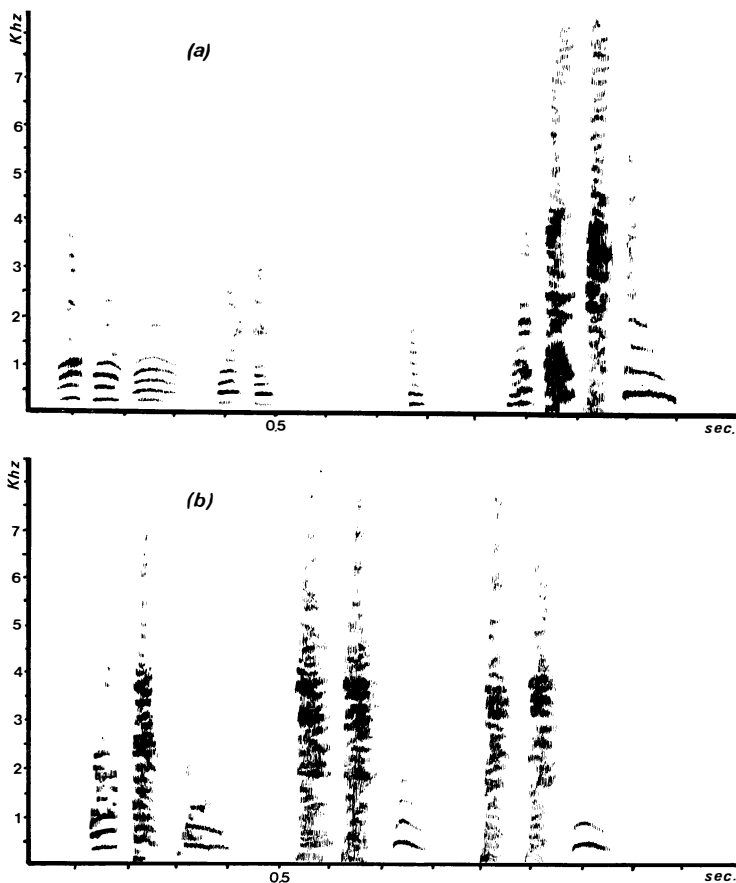


Figure 12. — Apparition chez un jeune âgé de six mois des émissions sonores de type n° 3.

des cas d'écoute, Tableau IV). Emis à l'origine par un individu, le cri est repris par plusieurs autres. La réaction de la bande varie selon la manière dont s'est faite la rencontre avec l'homme : si cette dernière n'a pas été trop brusque, les singes ne fuient pas, mais continuent à émettre en restant dissimulés, et peuvent tour à tour s'approcher de l'observateur puis s'en éloigner à nouveau, ce comportement pouvant durer plus d'une heure.

— Remarquons cependant que dans 20 % des cas environ, la vue de l'observateur déclenche la fuite, soit silencieuse, soit accompagnée de cris autres que le cri n° 3 (« screaming » du jeune, par exemple).

— Parfois, après la découverte de l'observateur par la bande de singes, un individu continue seul à émettre des cris n° 3 et n° 3 bis ; il semble toujours s'agir d'un mâle adulte ou subadulte

TABLEAU IV

*Situations dans lesquelles apparaissent les émissions sonores
n° 3 et n° 3 bis.*

	<i>Pas de N°3,3 bis</i>	<i>N°3</i>	<i>N°3 bis</i>	<i>N°3 et N°3bis</i>	<i>Total</i>
<i>Vue de l'observateur</i>	10	23	0	11	44
<i>Rencontre d'une bande de Cercopitèques</i>	?	0	2	2	?
<i>Après un cri N°4</i>	3	3	0	0	6
<i>Raison inconnue</i>	?	2	2	2	?
<i>Total</i>	?	28	4	15	?

qui occupe une position spatiale intermédiaire entre la bande de singes dissimulée et l'observateur.

— Dans ces situations, la durée d'extinction des émissions n° 3 semble fonction de l'intensité de la perturbation : quand cette dernière paraît faible, la fréquence d'émission des cris n° 2 et n° 3 décroît rapidement, tandis que celle des cris n° 1 se maintient pendant une durée plus longue (fig. 7, a, b, c) - (paragraphe I, II).

