

OBSERVATIONS SOCIO-ÉTHOLOGIQUES D'UN GROUPE DE VERVETS  
*Cercopithecus aethiops* L.

EN ZONE SUBURBAINE À BUJUMBURA (BURUNDI) :

2. COMMUNICATION SOCIALE

par Magali HANTSON (\*)

RESUME

Un groupe de huit cercopithèques, composé d'animaux sauvages et d'animaux captifs relâchés, s'est installé et a survécu en zone suburbaine de Bujumbura, malgré une pression humaine croissante, pendant les années septante. Après avoir étudié le domaine vital utilisé et la structuration en sous-groupes (A : trois femelles; B : une femelle et deux jeunes mâles; C : deux jumelles âgées), on a étudié ici les relations entre les membres de chaque sous-groupe et entre membres de sous-groupes différents, sous l'angle de la supplantation pour l'espace, pour la nourriture et pour l'épouillage. Les relations de dominance sont nettes dans les deux premiers cas. On a enregistré ensuite les communications vocales, à l'exclusion des relations mère-enfant. Les données récoltées à partir des femelles adolescentes et adultes et des mâles adolescents du groupe sont complétées par des enregistrements des vocabulaires d'un mâle adulte (8 ans) et d'un jeune mâle (10 mois) captifs. On a répertorié trois cris d'attaque, deux cris d'alerte, trois cris de rencontre, deux cris de solitude et de peur, deux bruits de contentement. On analyse les caractéristiques physiques de ces émissions sonores ainsi que leurs significations en fonction des circonstances dans lesquelles elles sont produites.

SUMMARY

The social interactions of eight free-living vervet monkeys of the suburbs of Bujumbura and the vocalizations of these animals and of two captive males are analysed. Competition and expression of dominance for space, food and grooming are recorded between members of the three subgroups and between members of the whole group. Twelve vocalizations and noises have been recorded : three attack calls; two warning calls; three greeting and meeting calls; two isolation and fight calls; two satisfaction noises. Their physical characteristics are expressed through sonographic analysis and their functions are discussed with respect to the circumstances of emission.

---

(\*) Lic. Sc. Zool. Univ. Liège 1978.

Laboratoire d'Ethologie. Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.

Adresse actuelle : Magali HANTSON-PARKER.

26, West 15th. SPOKANE. W.A. 99203 U.S.A.

## INTRODUCTION

---

Cet article est la suite du travail dont les Cahiers (1982, 2/2 : 151-172) ont publié la première partie consacrée à l'organisation sociale et au domaine vital d'un groupe de vervets vivant en zone sub-urbaine à Bujumbura, groupe que je connaissais depuis dix ans, et que j'ai suivi de manière intensive pendant plusieurs mois en 1977-78.

L'histoire et la structure du groupe, sa composition détaillée en 1977-78, sa subdivision en sous-groupes de relations privilégiées, l'identification des sujets, le cycle journalier d'activité, la structure et l'utilisation du domaine vital ont fait l'objet de la première publication. Enchaînant sur celle-ci, j'envisage de discuter ici de la dynamique sociale, m'attachant tant aux relations, statuts et rôle des membres du groupe, qu'à la description des moyens de communication visuels et acoustiques et à l'analyse des circonstances de leur apparition.

## MATERIEL ET METHODES

---

Aux informations fournies précédemment, j'ajouterai ici quelques détails sur l'équipement utilisé pour enregistrer les images et les sons, enregistrements indispensables tant pour l'analyse de détail que pour l'authentification des observations réalisées sur le terrain.

### A. Enregistrement images

- a. Appareil Olympus 24 x 36 pour la photographie des attitudes et mimiques supportant ou accompagnant l'émission de telle ou telle information.
- b. Caméra Nizo 126 super-8; plusieurs films couleurs Kodak illustrent les changements successifs dans le climat social entre les singes de 1977 à 1978.
- c. Schémas : les attitudes qui n'ont pu être ni filmées ni photographiées, en raison du mauvais éclairage, de la mauvaise visibilité ou tout simplement de la crainte qu'inspire à plusieurs membres du groupe la vue d'un appareil quelconque, sont illustrées par des dessins, le plus fidèlement possible.

### B. Enregistrement son

- a. Enregistreur UHER 4200 Report Stéréo IC. Cet appareil a permis de faire les enregistrements sur le terrain et de les reproduire ensuite pour en faire l'analyse en laboratoire. Vitesse : 19 cm/s. - Bande passante : 35 - 20.000 Hz.
- b. Microphone BEYER M 69 + Pare-vent. Ce microphone permet un enregistrement direct ou bien peut être fixé sur un réflecteur parabolique.
- c. Réflecteur parabolique SONIC INTR. LTD. Cette parabole, bien orientée dans la direction du cri, permet un enregistrement sélectif et une amplification des sons qui se trouvent uniquement dans le rayon désiré, en diminuant l'importance des bruits émis à d'autres endroits.

d. Bandes magnétiques PERMATON. Les enregistrements ont été faits sur quatre bandes magnétiques de 360 m.

### Conditions d'enregistrement

La plupart des cris ont été enregistrés à l'endroit du site dortoir ou au moment de la sieste. Ces enregistrements correspondent donc au début, au milieu et à la fin de journée. Le groupe est alors au complet, sur un espace assez limité et les interactions sociales sont nombreuses. Attaques, épouillages, mimiques d'intimidation, poursuites, s'enchaînent à une cadence assez rapide et donnent naissance à de nombreuses émissions vocales. Mais ceci ne veut pas dire que les singes sont silencieux aux autres moments de la journée. Ils émettent le cri d'alerte, entre autres, lors des rencontres qu'ils font durant leurs pérégrinations journalières. Les cris mentionnés en premier lieu permettent à l'observateur d'installer son matériel à un endroit précis et d'attendre les événements en orientant au besoin la parabole dans la direction désirée. Le cri d'alerte, lui, exige le transport du matériel sur les lieux, ce qui cause quelques problèmes lorsque la végétation se fait plus dense ou lorsqu'il pleut brusquement et qu'il faut rapidement mettre le tout à l'abri.

Le territoire du groupe se situant dans une région habitée, les bruits provoqués par l'environnement sont nombreux, et ce n'est que la qualité du matériel utilisé pour les enregistrements et les longues heures d'observation qui ont permis d'obtenir des résultats valables.

Lorsque les différents cris du répertoire vocal du groupe ont été enregistrés, j'ai procédé à une repasse des enregistrements. Ils ont d'abord été diffusés à une distance de 4 ou 5 m, puis à des distances de centaines de mètres. Ce moyen me permettait de comprendre l'importance des sons au sein du groupe.

### C. Analyse des images

L'analyse de films et de photos a permis de mieux décrire certaines mimiques et attitudes et de faire certaines "mesures" comme celle de l'ouverture de la bouche lors des émissions vocales.

### D. Analyse des sons

#### Sonographe

Les émissions vocales enregistrées sont analysées au moyen d'un sonographe de la KAY ELECTRIC COMPANY, modèle 7029 A. Ce sonographe produit des enregistrements graphiques d'ondes dans une gamme de fréquences de 5 à 16.000 Hz.

#### Méthodes d'analyse

Les enregistrements sont analysés par échantillon de 2,45 secondes, dans la gamme de fréquence de 80 à 8.000 Hz.

Les émissions vocales du groupe sont traitées par deux types d'analyse :

- a. La variation de la fréquence acoustique en fonction du temps. La noirceur du trait renseigne sur l'amplitude mais d'une façon assez vague;

b. La variation de l'amplitude en fonction du temps.

Ces deux méthodes permettent d'avoir une idée assez précise de la structure de chaque cri.

D'autres réglages sont adoptés en tenant compte de ce qui a été précédemment utilisé par STRUHSAKER (1967) et GAUTIER (1969) dans leurs analyses d'enregistrement de vocalisations de primates :

- a. Le sélecteur de bande est mis en position "large" pour un meilleur pouvoir de résolution dans le temps;
- b. Utilisation de l'échelle de fréquence linéaire;
- c. Utilisation du commutateur de forme FL-1.

## C O M M U N I C A T I O N   S O C I A L E

### I. RELATIONS ET ROLES DES MEMBRES DU GROUPE

En 1968, GARTLAN (\*) estimait que les essais d'analyse de la dynamique sociale des groupes de primates, en ce qui concerne la dominance, étaient encore inadéquats, tandis qu'en 1966, ROWEL proposait d'essayer de mieux connaître les termes de rôles et statuts sociaux.

Dans un groupe particulier, chaque individu présente des patrons caractéristiques de réponse aux autres singes : plus âgés, dominants ou subordonnés, etc... L'ensemble des attitudes montrées aux compagnons donne naissance à un répertoire social individuel et celui-ci définit une position sociale du singe dans le groupe. Mais répertoire social et statut ne sont pas immuables. CROOK (1970) cite le cas d'un singe mâle qui, changeant d'état social en devenant périphérique, peut opter pour la sortie du groupe, devenir solitaire, puis par la suite s'intégrer dans un autre petit groupe et en devenir le mâle leader. Les mâles périphériques se séparant d'un grand groupe peuvent donc émerger comme membre dominant d'une nouvelle hiérarchie dans des groupes différents. Les singes ont donc un comportement flexible dont les interactions produisent un processus continu de tri, par lequel une place est attribuée à chacun dans la structure.

STRUHSAKER (1967) a abordé le problème de dominance sous l'angle des relations du supplantant et du supplanté en faisant remarquer qu'il existe trois types de supplantation :

- a. Supplantation pour et dans l'espace;
- b. Supplantation pour la nourriture;
- c. Supplantation pour le grooming.

En me basant sur certaines observations faites sur le groupe de Bujumbura, j'estime que cette méthode semble la plus simple pour parler de tous les statuts assez complexes qui font le tissu social. Elle est donc choisie pour la suite du travail d'observation et permet d'assigner un rôle aux différents membres du groupe.

Une description assez brève du groupe et de ses sous-groupes a été faite précédemment. Il s'agit maintenant d'envisager, avec cette

---

(\*) La bibliographie citée ici est celle du rapport original.

nouvelle méthode de travail :

- les relations des individus dans les sous-groupes;
- les relations des individus de sous-groupes différents.

En règle générale, la supplantation se déroule comme suit : à la vue du supplantant, le supplanté cesse ses activités et s'éloigne tandis que le premier s'approche.

