

ARTICLE ORIGINAL

**Contribution à l'éthologie des babouins
(*Papio anubis*) du Parc de l'Akagera (Rwanda)**

II. L'organisation de la troupe en déplacement

par
Anne LEJEUNE
Docteur en Psychologie

ABSTRACT :

Contribution to the Ethology of baboons (*Papio anubis*) in the Akagera National Park (Rwanda). II. Organization of the moving troop.

Seventy eight censuses of the so-called "lhema" troop of baboons at the Akagera National Park (Rwanda) taking place in the morning during the period 1981-83 when the animals leave their roosting place and cross a road allow to determine not only the age and sex classes but also the position of individuals of each category in the moving troop.

Adult males tend to walk at the beginning or at the end of the group; subadults seldom are at the end; juveniles move more often in the middle than at the beginning or at the end of the troop. On the other hand, females and infants are rather dispersed; females bearing a baby tend to stay more frequently at the end of the group. Most of all identified specimen occupied with time variable positions, except for two adult males who were frequently in the head group. Juveniles tend to stay together. They are frequently followed by a peer. Adults, especially females, tend to move with individuals belonging to the different categories. Adult females are frequently followed by their baby or infant of less than two years old. Females in heat are often preceded or followed by an adult male. These spatial and temporal associations reflect interindividual bonds : mother-infant, between peers and companions, or of a sexual nature.

The structure of the moving troop is neither rigid nor stereotyped. It varies rather in relation with proximate factors such as interindividual interactions.

Contribution des laboratoires d'Ethologie et Psychologie animale (Prof. RUWET) et Psychologie expérimentale (Prof. RICHELLE) de l'Université de Liège.

Adresse actuelle de l'auteur : B.P. 1303 Kigali Rwanda.

RESUME :

Des recensements de la troupe de babouins dite "Ihema", lorsque les animaux quittent le dortoir installé dans les grands arbres et traversent la piste parallèle au rivage pour gagner leurs lieux de nourrissage, permettent de déterminer la position dans le groupe en déplacement des représentants de chacune des catégories d'âge et de sexe.

Les mâles adultes ont tendance à se trouver au début et à la fin de la troupe en déplacement; les subadultes sont rarement en fin de troupe; les juvéniles se trouvent plus souvent au milieu qu'au début ou à la fin de la troupe. Par contre, les femelles et les enfants se trouvent dispersés partout dans la troupe en déplacement; les femelles portant un bébé sont un peu plus souvent en fin de groupe. La plupart des sujets identifiables occupaient des positions variables; deux mâles adultes toutefois occupaient fréquemment les mêmes positions en tête du groupe. Les juvéniles ont tendance à se grouper entre eux, tandis que les adultes, les femelles surtout, ont tendance à voyager en compagnie d'individus appartenant aux différentes catégories. Les femelles adultes sont souvent suivies de leur bébé ou de leur enfant; les juvéniles sont suivis par des individus de leur classe d'âge; les femelles en chaleur sont précédées ou suivies par un mâle adulte. Ces associations spatiales reflètent les liens interindividuels mère-enfant, entre pairs et compagnons, de type sexuel enfin.

L'organisation de la troupe en déplacement n'est pas rigide et stéréotypée. Elle est variable et dépend plutôt des causes immédiates tels les liens interindividuels.



Femelle en oestrus suivie par un mâle adulte.

1. METHODE

La technique de recensement exposée dans un autre article (LEJEUNE, 1986 a) permet de connaître, outre le nombre d'individus de chaque catégorie, la position de chacun au cours des déplacements (**figure 1.**).

Septante-huit déplacements de la troupe quittant le dortoir L3 ont été codés de la façon suivante :

EXEMPLE (cf **figure 1.**)

Date : Le 1/2/1982.

Heure : 7h10 (début de la traversée de la piste)

7h20 (fin de la traversée de la piste)

Endroit : Piste 4 (traversée de la piste à 400 m du dortoir)

CATEGORIE	Numéro d'ordre														
1. ADM	1	2	3	6	24	31	43	48	55	57	61	63	64	69	
2. SAM	19	32	38												
3. ADF	7	9	22	28	34	41	42	45	50	51	67				
4. Fch	5	46	53	54	56	65									
5. Fpl	17	25													
6. Fbb	26	36	39	59											
7. JUVE	4	10	11	12	13	14	15	16	18	20	21	23	30	33	35
	44	47	49	58	62										
8. ENFT	52	66	68												
9. BEBE	8	27	29	37	40	60									

Ce type d'enregistrement a été effectué par ROWELL (1969), HARDING (1979), RHINE (1975) et ALTMANN (1979). RHINE et ALTMANN, dans leurs observations des déplacements de la troupe d'Alto, pouvaient en général reconnaître chaque individu de cette troupe bien connue de l'Amboseli et mettre en relation leur rang hiérarchique et leur ordre de passage. Nos observations ne nous permettent pas d'établir de telles relations puisque tous les individus ne sont pas identifiés et leur rang hiérarchique est inconnu.