— Le cri n° 3 est très souvent émis (par le même individu), en alternance avec le cri n° 2 et des intermédiaires entre ces deux types, dont la partie tonale est plus ou moins audible. L'alternance de ces types de cris semble marquer les modulations momentanées de l'impact de la perturbation sur l'émetteur. La proportion des cris n° 3 est plus grande lorsque la perturbation est forte (fig. 13, a, b) que lorsqu'elle est faible (fig. 7, a, b, c).

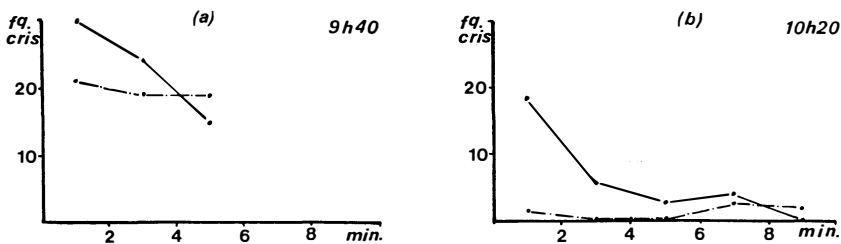


Figure 13. — Décompte temporel des émissions sonores n° 2 (— . — . —) et n° 3 (—) sur des enregistrements sonores déclenchés juste après le début d'une perturbation.

— De plus, la hauteur de la partie tonale du cri n° 3 semble aussi fonction de l'intensité de l'excitation. C'est par exemple au cours de rencontres où les singes étaient non seulement excités par la vue de l'observateur, mais stimulés de plus par des cris et des sifflements humains, qu'ont été enregistrés les cris n° 3 dont la partie tonale avait la hauteur maximale (270-280 Hz).

— Trois fois, le cri n° 3 a été entendu en réponse à un cri n° 4 (cf. paragraphe IV, III).

— A deux reprises, on a remarqué qu'un singe isolé du reste de son groupe par l'arrivée de l'observateur, continue à émettre les cris n° 3 à une fréquence élevée pendant un temps relativement long.

— Des cris n° 3 ont été entendus, à plusieurs reprises, alors que l'observateur n'avait pas été repéré. Par deux fois, ces émissions, associées aux cris de forte intensité de *Cercopithecus nictitans*, *C. pogonias* et *Colobus abyssinicus*, semblaient correspondre à une rencontre interspécifique (Tableau IV).

b) *En captivité :*

Les deux animaux captifs âgés de 5 ans et demi (femelle adulte, mâle en pleine maturation sexuelle), n'émettent pas le cri n° 3, alors qu'âgés de quelques mois, ils émettaient des cris tout à fait proches.

L'explication de ce fait n'est pas claire : la genèse des cris a-t-elle été perturbée par la captivité, ou bien n'existe-t-il pas en captivité de situations stimulantes suffisantes pour déclencher ce cri ?

2) *Emission sonore n° 3 bis.*

Le cri n° 3 bis est associé, dans 80 % des cas d'écoute, au cri n° 3 qu'il suit généralement ; c'est le cas lors des situations perturbantes liées à la présence de l'observateur. Par contre, lors des rencontres interspécifiques, le cri n° 3 bis est tantôt associé au cri n° 3, tantôt émis seul (Tableau IV).

Les cinq fois où la nature de l'émetteur du cri n° 3 bis a pu être déterminée avec certitude, il s'agissait d'un mâle adulte.

D'autre part, lorsque la vue de l'observateur provoque la fuite des singes et qu'un mâle reste à proximité et continue seul à émettre les cris n° 3 et n° 3 bis, ce dernier associe parfois des secouages de branches à ses émissions sonores.

III. — INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE.

— Plus encore que le cri n° 2, le cri n° 3 correspond à une brusque élévation du niveau d'excitation. Les conditions dans lesquelles il apparaît le rendent propre à servir de cri d'alarme. Émis d'abord par un individu, puis par d'autres, il permet d'informer l'ensemble

du groupe d'un danger ou d'une perturbation importante. Une fois mis en alerte, les membres du groupe pourront fuir si la source de stimulation se rapproche.

— Quand le mâle du groupe reste seul émetteur, tandis que ses congénères sont éloignés, il focalise l'attention sur lui et assure ainsi secondairement la défense du groupe. D'autre part, ces émissions étant intenses, elles peuvent peut-être servir au regroupement des individus.