Pour chaque groupe, un tableau reprend les trois situations dans lesquelles le singe dominant peut exprimer son autorité et renforcer les relations dominant-subordonné. Dans ces conditions, l'attitude des membres des sous-groupes, puis du groupe en général, renseigne sur l'importance de chacun au sein du groupe. L'initiale de la colonne horizontale désigne l'individu dominant et celle de la colonne verticale désigne l'individu subordonné dans la relation de supplantation. Les termes : rare, fréquent, et très fréquent, renseignent sur la fréquence des relations "dominant-subordonné" qui ont lieu entre les deux singes au cours d'une journée. S'il n'y a aucune relation entre deux singes, la case correspondante au tableau reste blanche. J'aurais pu utiliser une échelle quantitative pour exprimer mes observations, mais ai préféré utiliser l'échelle qualitative, car je trouve que le terme "fréquent", par exemple, s'applique mieux à des relations qu'un chiffre équivalent comme 5.

Ce terme de rôle assigné à chacun permet aussi de constater, en se référant aux observations d'août 1977 et d'avril 1978, les variations de fonctions des individus qui peuvent apparaître au sein d'un groupe et auxquelles fait déjà allusion CROOK (1970).

Le groupe ne comptant pas de mâle à statut dominant, les autres notions de mâles périphériques, femelle dominante, etc... n'ont plus tout à fait la même signification, ce qui fait que lorsqu'un terme de ce genre est utilisé dans les descriptions, il ne faut pas l'envisager dans le contexte classique mais plutôt dans celui du groupe étudié, à moins qu'il ne soit cité dans le but d'une comparaison avec un système hiérarchique "normal" pour un groupe de vervets.

Définissons rapidement les trois sortes de supplantation avant d'observer en détail l'attitude des singes dans chacune d'elles.

1. Supplantation pour et dans l'espace : L'unique mobile de cette supplantation est un rapport de force. Elle permet au singe dominant d'exprimer son autorité et au subordonné sa soumission puisque celui-ci quitte l'endroit où il se trouve pour laisser la place à l'arrivant qui est le dominant.
2. Supplantation pour la nourriture : Le singe dominant oblige le subordonné à lui abandonner la nourriture qu'il vient de trouver ou bien qu'il mange.
3. Supplantation pour le grooming : Le singe dominant s'approche d'un singe subordonné qui se fait épouiller, et prend sa place.

#### A. RELATIONS DES INDIVIDUS DANS LES SOUS-GROUPES

##### 1. Sous-groupe A

Les trois membres de la petite équipe A (deux soeurs, Marrante et Spirou, et leur "tante" présumée, Tanty) sont repris dans le tableau 1 et l'on peut établir plusieurs constatations après l'avoir consulté.

AOUT 1977-AVRIL MAI 1978

Sous-groupe A	T	S	M	D / S
Supplantation dans l'espace				T
				S
				M
Supplantation pour la nourriture		R		T
				S
	F	R		M
Supplantation pour le grooming		TF	R	T
				S
	TF	TF		M

AOUT 1977

AVRIL MAI 1978

Sous-groupe B	m	Ta	Ma	D / S	m	Ta	Ma
Supplantation dans l'espace				m			
				Ta			
				Ma			
Supplantation pour la nourriture				m			
	F			Ta	F		R
	F	R		Ma	F		
Supplantation pour le grooming				m			
	F			Ta	F		F
	F	F		Ma	F		

AOUT 1977

AVRIL MAI 1978

Sous-groupe C	Mi	Mo	D / S	Mi	Mo	Ki
Supplantation dans l'espace			Mi			
			Mo			
			Ki			
Supplantation pour la nourriture		R	Mi		R	
	R		Mo	R		
			Ki	R	R	
Supplantation pour le grooming		F	Mi		F	
	F		Mo	F		
			Ki			

Tableau 1 représentant les relations des singes au sein de leur sous-groupe.

Les supplantations d'espace n'existent pas au sein du sous-groupe. Le singe qui totalise le plus de relations pour la supplantation grooming-nourriture en y étant dominant est Spirou. Marranta a le rôle de subordonné dans le sous-groupe A.

## 2. Sous-groupe B (la guenon Mira et les mâles Tarzan et Matata)

Mira est toujours l'individu dominant du sous-groupe, qu'il s'agisse des observations de 1977 ou de 1978. Par contre, l'importance respective de Tarzan et Matata varie selon l'époque. De subordonné en août 1977, Matata prend la place de mâle dominant de la petite équipe en avril 1978. Tarzan suit le chemin inverse.

## 3. Sous-groupe C

Les deux jumelles Meli-Melo ont le même rôle au sein du groupe. Il y a un certain équilibre dans leurs relations du fait que, tantôt l'une, tantôt l'autre se retrouve dans une situation dominante ou subordonnée.

Du fait des différences bien nettes du statut des singes des sous-groupes A et B, les relations de supplantation sont très courantes tout au long de la journée.

Ces rapports de force constants renforcent et maintiennent le rôle de chacun dans le groupe jusqu'au jour où, lors d'un affrontement, l'un des partenaires ne répond plus de la manière attendue. Cette nouvelle attitude modifie les rôles que les deux adversaires avaient précédemment et les deux singes se retrouvent à un rang différent dans la hiérarchie du groupe. Ce phénomène peut s'observer dans le sous-groupe B.

Dans le sous-groupe C, par contre, l'égalité de statut limite les rapports de force, et les relations dominant-subordonné n'ont que très rarement l'occasion de s'exprimer entre ces deux singes.

Dans le règne animal, lorsque deux individus ont le même rôle, il arrive souvent qu'ils s'affrontent jusqu'à ce que l'un cède et reconnaisse la dominance de l'adversaire. Dans ce cas-ci, l'accord tacite des deux jumelles semble s'expliquer par le peu d'importance qu'elles ont dans le groupe. Elles ne font pas partie d'un vrai sous-groupe et passent leur journée à suivre tantôt l'équipe A, tantôt l'équipe B. Elles n'ont donc pas de hiérarchie stable de sous-groupe. Elles s'accommodent de relations espacées où l'une et l'autre ont tantôt le statut dominant, tantôt le statut subordonné.

## B. RELATIONS ENTRE LES INDIVIDUS DES DIFFERENTS SOUS-GROUPES

Comme le montre le tableau 2, les relations de supplantation sont tout à fait différentes s'il s'agit d'une question d'espace, de nourriture ou de grooming. Les cas sont envisagés en comparant l'attitude des singes des sous-groupes dans les différentes circonstances.

### 1. Supplantation d'espace

Cette supplantation est la moins courante au sein du groupe. Ce genre de relation n'existe pas dans les sous-groupes où règne une certaine entente et entr'aide face au danger. Il existe bien sûr une hié-

		A			B			C			D/S		
		T	M	S	m	Ma	Ta	Mi	Mo	Ki			
S U P P L A N T A T I O N	D' E S P A C E										T	A	
											M		
											S		
		F						F	F		m	B	
			R	R	F				R	R			Ma
			R	R	F				R	R			Ta
		R	R	R	R							Mi	C
			R	R	R							Mo	
												Ki	

		A			B			C			D/S		
		T	M	S	m	Ma	Ta	Mi	Mo	Ki			
S U P P L A N T A T I O N	N O U R R I T U R E			R							T	A	
			F		R						M		
											S		
		TF	F	TF				F	F		m	B	
		F	R	F	F		R	R	R		Ma		
		F	R	F	F	R		R	R		Ta		
		R	R	R	R				R			Mi	C
			R	R	R				R			Mo	
									R	R		Ki	



S U P P L A N T A T I O N	A			B			C			D S	G R O O M I N G	A	
	T	M	S	m	Ma	Ta	Mi	Mo	Ki				
		R	TF							T			B
	TF		TF	F						M			
										S			
	TF	F	TF				R	R		m			C
		F	F	F		F				Ma			
		F	F	F	F					Ta			
	F							F		Mi			C
	F						F			Mo			
									Ki				

Tableau 2. Fréquence des relations de différents types entre les singes de l'ensemble du groupe

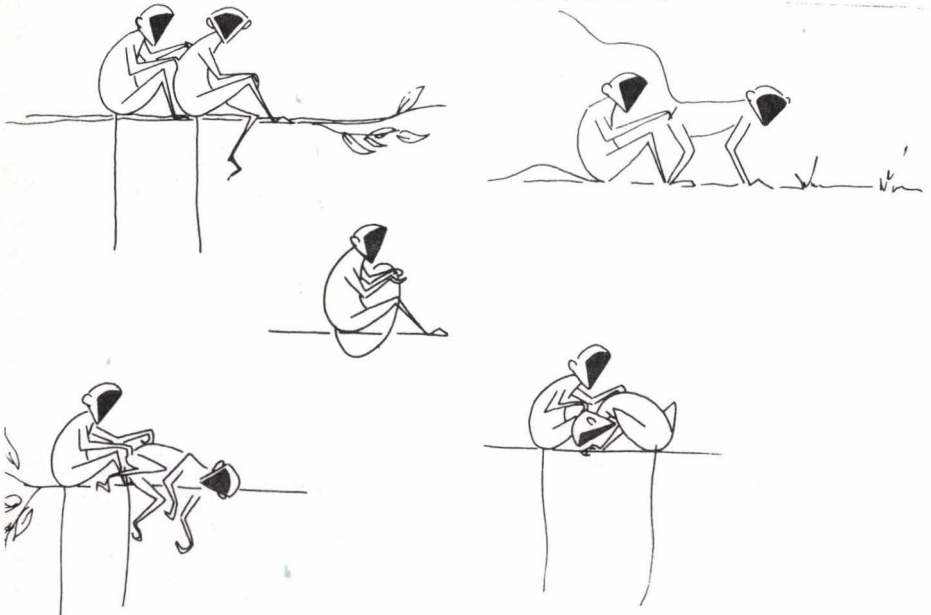


Fig. 1. Dessins représentant les différentes positions d'épouillage

rarchie au sein des sous-groupes, mais celle-ci ne s'exprime pas à ce niveau de supplantation d'espace. Elle se manifestera, par contre, pour les supplantations de nourriture et de grooming qui apportent, en plus d'une affirmation personnelle de son statut dans le groupe, un avantage matériel comme de la nourriture ou bien une participation au grooming.

Le sous-groupe B, formé des singes les moins intégrés dans le groupe, ne participe à aucune de ces relations de supplantation spatiale en tant que singe dominant. Le sous-groupe A, par contre, est celui qui établit le plus de relations à caractère dominant avec les membres des autres sous-groupes, et parmi les singes du sous-groupe A, Tanty est celle qui a plus d'autorité. Tout ceci, bien sûr, dans le cadre de la supplantation d'espace.

## 2. Supplantation pour la nourriture

La supplantation pour la nourriture provoque le plus grand nombre de relations dominant-subordonné, parmi les membres du groupe. Ces relations existent au sein des sous-groupes et peuvent même être suivies de poursuite, si le singe à statut subordonné ne prend pas une attitude soumise assez rapidement. Si la supplantation a lieu entre membres de sous-groupes différents, le singe dominant peut poursuivre, attaquer et mordre celui dont il attendait une soumission plus rapide ou plus totale. C'est lors de ces relations que l'on rencontre le maximum d'agressivité et que l'on peut le mieux juger de l'autorité de tel ou tel singe au sein de la troupe.