— Il en est de même des cris n° 3 bis propres aux mâles adultes, parfois associés au secouage de branches. Ces cris, qui d'ailleurs présentent une certaine parenté avec les cris agressifs intra-groupes, peuvent avoir une valeur d'intimidation vis-à-vis de l'agent perturbateur. Il semble qu'on puisse faire le parallèle entre cette activité vocale propre aux mâles, et certains cris de leader des Cercopithèques (*C. nictitans*, *C. cephus*) (Gautier, 1969), qui possèdent une composante aggressive et sont émis vis-à-vis d'un prédateur ou lors d'une rencontre intraspécifique où ils jouent un rôle dans l'espacement.

IV — EMISSION SONORE N° 4

L'émission sonore n° 4, émise très rarement, et, semble-t-il, uniquement par les mâles adultes, est très intense ; sa structure tout à fait particulière est complexe. On peut la traduire phonétiquement par :

« WhOUp... hou... ohOU... ohOU.. OhOU... ohr... ohr.. ohr »

I. — DESCRIPTION STRUCTURALE (fig. 14).

La rareté des émissions sonores de ce type et les difficultés propres au travail dans la nature ont fait qu'un seul enregistrement intégral et de bonne qualité a pu être réalisé ; c'est ce dernier qui servira à décrire la structure du cri ; mais trois autres enregistrements partiels permettent de penser que la structure du cri est relativement constante.

a) *Structure temporelle d'émission :*

Une première unité sonore, intense, est émise seule (fig. 14, I), puis après un délai de 6,5 sec, dix unités sonores sont émises en série (fig. 14, II). La durée totale de cette séquence est d'environ 3 sec.

Trois unités parmi les dix sont plus intenses que les autres et correspondent certainement à des sons émis pendant l'expiration (fig. 14, II, b', c', d'). Elles sont directement précédées d'unités sonores plus faibles correspondant probablement à des sons inspirés (fig. 14, II, b, c, d).

Les autres unités, relativement faibles, sont sans doute aussi des sons émis à l'inspiration (fig. 14, II, e, f, g), sauf peut-être la première (fig. 14, II, a). Le rythme d'émission accuse d'abord une accélération, puis un ralentissement.

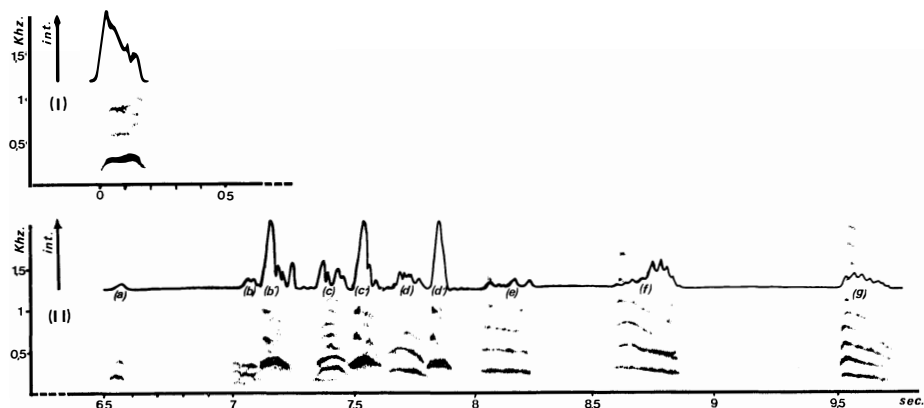


Figure 14. — Emission sonore n° 4.

b) *Structure physique des unités sonores :*

1) *Unité sonore isolée :*

Durée : 0,2 sec.

Hauteur : elle accuse une modulation (200 Hz ↗ 300 Hz ↘ 200 Hz).

Distribution de l'énergie : l'énergie est pratiquement toute concentrée sur le fondamental. Les deux premiers harmoniques sont cependant visibles.

2) *Unités de la séquence :*

— *unités intenses :*

Durée : de l'ordre de 0,1 sec.

Hauteur : 300-350 Hz, avec une légère modulation.

Distribution de l'énergie : l'énergie est concentrée sur le fondamental. Les deux premiers harmoniques sont cependant visibles.

— *unités de faible intensité :*

Durée : la durée est variable et augmente globalement au cours de la séquence (de 0,1 à 0,2-0,3 sec).

Hauteur : la hauteur varie selon la place de l'unité dans la séquence (170 Hz ; 120 Hz ; 150 Hz ; 250 Hz ; 270 Hz ; 280 Hz ; 200 Hz). De plus, elle accuse en général une modulation au sein d'une même unité.

Distribution de l'énergie : la structure de ces unités est plus riche en harmoniques ; le maximum de l'énergie se répartit pour la plupart entre le fondamental et les deux premiers harmoniques.