Si l'on se réfère au tableau, ce sont les singes du sous-groupe A qui sont dominants et, parmi eux, Spirou est le singe qui manifeste au maximum son statut dominant. On peut également observer des relations de ce genre dans le sous-groupe B, mais celles-ci varient avec les époques d'observation du fait du changement de statut qu'il y a eu entre Tarzan et Matata.

## 3. Supplantation pour le grooming

Ce dernier cas ne peut pas renseigner objectivement sur l'importance d'un singe au sein du groupe, car les relations de supplantation auxquelles il se livre dans ces circonstances sont influencées par des relations amicales ou familiales(x). La supplantation du grooming en ce qui concerne la tante, par exemple, ne doit pas rentrer seule en ligne de compte pour les rapports dominant-subordonné. Le tableau donne l'impression qu'elle supplante très peu de membres du groupe et n'exprime donc pas vraiment sa dominance. Mais, en réalité, elle ne se fait épouiller que par des individus bien particuliers, et c'est la vraie raison de son attitude peu dominante.

## II. SIGNAUX VISUELS ET AUDITIFS

Dans son article sur les communications vocales chez le vervet, STRUHSAKER (1967a) énumère 36 sons ainsi que l'âge et le sexe des individus émetteurs. Quand il a pu l'observer, il signale également la situation qui a causé l'émission vocale. STRUHSAKER travaillait sur un groupe complet, avec chef, mères et enfants, qui rencontrait régulièrement d'autres groupes.

(x) Voir les Cahiers Ethol. appl., 1982, 2(2) : 235 : recension de GOOSEN, C. : On grooming in old world monkeys, thèse de doctorat de l'Université de Leiden, 1980.

Le groupe de Bujumbura, par contre, est le seul de la région, et ne possède ni chef, ni mère avec enfant.

Dans les 36 cris énumérés par STRUHSAKER (op. cit.) :

- 11 sont causés par des relations mère-enfant;
- 9 ne concernent que les mâles adultes.

Ces 20 communications vocales ne peuvent être envisagées dans le groupe de Bujumbura. STRUHSAKER cite également l'éternuement, la toux et le vomissement dans le répertoire vocal des vervets, mais je n'en tiens pas compte dans l'inventaire des sons émis par le groupe de Bujumbura. Il ne reste finalement que 13 cris, compte tenu de leur sexe et de leur âge, que les membres du groupe de Bujumbura ont théoriquement l'occasion d'émettre. Mais, là encore, STRUHSAKER explique que le classement des cris et la dimension des répertoires peuvent varier dans une certaine proportion, selon les conditions d'observation des animaux, la durée de ces observations et surtout l'opinion des différents observateurs au sujet de ce qui constitue un son ou un cri distinct; c'est ainsi que, dans ses travaux de 1963, ANDREW ne mentionnait que 5 à 8 sons différents chez les vervets contre, rappelons-le, 36 dans le groupe de STRUHSAKER.

ROWEL et HINDE (1962), ALTMANN (1962) et ANDREW (1963), qui ont travaillé pour ainsi dire à la même époque sur les macaques (Macaca mulatta), arrivent également à de grandes différences dans leurs évaluations du nombre de sons du répertoire vocal, soit : 20-30 pour les premiers, 7-17 pour le second et 6-8 pour le dernier. Non seulement il y a une différence entre le nombre de sons inventoriés chez les vervets par différentes personnes mais, de plus, il est difficile de comparer les sons décrits par deux observateurs différents. En effet, après avoir essayé de trouver des relations entre son travail et celui d'ANDREW, STRUHSAKER concluait qu'une partie des différences doit être due aux variations géographiques ! Mais il ne peut rien affirmer du fait qu'ANDREW n'indique pas la provenance des animaux.

J'ai rencontré les mêmes difficultés : il n'est pour ainsi dire pas possible d'établir des comparaisons entre la classification des cris du groupe de Bujumbura et celle de STRUHSAKER en Uganda. Les structures physiques que donne le sonogramme de deux cris (Burundi - Uganda) qui semblent avoir plus ou moins la même signification sont tellement différentes que j'ai préféré établir à ma façon le répertoire vocal du groupe de vervets de Bujumbura.

Les cris enregistrés auprès du groupe de vervets de Bujumbura sont ceux de femelles adultes et adolescentes, ainsi que de mâles adolescents. J'ai complété mes observations par des enregistrements du répertoire sonore de deux vervets captifs: King-Kong : 8 ans - mâle, et Kilulu, 10 mois - mâle.

#### Répertoire des vocalisations du groupe de Bujumbura

- A. Cri d'attaque : 1. "mrr"; 2. "raagt"; 3. "iii".
- B. Cri d'alerte : 1. "crri"; 2. "crr".
- C. Cri de rencontre : 1. "waaa"; 2. "wa"; 3. "rrra".

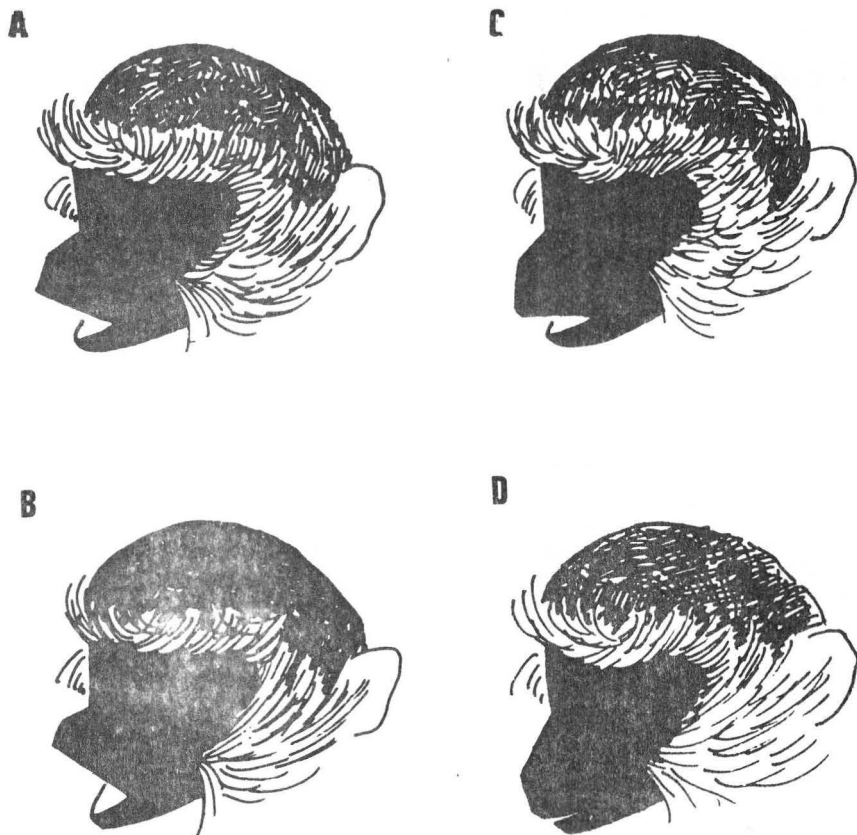
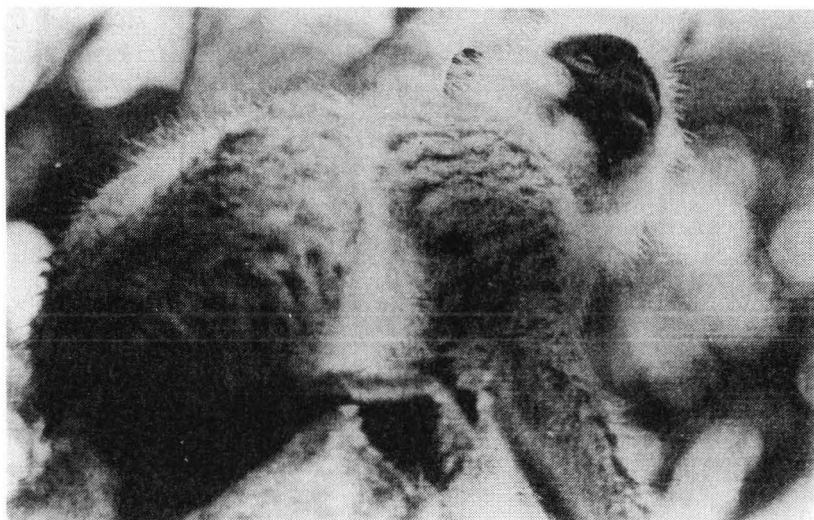


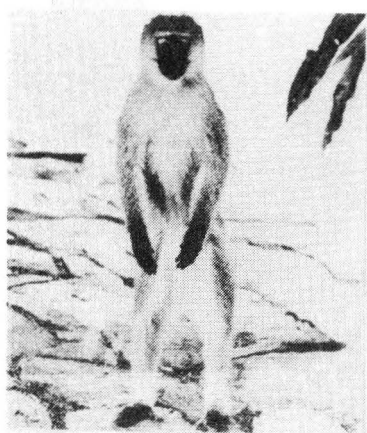
Fig. 2.

Schémas reprenant la position de la bouche lors de l'émission de quelques cris du vervet.

- A. Cri d'attaque; l'ouverture est de + 15 mm.
- B. Cri d'alerte; l'ouverture est de  $\pm 30$  mm pour la femelle et de + 50 mm pour un mâle adulte.
- C. Cri de rencontre; l'ouverture de la bouche est de + 8 mm.
- D. Cri de contentement. Qu'il s'agisse du claquement des lèvres ou du chuintement, la bouche reste pratiquement close et ne s'ouvre que de quelques millimètres.
- E. Expression qui accompagne l'émission du cri d'alerte B.



E



A



B

Fig. 3 a et b

Position debout que le vervet adopte entre autres lors de l'émission du cri d'attaque. Cette attitude fait partie des signaux visuels qui accompagnent le signal auditif.

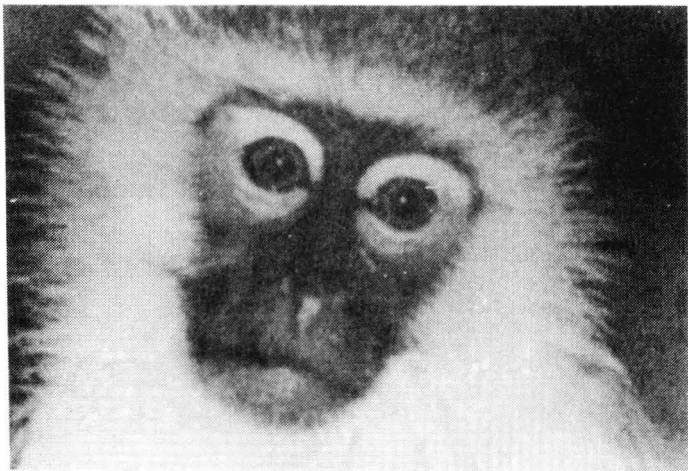


Fig. 4. Mimique d'intimidation qui accompagne le cri d'attaque. Les sourcils sont relevés et dégagent nettement la zone claire qui entoure les yeux.