II. — SITUATIONS DANS LESQUELLES APPARAÎT L'ÉMISSION SONORE N° 4.

— Ce type de cri n'est émis que très rarement (6 fois entendu du 25 février au 17 mai 1972 ; 3 fois du 29 août au 5 septembre 1972, Gautier, com. pers.). La seule fois où il a été permis de déterminer la nature de l'émetteur, il s'agissait d'un mâle adulte, ce qui confirmerait l'opinion des chasseurs gabonais selon lesquels seuls les mâles adultes émettent ce cri. Chalmers (1968) décrit chez *C. albigena* un cri, le « whoop gobble call », très voisin structuralement du cri n° 4 de *C. galeritus* ; à chaque fois qu'il a été entendu, ce cri était émis par un mâle adulte, sauf une fois en captivité, où il a été émis par une femelle. Struhsaker (1969) pense que les mâles subadultes *C. albigena* et *C. torquatus* émettent peut-être aussi le cri. Cependant, dans notre élevage, deux mâles captifs *C. albigena* n'ont émis ce cri qu'après avoir atteint la maturité sexuelle (Gautier, com. pers.) et notre mâle captif *C. galeritus* subadulte ne l'a encore jamais émis.

Le trop petit nombre de données recueillies dans la nature ne permettent pas de savoir si un mâle ou plusieurs mâles de la bande étudiée émettent ce cri.

— Il n'a pas non plus été possible de voir s'il existait une rythmicité journalière dans l'apparition du cri n° 4, ni d'ailleurs d'établir une relation évidente entre son émission et un événement quelconque.

Dans certains cas, l'émission du cri semble suivre une perturbation, mais quelquefois avec une latence telle que la relation n'apparaît pas clairement.

III. — INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE.

Le cri n° 4, le plus intense du répertoire vocal de *C. galeritus*, porte à une grande distance. De plus, il semble n'être émis que par les mâles adultes. Ceci incite à le rapporter aux cris de leader existant chez les Cercopithèques (Gautier, 1969), qui ont un rôle dans l'espacement (intergroupe) ou le ralliement (intragroupe). Chalmers (1968 b) et Struhsaker (1969) tendent à rattacher le cri de *C. albigena* et *C. torquatus*, correspondant au cri n° 4, à la fonction d'espacement.

Chez *C. galeritus*, contrairement à ce qu'a observé Struhsaker (1969) chez *C. albigena*, il n'a jamais été entendu de cri n° 4 répondant à un premier et venant d'une autre direction. Ceci semble signifier au moins que le cri n° 4 n'a pas une fonction d'espacement entre les différents sous-groupes, car dans ce cas, il est très vraisemblable que le mâle d'un sous-groupe voisin

répondrait à ce cri. Par contre, cela n'exclut pas que le cri ait un rôle dans l'espacement entre deux bandes ; le fait qu'il n'ait pas été trouvé d'autres bandes dans le voisinage immédiat de celle étudiée expliquerait alors qu'on n'ait jamais entendu de cri n° 4 en phonoréponse à un premier, et rendrait également compte de la faible fréquence d'apparition de ce cri.

Trois fois sur six, un ou plusieurs animaux, dans le voisinage de l'émetteur du cri n° 4, ont émis à leur tour une série de cris n° 2 ou n° 3. Le cri n° 4 a donc au moins comme résultat d'élever le niveau d'excitation des singes qui se trouvent à proximité de l'émetteur ; il est donc probable qu'il joue un rôle dans le ralliement. Mais nous ne savons pas s'il agit au niveau de la bande entière, ou d'un sous-groupe particulier.

CONCLUSION

Structure des cris : La structure même des cris de *Cercocebus galeritus*, leur possibilité de s'associer en séquences ou en phrases sonores plus ou moins longues, apparentent indiscutablement le répertoire vocal de cette espèce à celui des Cercopithecinae plus terrestres, comme les Macaques, les Babouins ou les Mandrills. Par ailleurs, la riche possibilité d'intergradation entre les cris n° 1, 2 et 3 et même entre ces cris et ceux du répertoire agressif, évoque plus le type d'intercommunication sonore des Macaques (*Macaca mulatta*, Rowell and Hinde, 1962 ; *M. speciosa*, Bertrand, 1969) que celui des Cercopithèques (Struhsaker, 1967 ; Gautier, com. pers.).