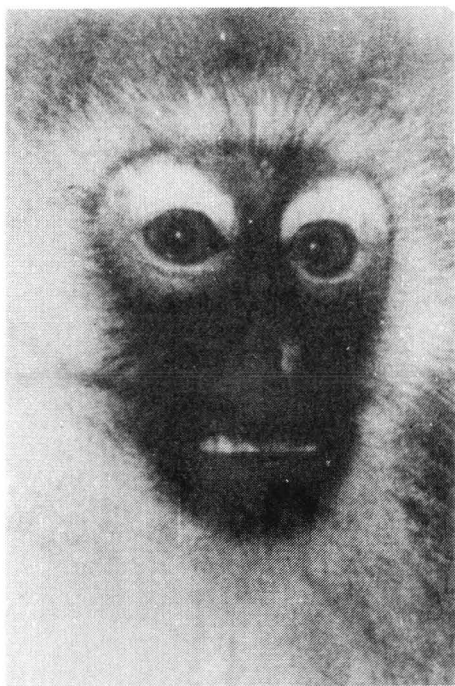


Fig. 5. Expression qui accompagne l'émission du cri d'attaque "raagt".

D. Cri de solitude et de peur : 1. "roulade"; 2. "rrr".

E. Cri de contentement : 1. claquement des lèvres; 2. chuintement.

Ces émissions sonores qui sont parfois caractéristiques d'un âge ou d'un sexe, s'accompagnent bien sûr d'attitudes et de mimiques.

## A. CRI D'ATTAQUE

### 1. Emission vocale

Plusieurs cris interviennent dans les relations attaquant-attaqué. L'attaquant émet deux cris : l'un se rapproche du son "mrr", l'autre du son "raagt" ... et c'est ainsi qu'ils seront désignés dans la suite de la description. L'attaqué émet le cri "iii" qui peut avoir deux significations suivant le contexte : attaque ou demande d'aide.

### 2. Mimiques et attitudes

Les émissions vocales "mrr" et "raagt" sont accompagnées de grimaces menaçantes au cours desquelles l'individu hoche la tête plusieurs fois de suite du haut vers le bas. Le singe fronce en même temps le front vers le haut en soulevant les sourcils. Ce mouvement permet de voir la peau rose des paupières qui, en faisant un demi-cercle au-dessus des yeux, font ressortir le regard fixe du singe. D'autres membres du groupe ou du sous-groupe peuvent émettre les mêmes sons accompagnés des mêmes attitudes pour renforcer le message transmis par le singe émetteur attaquant. En faisant ces grimaces, le singe peut adopter trois attitudes :

- a) Si le singe est sur une branche assez grosse qu'il ne peut secouer, les grimaces ne s'accompagnent que de hochements de tête;
- b) Si le singe est au contraire sur un bout de branche flexible, il l'agite avec force et le bruit des feuilles secouées avec vigueur renforce l'attitude agressive que donne le front relevé et les hochements de tête. Quand le singe est assis sur la branche, ce ne sont que les bras, les épaules et la tête qui participent à la flexion causée par le hochement de tête. Mais, quand le singe agite les branches, il est le plus souvent sur quatre pattes. C'est alors le dos entier qui s'incline et se relève. La tête suit le mouvement tandis que les pattes antérieures, agrippées aux branches, les agitent. Les pattes postérieures ne bougent pour ainsi dire pas et servent surtout à permettre à l'animal de se tenir sur la branche et de garder son équilibre malgré les mouvements violents qu'il effectue;
- c) Le singe peut se trouver sur le sol. Les pattes antérieures ne lui servent alors plus à secouer les branches et il peut se lever sur les pattes postérieures puis se baisser brusquement. Ce mouvement de station semi-debout est très rapide et peut rappeler la position que les singes adoptent lorsqu'ils sont inquiets, aux aguets ou simplement anxieux. Ils se lèvent alors quelques instants pour mieux pouvoir observer les environs.

L'attaqué peut alors réagir de deux façons différentes :

- Quitter l'attitude jugée provoquante par l'attaquant, et fuir. Dans ce cas, il n'y a pas de réponse sonore à l'agressivité du singe attaquant;

- Ne pas s'éloigner assez rapidement à l'approche du singe dominant ou bien continuer à outrepasser les droits que lui donne son statut au sein du groupe. Il subit alors une véritable attaque de la part de l'attaquant et émet le son strident "iii" particulier à l'attaqué.

L'émission de ce cri s'accompagne également d'attitudes différentes selon les conditions dans lesquelles se trouvent l'attaquant et l'attaqué.

- 1) L'attaqué crie, fait face, et menace si sa position sociale est presque identique à celle de l'attaquant ou bien si les membres de son sous-groupe sont proches et peuvent l'épauler dans le combat à venir;
- 2) L'attaqué fuit en criant pour appeler à l'aide ses compagnons de sous-groupe.

Un même cri peut donc avoir plusieurs significations :

- attaque et défense dans le cas 1;
- demande d'aide dans le cas 2.

Il faut donc que ce cri soit accompagné de certaines mimiques ou attitudes pour avoir sa pleine signification.

La poursuite par l'attaquant peut s'arrêter brusquement ou bien se terminer par un combat au cours duquel ce dernier mord l'attaqué. Les parties du corps qui sont mordues sont la plupart du temps la queue ou les pattes arrières, du fait que ce sont les parties les plus exposées de l'animal poursuivi. Quand un autre singe participe également à l'attaque et que l'attaqué est entouré, c'est le visage de l'animal qui devient alors la cible choisie.

La punition infligée dépend de la condition, dans le groupe, de l'attaquant, de l'attaqué et de l'importance de la faute commise.

### 3. Situations qui donnent naissance à ce cri

#### a. Au sein du groupe

Les cris "mrr" et "raagt" sont employés lorsqu'il y a des différends à régler entre les membres du groupe. Dans la plupart des cas, la menace se limite à l'émission vocale de l'attaquant et l'attaqué est rarement mordu. Le cri de l'attaqué comporte un appel à l'aide ou une menace selon la condition dans laquelle se trouve le singe.

#### b. Face à un singe étranger au groupe

Le singe étranger dont il est question est seul et ne peut attendre aucun secours. Les cris "mrr" et "raagt" sont suivis d'une véritable attaque, non seulement de la part du singe émetteur, mais aussi de tout le groupe. L'attaqué pousse alors le "iii" strident pour se défendre et menacer.

#### c. Face à un chien inconnu

Les cris d'attaque "mrr" et "raagt" sont poussés par plusieurs singes et accompagnés de mimiques et d'attitudes correspondantes. Si le chien fait face et qu'aucun membre du groupe n'est en danger ... les singes continuent à menacer, mais d'un endroit qui leur offre la sécu-



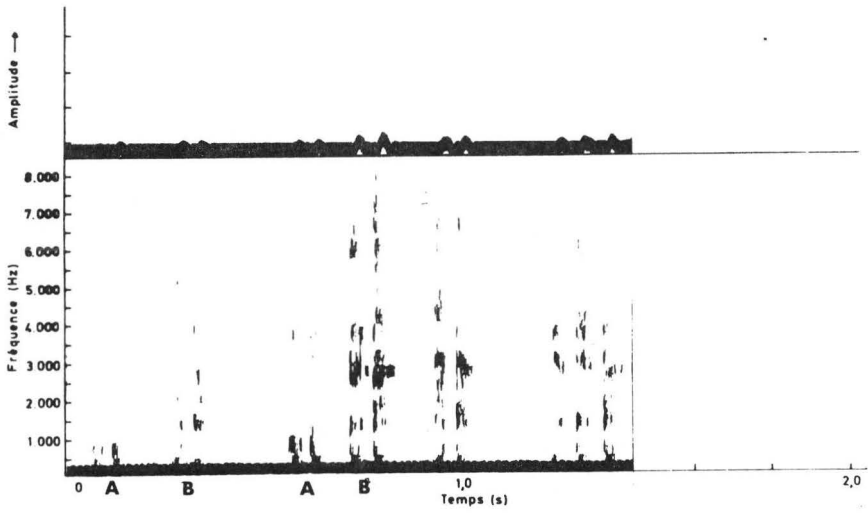
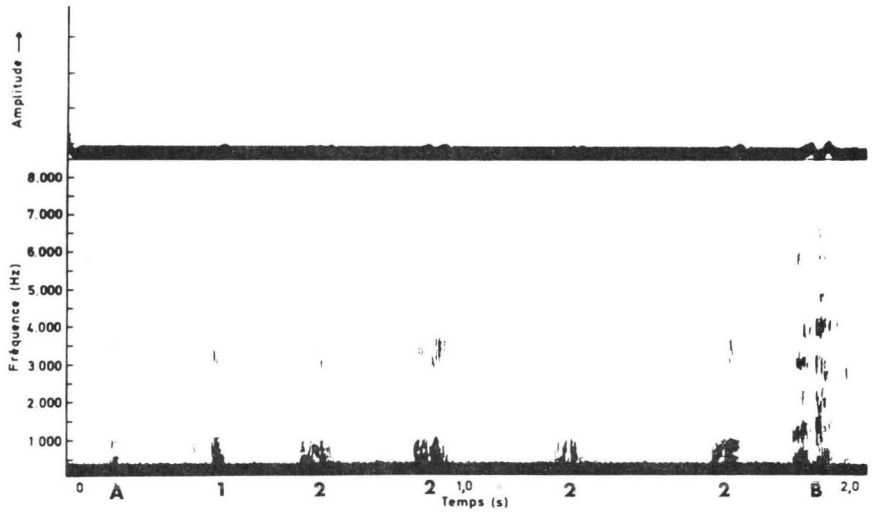


Fig. 6.  
 Cris d'attaque "mrr" (a) et "raagt" (b) de femelles. Analyse dans la  
 gamme de fréquence de 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps avec  
 atténuateur -10 dB.