Non seulement il existe chez *C. galeritus* une modification graduelle de la structure physique des cris en fonction de la situation, mais il existe aussi en quelque sorte une gradation dans l'utilisation de ces différents cris. Ainsi, dans une situation donnée, plusieurs types de cris apparaissent simultanément, émis par un ou plusieurs individus, et quand la situation évolue, la probabilité d'apparition d'un type de cri peut diminuer tandis que celle d'un autre augmente.

Déclenchement des cris : Si le système sonore n° 1, 2 et 3 apparaît comme un système continu, autant sur le plan de la structure que sur celui de l'utilisation, il semble bien aussi que les conditions de déclenchement varient plus en intensité qu'en nature et forment un véritable continuum. En effet, la variété des situations dans lesquelles apparaissent ces trois types de cris et leurs intermédiaires empêchent de les relier à des situations stimulantes précises, mais incitent plutôt à les faire dépendre du niveau d'excitation considéré sous un aspect très général, pouvant s'étendre du simple état de vigilance jusqu'aux états d'alarme les plus intenses.

A un instant donné, le niveau d'excitation est donc traduit par la nature du cri émis (n° 1, n° 2, n° 3 ou tout intermédiaire entre deux de ces types) et il semble qu'il y ait un rapport assez étroit entre le niveau d'excitation et l'intensité de la réponse, c'est-à-dire l'énergie sonore du cri émis. En effet, la gradation que nous avons décrite, aussi bien au sein d'un même type vocal (par exemple entre les trois formes du cri n° 1) qu'au sein du système sonore complet (n° 1, n° 2, n° 3) est marquée par la modification d'un certain nombre de paramètres physiques (intensité, hauteur, nombre d'unités, période...) qui globalement manifestent une énergie sonore croissante.

Sur un laps de temps plus long, le niveau moyen d'excitation est traduit par la fréquence des émissions de tel ou tel type. Plus le niveau sera élevé, plus la fréquence relative des cris de grande énergie sera importante.

La mesure de cette énergie sonore permettrait peut-être de donner une dimension quantitative à la notion purement qualitative de niveau général d'excitation. En tout cas, cette hypothèse mériterait d'être testée par des expériences faites au laboratoire, au cours desquelles on exciterait les animaux par un stimulus non spécifique dont l'intensité serait contrôlable.

Le fait que certaines émissions sonores semblent dépendre plus du niveau d'excitation de l'animal que d'une stimulation particulière, n'est pas propre au seul *C. galeritus*. Il semble bien que des Macaques possèdent des systèmes sonores sur ce point assez analogues, même si on ne peut pas faire une homologie totale cri à cri entre leur répertoire vocal et celui de *C. galeritus* (cf. « grunts » et « barks » de *Macaca speciosa*, Bertrand, 1969).

Lancaster (1968) pense d'ailleurs que c'est une règle assez générale dans l'intercommunication des Primates ; et Kiley (1972) estime que cela est aussi vrai chez bon nombre de Mammifères.

Notons cependant que certaines espèces ont pu développer des émissions sonores beaucoup plus spécialisées : *Cercopithecus aethiops* par exemple possède trois types distincts d'alarme pour trois sortes de prédateurs (Struhsaker, 1967), et le Talapoin, quant à lui, possède deux types d'alarme, dont une spécifique pour les oiseaux de proie (J.P. Gautier, en préparation).

Fonction des cris : Sur le plan fonctionnel, le premier résultat de ces quatre émissions sonores décrites chez *C. galeritus* est sans doute de communiquer l'état d'excitation de l'émetteur aux individus qui sont dans son voisinage, et ainsi d'accorder le niveau de vigilance de tous les membres du groupe. Secondairement, ces cris permettent alors d'assurer un certain nombre de conditions nécessaires à l'existence même du groupe en milieu forestier : maintien de la cohésion par le contact vocal, transmission d'un état d'alarme, ralliement après une dispersion, défense du groupe...

S'il est possible de traiter de l'intercommunication chez les Primates en termes fonctionnels, par exemple de signaux liés à l'agrégation ou à la dispersion (Marler, 1968), l'exemple de *C. galeritus* confirme toutefois qu'il convient de maintenir la distinction entre la fonction d'un signal et sa causalité. Le déterminisme d'émission du cri n° 1, en quelque sorte « cri de cohésion » de l'espèce, ne semble pas dépendre directement de sa fonction. Ceci n'est sans doute pas général : en effet, le « cri de cohésion » du Talapoin (J.P. Gautier, en préparation), fonctionnellement analogue au cri n° 1 de *C. galeritus*, est déclenché, lui, par l'augmentation de la distance interindividuelle ou par tout changement entraînant une diminution de la discrimination visuelle ; il y a donc là une relation plus directe entre la causalité du cri (perte de contact) et sa fonction (rétablissement du contact). Ajoutons à cela que le cri de cohésion du Talapoin est relié structurellement, au sein d'un système gradué, à la fois à un « cri de blotissement » et à un « cri d'isolement » qui rendent ainsi compte des différents états de la distance interindividuelle, particulièrement dans la relation mère-jeune (J.P. Gautier, en préparation). Ces trois types de cris existent aussi chez certains Cercopithèques, au sein d'un système partiellement gradué (J.P. Gautier, en préparation). Par contre, *C. galeritus* qui possède bien, lui aussi, un « cri de blotissement », ne semble pas avoir de « cri d'isolement » ; quand l'animal est isolé, plusieurs types de cris, non spécifiques de la situation, peuvent être émis.

Alors que *C. galeritus* tend à différer, par un certain nombre de caractères de son répertoire vocal, d'espèces forestières comme le Talapoin ou les Cercopithèques, un fait l'en rapproche cependant : en effet, il existe chez lui des cris qui ne semblent émis que par les mâles adultes. Les données manquent encore pour les interpréter de manière précise, mais il est permis de penser qu'il existe une analogie fonctionnelle entre eux et les cris de leader des Cercopithèques qui jouent un rôle dans l'espacement des bandes et le ralliement des membres de chaque bande.

Comparaison avec les autres Cercopithecinae : Si les émissions sonores de *C. galeritus* répondent aux principales conditions nécessaires à l'existence de groupes sociaux en milieu forestier, elles offrent cependant à bien des égards une parenté indéniable avec les émissions sonores des *Cercopithecinae* de savane (Macaques, Babouins).

On peut admettre que l'importance des signaux sonores n'est pas la même chez les espèces forestières et chez les espèces de savane. Dans le milieu forestier, en effet, où la visibilité décroît considérablement au-delà de quelques mètres, les signaux sonores revêtent une grande importance pour maintenir le contact social ou pour communiquer l'existence et même la nature d'un danger. Du fait de l'impossibilité d'un renfort des signaux visuels, les

signaux sonores devront pouvoir transmettre une information suffisamment précise, ce qui ne veut pas obligatoirement dire qu'ils seront de type « discret ». Les émissions sonores du Talapoin sont en effet de type « gradué » tout en donnant une information assez précise sur l'espacement interindividuel ou sur la présence d'un prédateur (J.P. Gautier, en préparation).

Dans le milieu ouvert de la savane au contraire, les problèmes de cohésion du groupe ne sont pas les mêmes qu'en milieu forestier, et d'une manière générale, la précision d'une information pourra être transmise par les signaux visuels. L'alarme des Babouins, par exemple (Hall and De Vore, 1965) ne contient pas d'informations précises sur la localisation et la nature du danger, mais elle attire l'attention des autres membres du groupe dans la direction de l'émetteur. Dans ces espèces, les émissions sonores semblent davantage la manifestation d'un état interne d'excitation, que la réponse à un stimulus particulier.

C'est plutôt à ce second type que se rattacheraient les émissions sonores n° 1, 2 et 3 de *C. galeritus*. Il semble donc justifié de se demander si cette parenté du répertoire vocal de *C. galeritus* avec celui des singes de savane n'est pas à relier avec la particularité du milieu colonisé par cette espèce. Il est vrai en effet que la forêt inondée à laquelle celle-ci semble inféodée est un milieu assez peu homogène qui présente localement des aires assez dégagées. Il faudrait également vérifier, cette espèce forestière étant aussi semi-terrestre, si le milieu n'est pas visuellement moins encombré au niveau du sol que dans la voûte forestière ou dans les strates de végétation intermédiaires.

A cet égard, il est intéressant de constater que si les répertoires vocaux des différentes espèces de *Cercocebus* offrent une grande parenté, cette dernière est plus importante entre *C. galeritus* et *C. torquatus* qui semblent occuper des niches écologiques voisines (Malbrant et Maclatchy, 1949) qu'entre *C. galeritus* et *C. albigena* (Chalmers, 1968 b et obs. pers.) qui sont sympatriques mais dont la seconde, contrairement à la première, est typiquement arboricole.