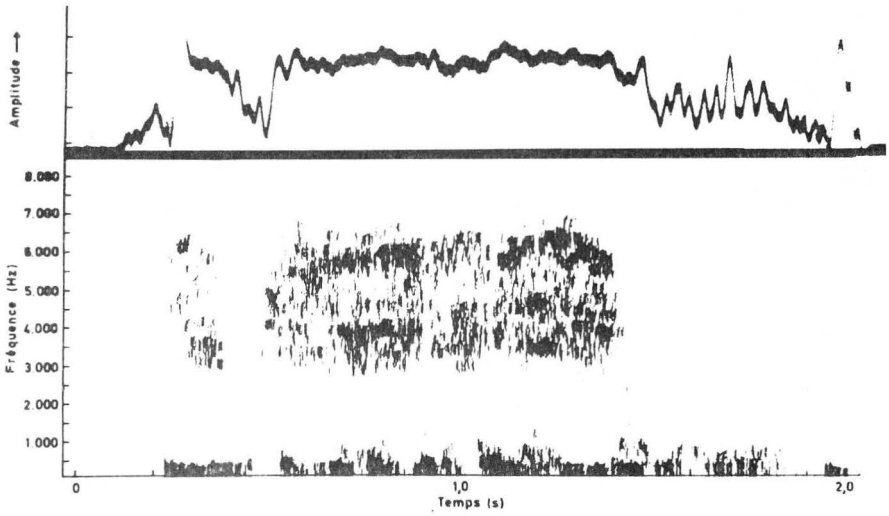


Fig. 7.

Cri d'attaque "iii" d'une femelle. Analyse dans la gamme de fréquence de 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps avec atténuateur -10 dB.

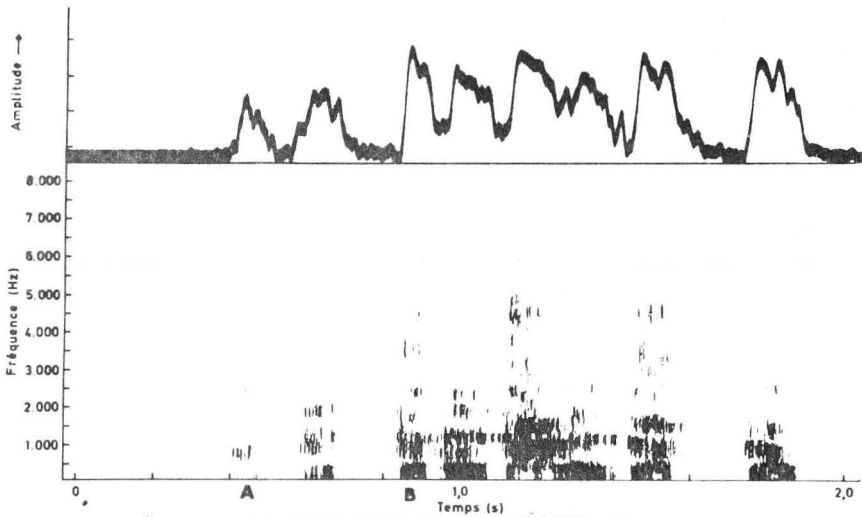


Fig. 8.

Cris d'attaque "mrr" (A) et "raagt" du mâle captif. Analyse dans la gamme des fréquences de 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps avec atténuateur -10 dB.

rité. Si l'adversaire fait face et qu'un membre du groupe est en danger, les singes attaquent et mordent, à condition que le chien ne soit pas d'une force supérieure qui leur enlève toute chance de réussir leur contre-attaque. Dans ces conditions, ils préfèrent fuir, abandonner le singe en danger et continuer à menacer depuis un endroit plus sûr. Si l'adversaire prend la fuite, ils le poursuivent et essaient de le mordre. Plusieurs attitudes peuvent donc être observées suivant le comportement du chien intrus et la position dans laquelle se trouve le groupe.

#### d. Face à un homme

Si l'humain n'a pas une attitude agressive, il ne se passe rien, mais, par contre, s'il menace, il sera attaqué. Dans ce cas encore, la forme d'attaque dépendra de la force de l'homme et de la situation du groupe.

### 4. Analyse des enregistrements

Les cris "mrr" (A) et "raagt" (B) peuvent se succéder dans un laps de temps très court (0,25 s.). Le cri A commence toujours l'émission vocale d'attaque, mais peut parfois se trouver inséré entre deux cris B dans la suite de l'émission sonore (fig. 6).

Les cris A et B se manifestent en séquences.

1. Le cri "mrr" est situé entre 0 et 5.500 Hz, mais les maxima d'énergie (les fréquences dominantes) se trouvent entre 500-1.500 Hz et 3.000-4.000 Hz. Les "mrr" se succèdent et forment une série de cris rythmiques unitaires (1) et binaires (2). La durée des périodes interunitaires est peu variable.
2. Le cri "raagt" se situe de 0 à 8.000 Hz et est formé d'unités binaires ou tertiaires. La durée des périodes interunitaires est également peu variable (0,08 s.).

Le cri "iii" (C) est de longue durée : + 1 s. (fig. 7). L'énergie y est distribuée en deux niveaux : tout d'abord entre 0-1.000 Hz et ensuite entre 2.500-7.500 Hz. Cette émission atonale bruyante est caractérisée par sa forte intensité.

Les trois cris A, B et C cités ci-dessus sont ceux de femelles adultes.

Les cris A et B semblent également faire partie du répertoire vocal du mâle adulte King-Kong, mais l'aspect donné par le sonogramme est un peu différent de ce que l'on obtenait pour les cris de femelles (fig. 8).

L'énergie est surtout concentrée entre 0-2.000 Hz. Par contre, l'on assiste à une certaine organisation de la structure du cri au niveau 0-500 Hz; il y a une véritable modulation des basses fréquences.

### B. CRI D'ALERTE

#### 1. Emission vocale

L'individu émetteur du cri d'alerte "crrr crrr" se trouve sur une branche élevée. Une fois le premier cri d'alerte lancé, les singes

qui sont au sol montent vite dans les arbres les plus proches. Puis, d'autres singes, installés maintenant dans les arbres, se mettent à pousser le cri d'alerte.

Tous les membres du groupe sont aptes à pousser ce cri. Mais, en général, ce ne sont que les trois vieilles guenons : Tanty, Meli et Melo qui l'émettent :

- soit jusqu'à ce que le danger soit passé (aigle volant dans le ciel, chien de passage ...);
- soit jusqu'à ce que toute la troupe soit à l'abri lorsque le danger persiste.

Les autres singes du groupe crient une ou deux fois, puis prennent la fuite de branche en branche et d'arbre en arbre, pour s'éloigner du danger le plus rapidement possible. Une fois en sécurité, les singes du groupe poussent encore quelques cris, puis le calme revient.

## 2. Mimiques et attitudes

Le singe émetteur est assis sur une branche et ne bouge pour ainsi dire pas. Lors de l'émission du cri, sa bouche est ouverte selon un angle de + 30° et montre presque toute la dentition. Cela donne une expression très menaçante à la physionomie du singe émetteur. Cette grimace agressive joue peut-être le rôle d'intimidation lorsque le singe se trouve non loin du sujet qui cause ce cri d'alerte. Par contre, lorsque le singe est sur une branche éloignée et que ses grimaces ne peuvent être observées par le sujet perturbateur, on ne peut plus parler de mimiques d'intimidation. La position grande ouverte de la bouche permet à l'animal de pousser un cri très puissant. Ce cri, audible à grande distance, explique le rôle de cette position particulière de la bouche. Ce rôle semble d'ailleurs être le plus important, même quand le singe émetteur est près du sujet qui fait l'objet de l'alerte.

## 3. Conditions qui donnent naissance à ce cri

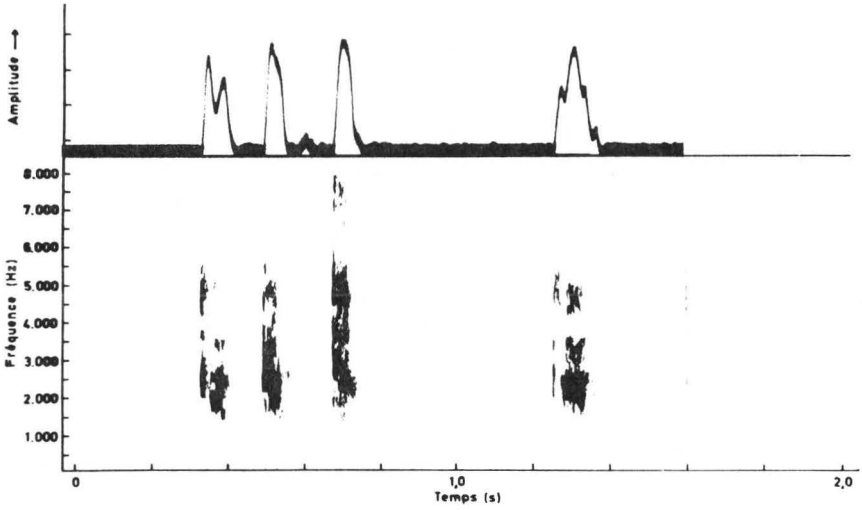
Le cri d'alerte est émis lorsqu'un élément, craint par le groupe, fait son apparition. Cela peut être un rapace dans le ciel, un chien étranger, un homme et son fusil ou un appareil quelconque dans les mains, des peaux d'animaux sauvages séchant au soleil ... La peur provoquée par ces différents facteurs et l'émission du cri d'alerte ne semblent pas résulter d'un apprentissage au sein du groupe. J'ai pu observer les mêmes réactions chez un petit singe enlevé à sa mère, peu après la naissance, et élevé parmi les hommes.

## 4. Analyse des enregistrements

Les enregistrements analysés sont ceux de Tanty, Meli et Melo. Elles sont âgées de + 10 ans et semblent être les principaux singes émetteurs en cas d'alerte.

L'émission vocale du signal d'alerte est formée par une succession de cris de courte durée, parmi lesquels l'on peut distinguer deux structures un peu différentes (fig. 9).

1. Le cri "crri" s'étale entre 2.000 et 6.000 Hz, avec un maximum d'énergie au niveau 2.500-3.500 Hz;
2. Le cri "crr" s'étale entre 2.500 et 4.000 Hz. Il semble être un début de cri "crri", limité aux basses fréquences et tronqué dans les hautes fréquences.

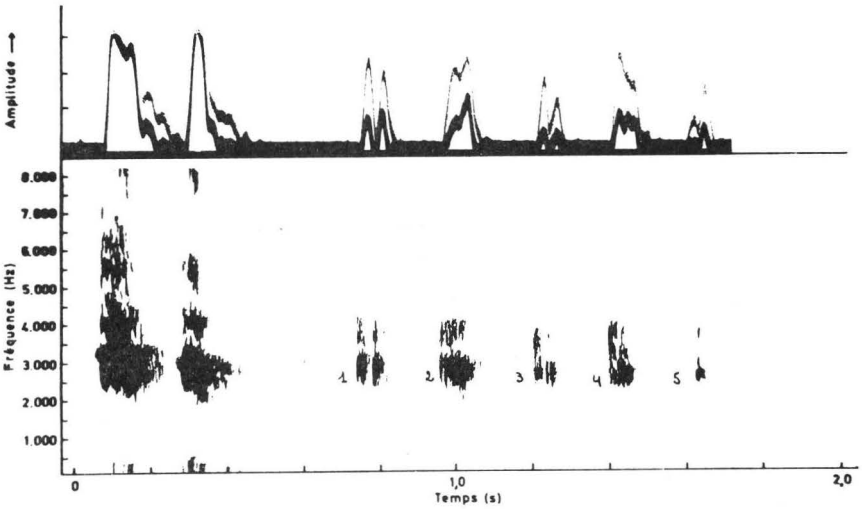


**A**

Fig. 9.

Cris d'alerte d'une femelle. Analyse dans la gamme de fréquence 80 à 8.000 Hz. 9a : Analyse amplitude-temps normale;

9b : Analyse amplitude-temps avec atténuateur -10 dB.



**B**

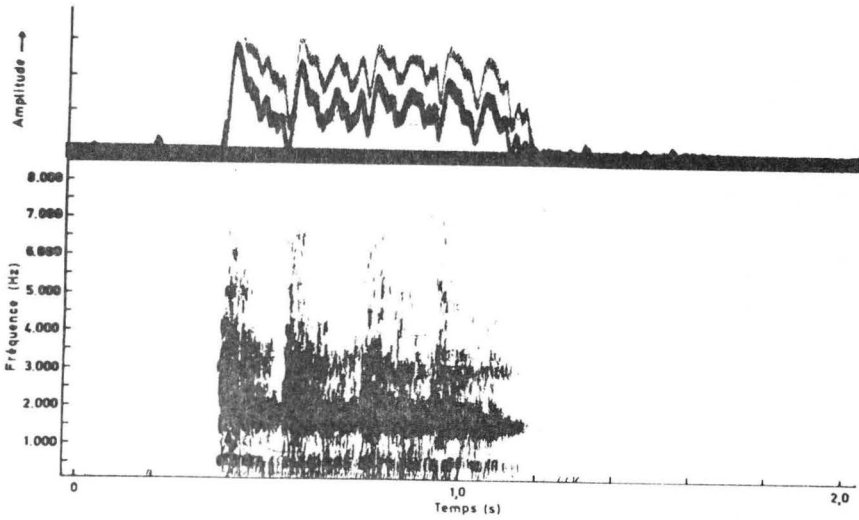


Fig. 10.

Cri d'alerte du mâle adulte captif.

Analyse dans la gamme de fréquence de 80 à 8.000 Hz.

Analyse amplitude/temps : tracé gris : pas d'atténuateur

tracé noir : atténuateur - 10 dB

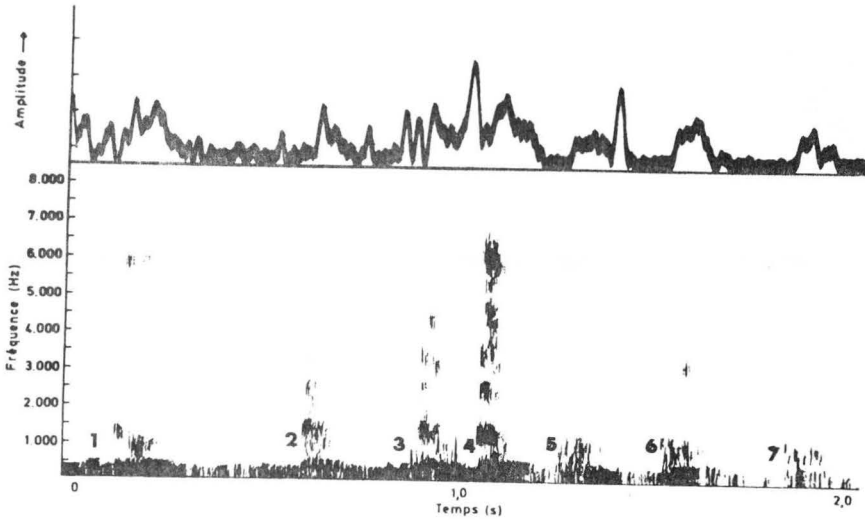


Fig. 11.

Cri de rencontre "rrra" du mâle adulte captif.

Analyse dans la gamme de fréquence 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps avec atténuateur - 10 dB.

Les périodes inter-cris semblent constantes chez un individu particulier, mais varient un peu d'un singe à l'autre (0,15-2,23 s.). Les cris formant les séquences se succèdent d'une façon rythmique et leur nombre est variable (3-8). L'observation des spectres de modulation d'amplitude montre que les cris 1, 3 et 5 possèdent une énergie plus faible que les cris 2 et 4. Il semble donc y avoir une accentuation tonique sur les deux derniers cris.

L'enregistrement de l'émission du cri d'alerte chez un mâle âgé de huit ans et vivant en captivité montre que les "crri" formant la séquence semblent fusionner. Le maximum d'énergie du cri est concentré au niveau 1.500-2.500 Hz (fig. 10).

## C. CRI DE RENCONTRE

"waaa"

### 1. Emission vocale

Ce cri est émis lors de la rencontre de deux ou plusieurs singes. Le singe qui s'approche et veut établir un contact émet ce son et s'installe près des autres. Son cri reçoit une réponse ou n'en reçoit pas, mais cela ne semble pas avoir une grande importance pour la suite des relations. L'émission vocale est trop faible pour être enregistrée distinctement de la distance à laquelle je pouvais m'approcher sans gêner les singes dans leurs activités.

### 2. Mimiques et attitudes

Ce cri n'entraîne ni mimique, ni attitude particulière, si ce n'est la relation du "grooming". L'émission vocale a réduit la distance interindividuelle des singes et permet le rapprochement et l'épouillage des membres du groupe. Le nouveau groupe formé reste immobile ou bien s'épouille. Cet épouillage se fait sans distinction. L'arrivant peut aussi bien épouiller que se faire épouiller. Le cri "waaa" semble exprimer une certaine subordination et inhibe l'agression possible de l'autre singe. Il s'observe surtout lors de la reformation des sous-groupes durant les moments d'accalmie que connaît leur programme journalier.

"wa"

### 1. Emission vocale

Le cri "wa" ressemble énormément au cri "waaa" mais il est émis plus faiblement, ce qui rend impossible tout enregistrement. Les singes émettent à la tombée de la nuit ce cri qui permet aux membres des sous-groupes de se rapprocher les uns des autres. Cette émission vocale n'est plus une invite au "grooming" comme dans le cas du "waaa", mais diminue les distances interindividuelles et permet aux singes de dormir non loin l'un de l'autre.

"rrra"

### 1. Emission vocale

Ce cri semble avoir le même rôle que le "waa". De plus, il permet à un singe qui désire que d'autres se rapprochent de lui de les appeler et d'établir avec eux des relations de grooming ou de jeux.

## 2. Analyse des enregistrements

Les enregistrements faits au sein du groupe ne sont pas assez distincts pour donner un sonogramme valable. Ce sont donc les enregistrements du mâle captif de plus ou moins huit ans qui sont ici analysés et renseignent sur la structure du cri "rrra". Nous avons pour la première fois, dans le cas des enregistrements des émissions vocales de King-Kong, des cris bien distincts les uns des autres (fig. 11). Il semble y avoir une différence de structure entre les cris, mais celle-ci n'est pas audible à **pour moi**. Les fréquences dominantes sont un peu différentes entre les sept cris repris sur le sonogramme, mais je pense que cela est simplement dû à un début d'accentuation du cri 1 et une nette accentuation des cris 3 et 4. Le maximum d'énergie des cris non accentués se trouve entre 0 et 1.500 Hz. Pour les cris accentués, l'on assiste à une répartition de l'énergie de 0 jusque 6.500 Hz. L'ensemble de l'émission sonore est donc une succession rythmique de cris.

### D. CRI DE SOLITUDE ET DE PEUR

#### Roulade

##### 1. Emission vocale

Je n'ai entendu ce cri qu'émis par les mâles. Il consiste en une longue roulade. On l'entend la nuit, lorsque les singes sont groupés par affinité et que certains se retrouvent tout seuls dans un arbre. Le mâle, Tarzan, dort seul la nuit, du fait de la nouvelle formation du couple Mira-Matata, et il arrive qu'il émette ce cri. Lorsqu'une jeune guenon avait été tuée, il y a 10 ans, son compagnon de l'époque avait crié de cette façon toute la nuit.

##### 2. Analyse d'enregistrement

L'enregistrement analysé est celui d'un mâle adolescent (Matata). La longue roulade est formée d'une succession rythmique de nombreuses unités (6-10) et se traduit par une modulation d'amplitude au même rythme. La structure essentielle du cri est localisée dans une bande de fréquence de 500-2.500 Hz (fig. 12). La vocalisation est de faible intensité mais la durée de l'unité est assez longue (1,5-2 ).

#### "rrr" successifs

##### 1. Emission vocale

Les enfants semblent être les seuls à émettre ce cri. Il est émis lorsque le jeune singe a très peur et qu'il essaie de se défendre.

##### 2. Analyse d'enregistrement

Les unités qui forment l'ensemble de l'émission sonore sont de durée décroissante (fig. 13). L'énergie des unités diminue également au cours du temps. Le cri a une structure mixte : alors que l'on observe des harmoniques bien visibles dans les basses fréquences, les hautes fréquences ont l'aspect d'un son bruyant. Le cri s'étale de 0-8.000 Hz avec un renforcement d'énergie aux niveaux 0-1.500 Hz et 4.500-5.500 Hz.



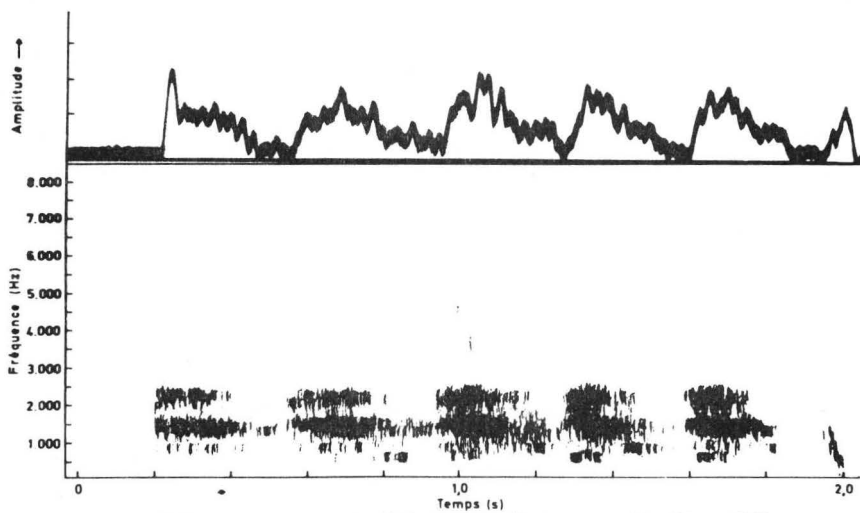


Fig. 12

Cri de solitude et de peur (roulage) poussé par un mâle adolescent (Matata).