On peut faire un certain parallèle entre les émissions sonores de *C. albigena* et celles de *C. galeritus*. Cependant, on ne constate pas chez la première espèce la même richesse d'intergradation entre les différents types vocaux que chez la seconde. Il ne semble pas exister, par exemple, la même transition complète entre le « grunt » et le « chuckle » décrits par Chalmers (1968 b) qu'entre les cris analogues de *C. galeritus* (n° 1 et n° 3). Les émissions sonores de *C. albigena* seraient donc de type plus « discret » que celles de *C. galeritus*.

Par ailleurs, le « grunt », beaucoup plus intense que le cri n° 1 de *C. galeritus*, est certainement plus efficace que ce dernier pour maintenir la cohésion d'un groupe ; de fait, Chalmers (1968 a)

n'observe pas chez *C. albigena* l'éclatement de la bande en petits sous-groupes à effectifs réduits, rencontré chez *C. galeritus*.

La parenté sur le plan comportemental entre *C. galeritus* et les singes de milieu ouvert ne se limite pas au seul répertoire vocal. En effet, la richesse des signaux visuels (importance des mimiques faciales, existence de postures particulières comme les « présentations » de la région ano-génitale, etc.) tend aussi à rapprocher *C. galeritus* des singes de milieu ouvert. Cependant, ces caractères ne sont pas propres à *C. galeritus*, mais à tout le genre *Cercocebus* qui constitue d'ailleurs par ses caractères anatomiques un groupe charnière entre le genre *Cercopithecus* dont presque toutes les espèces sont forestières et arboricoles, et des genres plus terrestres comme *Papio* et *Macaca*.

Tous ces faits montrent l'intérêt d'une étude comparée et très détaillée des différentes espèces du genre *Cercocebus*. Elle devrait permettre d'étudier le rôle du milieu dans la phylogénèse des comportements.

RESUME

Comme chez les autres Cercopithecidae forestiers, il existe chez *Cercocebus galeritus agilis* des émissions sonores qui servent au maintien du groupe social. Ces cris assurent la cohésion de la bande pendant l'activité, ou bien transmettent un état d'alarme ou encore jouent un rôle dans la défense du groupe...

Nous avons décrit quatre grands types de cris, dont certains peuvent présenter des variantes dans leur forme d'émission. Les cris appartenant aux types n° 1, n° 2, n° 3 constituent un système sonore gradué ; en effet, aussi bien l'écoute directe que l'analyse fine des paramètres révèlent qu'il existe entre chaque type de cri des intermédiaires structuraux. La transition complète d'un type à un autre peut s'effectuer au cours d'une phrase sonore émise par un même individu.

Les situations dans lesquelles apparaissent ces cris sont très variées, et dans une même situation, il est fréquent que des cris appartenant aux trois types soient émis. Nous sommes conduits à considérer que le déclenchement de ces cris est sous la dépendance de l'état général d'excitation de l'émetteur, plutôt que d'une situation stimulante particulière. La nature du cri émis à un moment donné dépendrait donc du niveau d'excitation de l'animal.

Si les cris de *Cercocebus galeritus* remplissent les fonctions propres aux cris des singes forestiers, comme les Cercopithèques ou le Talapoin, leur structure et leur mécanisme de déclenchement les apparentent plus aux cris des Macaques ou des Babouins.

Le cri n° 4, quant à lui, se distingue du système sonore n° 1, n° 2, n° 3, par sa structure très particulière. Ce cri, qui ne semble

émis que par le mâle adulte, évoque, sur le plan fonctionnel, les cris de leader existant chez les Cercopithèques.

Par ses émissions sonores, *Cercocebus galeritus* présente une double parenté : d'une part, avec les Cercopithecidae forestiers, d'autre part avec les Cercopithecidae de milieu ouvert. D'autres traits, aussi bien anatomiques qu'écologiques ou comportementaux, confirment cette double parenté, et contribuent à faire de *C. galeritus* une espèce très intéressante pour l'étude des problèmes de phylogénèse et, en particulier, pour celle du rôle joué par le milieu dans l'origine des comportements.

SUMMARY

As for other forests living Cercopithecidae, *Cercocebus galeritus agilis* possesses vocalizations which maintain cohesion of the social group during its daily activities : among other functions they may transmit alarm signals and play a part in group defense.