Analyse dans la gamme de fréquence de 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps avec atténuateur - 10 dB.

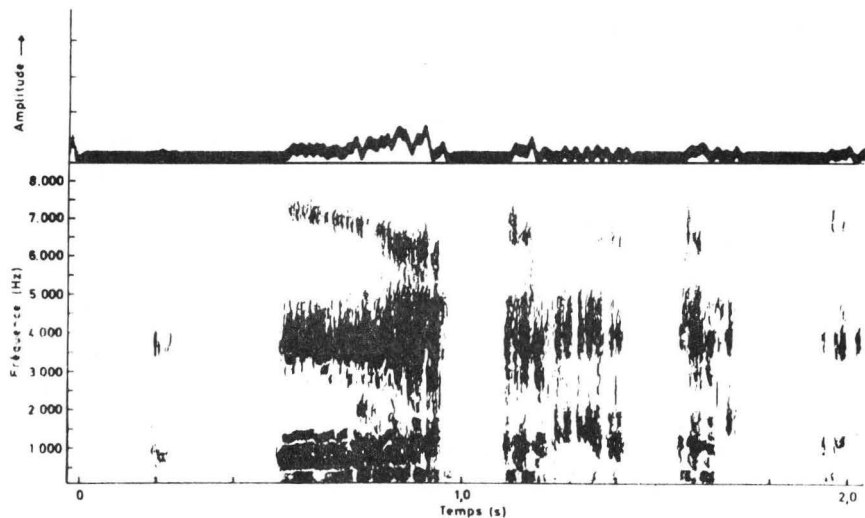


Fig. 13.

Cri de solitude et de peur "rr" poussé par le jeune singe captif Kilulu.

Analyse dans la gamme de fréquence 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps sans atténuateur.

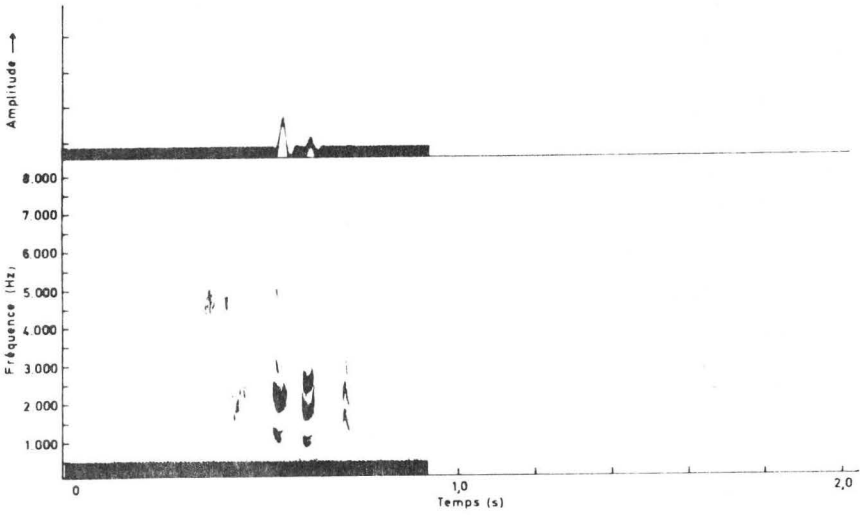


Fig. 14.

Cri de contentement (chuintement) émis par le jeune singe captif Kilulu. Analyse dans la gamme de fréquence 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps sans atténuateur.

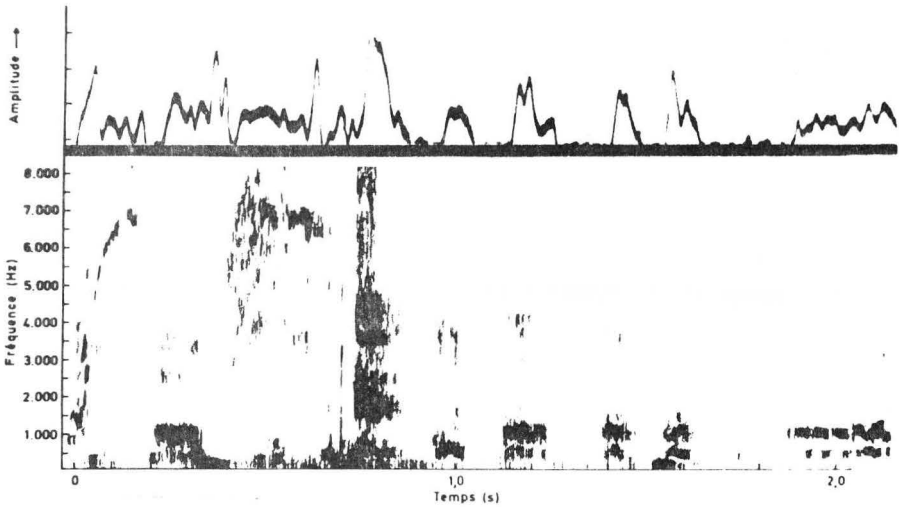


Fig. 15.

Cris du jeune singe captif Kilulu où l'on assiste à un mélange de cris d'attaque ("iii" et "raagt") et de cri de solitude et de peur ("rr"). Analyse dans la gamme de fréquence 80 à 8.000 Hz. Analyse amplitude/temps sans atténuateur.

## E. CRI DE CONTENTEMENT

### Claquement de lèvres

Les claquements de lèvres sont produits par un singe qui exprime son contentement d'en retrouver un autre. Je n'ai pu observer ce phénomène chez les femelles. Les mâles qui manifestent leur contentement de cette manière sont : Matata, Kilulu (+ 10 mois), King-Kong (+ 8 ans). Kilulu et King-Kong ne font pas partie du groupe.

### Chuintement

#### 1. Emission vocale

Le jeune Kilulu, qui ne fait pas partie du groupe et qui est encore très petit (+ 10 mois), émet un cri chuintant lorsqu'il est heureux de retrouver la personne qui l'a élevé. Le cri est vraiment très faible et l'enregistrement n'a été possible que parce que je pouvais approcher le micro à + 10 cm. de la bouche de l'émetteur. Ce cri est probablement celui dont parle STRUHSAKER (1967a) quand il signale l'émission vocale du jeune qui retrouve sa mère. Mais STRUHSAKER ne donne malheureusement pas de sonogramme qui permettrait de faire une comparaison.

#### 2. Analyse d'enregistrement

C'est le seul cri tout à fait pur du répertoire vocal des vervets de Bujumbura. Ce cri se trouve à un niveau de fréquence moyen; il s'étale entre 1.000 et 3.000 Hz avec un maximum d'énergie entre 1.600 et 2.600 Hz. Le cri est formé de plusieurs harmoniques dont au moins deux sont bien visibles. Ces cris purs sont précédés et suivis de chuchotements représentés par des sons bruyants sur le sonogramme (fig. 14).

## III. DISCUSSION

### A. RELATIONS ET ROLES DES MEMBRES DU GROUPE

Les différents tableaux qui récapitulent les attitudes des singes du groupe à l'occasion des trois types de supplantation nous permettent d'avoir une idée plus nette du statut des huit singes dans le groupe.

Les relations semblent bien nettes lors des supplantations dans l'espace et pour la nourriture, et déterminent clairement la dominance de certains, mais elles deviennent un peu plus difficiles à comprendre quand il s'agit de supplantations pour le grooming. Les relations de force ne semblent plus être les seules à régir les attitudes des singes.

SEIFARTH (1977) explique que les relations de grooming entre les femelles de différentes espèces se résument par deux faits :

- 1) Les animaux des rangs les plus élevés reçoivent plus de grooming que les autres;
- 2) La plupart des grooming se font entre femelles de rangs équivalents.

En regardant le tableau 2, on constate que les relations de grooming sont beaucoup plus importantes pour les femelles que pour les mâles ... La mauvaise intégration des mâles dans le groupe pourrait

expliquer cette différence ... mais d'après les travaux de TOKUNAGA (1977), il faudrait y trouver une autre explication. Il constate que les femelles des primates de l'ancien monde ont plus de relations de grooming que les mâles. Il conclut donc que les femelles seraient plus sociables que les mâles puisque le grooming est accepté comme une mesure de sociabilité. Mais il semble que le problème soit un peu différent pour le groupe de Bujumbura. Les deux mâles du groupe se livrent à des grooming (en ayant le statut dominant) uniquement entre eux ... ce qui limite naturellement les relations de grooming. Il faudrait maintenant fournir une explication à cette ségrégation sexuelle, mais je n'en ai malheureusement pas la possibilité. Ce phénomène m'est inexplicable, surtout par le fait que Tarzan, puis Matata par la suite, forment un couple avec Mira et qu'il serait donc normal dans ce cas-là que ces relations de grooming existent.

Les relations de dominance dans les sociétés de primates sont généralement déduites d'analyses d'interactions combatives (BERNSTEIN, 1976). Pourtant, les interactions combatives y sont réduites. En effet, le système de hiérarchie parfois très élaboré empêche des batailles inutiles ...; j'ai donc préféré déduire le statut des membres du groupe au moyen des relations de supplantation. Celles-ci ne sont pas réellement des interactions combatives mais permettent néanmoins aux deux partenaires de confirmer leur statut dans le groupe par l'attitude qu'ils adoptent.

## B. SIGNAUX VISUELS ET AUDITIFS

Les analyses de sonogrammes nous montrent qu'il existe des différences de structure entre les cris des singes du groupe. La discussion pour tenter d'expliquer ces différences va porter à deux niveaux :

- 1) Variations de formes des cris selon le niveau d'excitation, l'âge, le sexe, les variations géographiques et les différences individuelles.
- 2) Valeur fonctionnelle de la structure acoustique des cris du répertoire.

### 1. Variations de formes

#### a. Rôle du niveau d'excitation de l'émetteur

GAUTIER (1977) signale qu'une augmentation d'excitation entraîne une augmentation d'intensité du cri.

La différence entre les cris d'alerte des femelles âgées de 10 ans (Tanty, Meli, Melo) s'explique par cette augmentation d'intensité, mais également par un changement de fréquences dominantes. L'augmentation d'excitation semble répartir l'énergie dominante dans les hautes fréquences.

Dans les deux cas d'enregistrements analysés, l'objet perturbateur était un chien, mais il se trouvait à une distance différente, et n'était ni de la même teinte, ni de la même race, ni de la même taille.

#### b. Rôle de l'âge de l'émetteur

Certains cris, comme le chuintement et le cri "rr", n'appartiennent qu'au répertoire du jeune singe. Ces cris ont des structures

remarquablement pures en comparaison avec les autres émissions sonores du vervet. GAUTIER (1977), dans son article au sujet du répertoire sonore de *Cercopithecus cephus*, affirme que la structure la plus pure se trouve chez les jeunes animaux et qu'un même type de cri s'encombre de bruits au fur et à mesure du vieillissement de l'émetteur. Les jeunes vervets ont dans leur répertoire des cris plus purs que ceux des adultes, mais je n'ai pas observé l'encombrement de bruits dû au vieillissement. Les deux cris de jeune singe (cinq mois) dont je possède les enregistrements ("iii", "raagt") semblent être d'une émission aussi brouillée à cinq mois que lorsqu'il est émis à l'âge adulte. Et ensuite ... les deux cris à structure pure (chuintement, "rr") ne se retrouvent pas à première vue dans le répertoire vocal de l'adulte.

Le sonogramme que l'on obtient des cris de Kilulu (alors âgé de 5 mois) lorsqu'il a très peur, montre qu'à cet âge-là, les différents cris de son répertoire se mélangent un peu. En deux secondes, on peut observer les cris : "iii", "rr" et "raagt". Ces cris se succèdent les uns les autres, sans former les séquences que l'on observe soit dans les émissions de Kilulu lorsqu'il émet uniquement le cri "rr", soit dans celles des adultes lorsqu'ils émettent le cri "raagt" (fig. 15).

#### c. Rôle du sexe de l'émetteur

Le cri roulé (cri de solitude) n'est observé que chez les enfants ou les adolescents mâles. Les enregistrements du cri d'attaque et d'alerte du mâle adulte King-Kong sont différents de ceux produits dans les mêmes conditions par les femelles du groupe. Ils sont plus graves et surtout formés de composantes de basses fréquences. Les cris qui se succèdent de manière bien distincte chez les femelles ont presque fusionné chez le mâle adulte. GAUTIER (1977) observe une modification du répertoire à la puberté du mâle. Cette mue vocale se traduit par la manifestation de cris plus ou moins originaux.

#### d. Rôle de l'environnement

Cette différence de structure dans les cris des femelles du groupe et du mâle adulte captif peut avoir une autre cause que celle de la différence de sexe. Huit années de captivité sans contact avec d'autres vervets ont peut-être modifié le répertoire vocal de King-Kong. Pour confirmer cette supposition, il me faudrait des enregistrements d'un mâle adulte vivant en liberté dans la région de Bujumbura ... ce dont je ne dispose pas.

#### e. Variations individuelles et géographiques

Deux singes de même âge et de même sexe, mais dans les mêmes conditions, n'auront pas exactement la même structure de cri. Les différences géographiques dont parle STRUHSACKER (1967a) ont également leur importance. J'ai eu l'occasion d'entendre une émission de cri d'alerte de vervets vivant dans la région de Mombassa (Kenya). Je n'avais pas de matériel d'enregistrement à ma portée, mais j'ai nettement distingué à l'oreille que ces cris étaient différents de ceux du groupe de Bujumbura. Si l'on admet ce phénomène, il devient d'un grand intérêt pour l'étude du répertoire vocal du groupe de Bujumbura. En effet, trois singes s'y sont annexés à l'âge de deux mois (Tarzan) et un an (Matata-Mira). Ils venaient tous les trois d'endroits différents et ont formé un sous-groupe. Ont-ils gardé leur répertoire ? Ont-ils copié celui de l'individu dominant du sous-groupe ? Ou encore ... ont-ils appris

celui du groupe auquel ils se joignaient ? Bien des questions restent ainsi en suspens lorsque l'on sait que les manifestations vocales du jeune singe atteignent un plein développement lors de sa prise d'indépendance (sevrage) puis diminuent nettement vers deux ou trois ans, une atténuation plus lente persistant jusqu'à l'âge adulte (GAUTIER, 1977). Les petites différences entre le répertoire de Mira, Tarzan, Matata et les autres singes peuvent aussi bien être dues à des variations d'âge, de sexe, d'excitation qu'à des variations individuelles ou géographiques.

## 2. Valeur fonctionnelle de la structure acoustique

### a. Approche théorique

Si l'on regarde sur un sonogramme la structure d'un mot clairement prononcé puis chuchoté par la voix humaine ... on constate que le spectre des raies délivré par les cordes vocales dans le cas d'une prononciation claire n'a d'autre utilité que de permettre à la parole de porter loin (LEIPP, 1976). Les conclusions sont-elles les mêmes pour les émissions vocales des vervets ? En observant les différents sonogrammes des cris de singes, l'on constate que le spectre de raies est très rare. On ne l'observe, et encore qu'en partie, dans le cri de solitude de l'enfant (fig. 14). Les autres cris se rapprocheraient plutôt de l'aspect sonographique un peu embrouillé (en nuage) du chuchotement humain. Et cela sans distinction, qu'il s'agisse d'un cri qui doit porter à longue ou à courte distance. Ces observations nous amènent à nous poser deux questions :

- Pourquoi existe-t-il cette différence de spectre de raie entre les émissions vocales des hommes et des singes ? Les sons humains forment des mots et donnent ainsi un ensemble parfois assez long. Cette longueur nécessite sans doute une organisation, une modulation pour être audible. Le cri du singe par contre est très court et une structure organisée n'est peut-être pas nécessaire pour assurer une bonne audition.
- Pourquoi l'intensité est-elle importante pour un mot clairement prononcé et moindre pour un mot chuchoté dans le cas de l'homme, alors que pour le singe, un cri possédant l'aspect d'un mot chuchoté peut avoir une grande intensité ? (exemple : le cri d'alerte).

A ces différences de structure et de fonction des émissions vocales, s'ajoute évidemment une différence morphologique du système émetteur ... L'appareil phonateur du singe est différent de celui de l'homme, ce qui empêche le vervet de prononcer des mots comme le fait l'homme (LIEBERMANN, 1968).

### b. Approche éthologique

Puisqu'avec les méthodes utilisées il est difficile de comprendre l'intérêt des différentes structures des cris du vervet ... j'ai essayé, par la méthode de repasse des enregistrements, de voir le problème sous un autre angle et de comprendre la valeur relative de l'émission sonore et de l'émission visuelle dans l'ensemble du message transmis.

Lorsqu'on fait entendre aux singes du groupe les cris enregistrés durant les différentes observations, il est intéressant de consta-

ter que l'on peut classer les émissions vocales en deux groupes suivant les réactions qu'elles provoquent :

- 1) Le cri d'alerte, qui a une importance vitale pour le groupe puisqu'il lui signale un danger, contient à lui seul toutes les informations et se fait comprendre de tous, quel que soit l'endroit où ils se trouvent. Ce cri n'a qu'une seule signification et provoque toujours la même réaction même si c'est l'enregistrement que l'on fait entendre aux membres du groupe;
- 2) Les autres cris peuvent avoir plusieurs significations et doivent donc être accompagnés d'un complément d'information donné par des gestes ou des attitudes particulières pour être un message complet. Si l'on repasse l'enregistrement de ces cris, les membres du groupe ne réagissent absolument pas et continuent à vaquer à leurs occupations dans l'indifférence la plus complète.

Ce système de repasse permet donc de distinguer deux sortes d'émissions vocales (1 et 2) quant à leur effet sur le groupe. Mais, par contre, cette différence ne se retrouve pas de façon aussi évidente dans les structures que l'on peut obtenir par analyse sonographique. Le cri d'alerte et le cri "raagt" appartiennent, l'un à la classe 1, l'autre à la classe 2, mais leur structure s'étale entre 0 et 8.000 Hz et ils peuvent former des séquences rythmiques. Il y a bien plus de différence, par contre, entre les cris "iii" et "mrr" qui appartiennent à la même classe. Les structures différentes des deux classes ne correspondent pas non plus à une structure à spectre de raies, et à chuchotement.

L'on ne peut donc se baser sur une seule méthode d'observation et d'analyse pour étudier et comprendre les cris du répertoire vocal des vervets.

#### B I B L I O G R A P H I E

ALTMANN, S.A., 1962

A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, Macaca mulatta.  
Ann. N-Y Acad. Sci., 102 : 338-435.

ALTMANN, S.A., 1967

The structure of primate social communication.

In : Social communication among primates.

S.A. Altmann, Ed. Chicago, The University of Chicago Press, pp. 325-369.

ANDREW, R.J., 1963

The origin and evaluation of the calls and facial expressions of the primates.

Behaviour, 20 : 1-109.

BERNSTEIN, J.S., 1976

Dominance, aggression and reproduction in primate societies.

Biol., 60(2) : 459-472.

CROOK, J.H., 1970

The socio-ecology of primates.

In : Social behaviour in birds and mammals.

Ed. by J.H. Crook, Bristol. University England, pp. 103-166.

- GARTLAN, J.S. et C.K. BRAIN, 1968  
 Ecology and social variability in Cercopithecus aethiops and C. mitis.  
Primates : Study in adaptation and Variability (Ed. by P.C. Jay),  
 pp. 253-292.  
 Holt, Reinhart and Winston, New York.
- GAUTIER, J.P., 1969  
 Emissions sonores d'espacement et de ralliement par deux cercopi-  
 thèques arboricoles.  
Biol. Gabon., 5 : 117-145.
- GAUTIER, J.P., 1977  
 Répertoire sonore de Cercopithecus cephus.  
Z. Tierpsychol., 46(2) : 113-169.
- LEIPP, E., 1976  
Acoustique et Musique.  
 Masson, pp. 1-344.
- LIEBERMANN, P., 1968  
 Primates vocalization and human linguistic ability.  
Journal of the acoustic Society of America, 44 : 1574-1584.
- ROWEL, T.E. et R.A. HINDE, 1962  
 Vocal Communication by the rhesus monkeys (Macaca mulatta).  
Proc. Zool. Soc. Lond., 138 : 279-294.
- ROWEL, T.E., 1966  
 Forest living baboons in Uganda.  
J. Zool. Lond., 149 : 344-364.
- SCYFARTH, R.M., 1977  
 A model of social grooming among adult female monkeys.  
J. Theor. Biol., 65 (4) : 671-698.
- STRUHSAKER, T.T., 1967a  
 Auditory communication among vervet monkeys (C.a.).  
 In : Social communication among Primates. S.A. ALTMANN ed.  
 Chicago : Univ. of Chicago Press, pp. 238-324.
- STRUHSAKER, T.T., 1967b  
 Social structure among vervet monkeys.  
Behaviour, 29 : 83-121.
- STRUHSAKER, T.T., 1970  
 Phylogenetic implications of some vocalizations of Cercopithecus  
 monkeys. in : Old world monkeys : evolution among primates.  
 S.A. ALTMANN Ed., Chicago : Univ. of Chicago Press, pp. 238-324.
- TOKUNAGA, D.H., 1977  
 Factors affecting sex differences in non human primate grooming.  
J. Behav. Sci., 2(4) : 259-269.