Four major types of calls are described : within a given type, there may be structural variations. Such is the case for call-types 1, 2 and 3 which constitute a graded system. In fact, intermediates exist between each call-type and are not only revealed by sonagrams, but also may be discernible by ear. The complete transition from one call-type to another may occur in a single emission by the same animal.

The conditions in which the calls appear are highly variable : in the same situation the calls emitted may belong to all three types. This leads to a consideration that the emission of these vocalizations depends upon the general excitation level of the transmitter rather than a particular stimulation.

While the calls of *C. galeritus* fulfill the same functions as those of the forest monkeys (*Cercopithecus* spp, *Myopithecus talapoin*), the call structure and releasing mechanism resemble more those of baboons or macaques.

Call-type 4 is clearly distinguished by its structure from the three other types. This call, which appears to be emitted only by adult males, resembles the « leader » calls described for the genus *Cercopithecus*.

The vocal repertoire of *C. galeritus* relates this species on one hand to the forest Cercopithecines and on the other hand to the Cercopithecines living in more open environments. This two-fold relationship is also paralleled in anatomical, ecological and behavioural traits. In view of this, a more comprehensive study of *C. galeritus* may prove to be of importance in elucidating phylogenetic relationships and particularly the possible effects of the environment.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Jean-Pierre et Annie Gautier pour l'aide qu'ils ont apportée à tous les stades de la réalisation de cette étude. Nous remercions aussi très sincèrement Monsieur le Professeur F. Bourlière et Monsieur le Professeur G. Richard pour l'intérêt qu'ils ont accordé à notre travail. Enfin, nous remercions J.-R. Bangouata, notre guide sur le terrain, pour sa collaboration efficace.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTRAND, M. (1969). — The behavioral repertoire of the Stumptail Macaque. *Bibl. Primat.* n° 11, 273 p. Karger, Basel.
- CHALMERS, N.R. (1968a). — Group composition, ecology and daily activities of free-living Mangabeys in Uganda. *Folia Primat.*, 8 : 247-262.
- CHALMERS, N.R. (1968b). — The visual and vocal communication of free-living Mangabeys in Uganda. *Folia Primat.*, 9 : 258-280.
- GAUTIER, A. (1972). — *Etude écologique et comportementale du Talapoin du Gabon*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes.
- GAUTIER, J.P. (1967). — Emissions sonores liées à la cohésion du groupe et aux manifestations d'alarme dans les bandes de Talapoins (*M. talapoin*). *Biol. Gabon.*, 2 : 17-30.
- GAUTIER, J.P. (1969). — Emissions sonores d'espacement et de raliement par deux Cercopithèques arboricoles. *Biol. Gabon.*, 5, 117-145.
- HALL, K.R.L. et DEVORE, I. (1965). — Baboon social behavior. In *Primate Behavior*, Edited by Irven DeVore, New York, Holt, Rinehart and Winston : 53-110.
- KILEY, M. (1972). — The vocalizations of Ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.*, 31 : 171-22.
- KUMMER, H. (1968). — Social organization of the Hamadryas baboons. *Bibl. primat.*, 6 : 1-189.
- LANCASTER, J.B. (1968). — Primate communication systems and the emergence of human language. In *Primates*, Edited by Phyllis Jay, New York, Holt, Rinehart and Winston : 439-457.
- MALBRANT, R. et MACLATCHY, A. (1949). — *Faune de l'Equateur Africain Français*. II, *Mammifères*. Paris, Lechevalier.
- MARLER, P. (1965). — Communication in monkeys and apes. In *Primate behavior*, Edited by Irven DeVore, New York, Holt, Rinehart and Winston : 544-584.
- MARLER, P. (1968). — Agregation and dispersal ; two functions in Primate communication. In *Primates*, Edited by Phyllis Jay, New York, Holt, Rinehart and Winston : 420-438.
- NAPIER, J.R. and NAPIER, P.H. (1967). — *A Handbook of Living Primates*. New York Academic Press.
- ROWELL, T.E. and HINDE, R.A. (1962). — Vocal communication by the Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proc. Zool. Soc. London*, 138, 279-294.
- STRUHSAKER, T.T. (1967). — Auditory communication among Vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*. In *Social Communication among Primates*, Edited by S.A., Altmann, Chicago University Press : 281-324.
- STRUHSAKER, T.T. (1969). — Correlates of ecology and social organization among african Cercopithecines. *Folia. Primat.*, 11 : 80-118.
- WINTER, P. (1969). — The variability of peep and twit calls in captive Squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia. Primat.*, 10 : 204-215.