Nous pourrions néanmoins examiner la position des individus des différentes classes d'âge et de sexe, pendant les déplacements de la troupe.

1/2/82 Piste 4.5

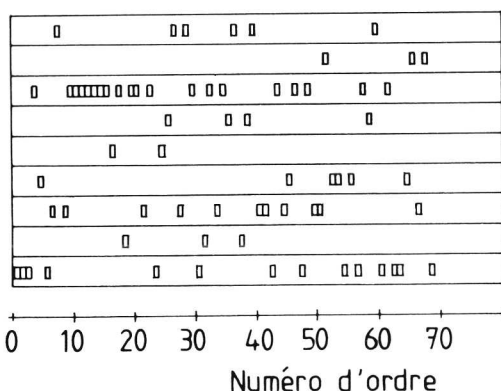


Figure 1. : La troupe Ihema en déplacement.

2. RESULTATS

2.1. La position des différentes catégories d'individus.

A partir des 42 comptages de la troupe complète quittant le dortoir, nous avons calculé le nombre moyen d'individus présents au début, au milieu et à la fin de la troupe.

Chaque comptage est divisé en trois parties suivant le nombre total d'individus observés. Lorsque ce nombre n'est pas un multiple de 3, si le reste de la division par 3 est 1, nous ajoutons un individu à la partie centrale, ou aux deux autres parties, si le reste vaut 2.

Par exemple, si la troupe observée comprend 68 individus, le premier et le troisième tiers comptent 23 individus et le deuxième tiers, 22. Si la troupe comprend 67 individus, le "début" et la "fin" comprennent 22 individus, le milieu, 23 (figure 2.1.).

Les nombres moyens d'individus comptés dans les trois parties de la troupe sont présentés dans le **tableau 2.1.**

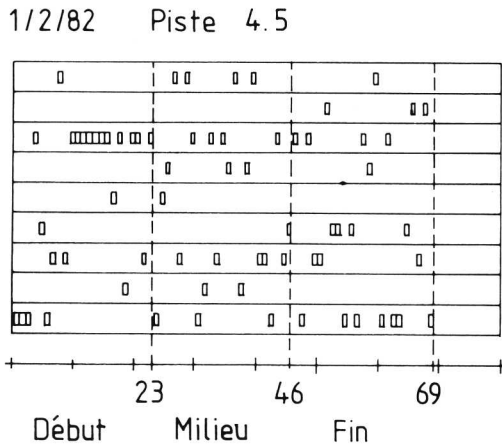


Figure 2.1. : Division de la troupe en trois parties.

Comme nous le constatons sur la **figure 2.2.**,

- les mâles adultes (ADM) ont tendance à se trouver au début et à la fin de la troupe en déplacement (t significatif à 0,01);
- Les subadultes (SAM) sont rarement en fin de troupe (t significatif à 0,01);
- les juvéniles (JUVE) se trouvent plus souvent au milieu qu'au début ou à la fin de la troupe (t significatif à 0,01 entre "début" et "milieu" et significatif à 0,05 entre "milieu" et "fin").

Tableau 2.1. : Nombre d'individus de 6 catégories, recensés au début, au milieu et à la fin de la troupe en déplacement (m = nombre moyen; s = écart-type).

Le test de comparaison des moyennes est significatif au seuil 0,01 (S), 0,05 (s) ou non significatif (NS).

CATEGORIE	DEBUT	MILIEU	FIN
MALES ADULTES			
m	5,62	2,88	4,07
s	2,2	1,8	2,3
t Student			
prob.			
MALES SUBADULTES			
m	1,09	0,71	0,31
s	1	0,85	0,51
t Student			
prob.			
FEMELLES ADULTES			
m	4,5	1,5	4,17
s	2	1,9	1,8
t Student			
prob.			
FEM-BEBE			
m	1,93	2,17	2,52
s	1,2	1,2	1,5
t Student			
prob.			
JUVENILES			
m	5,26	7,74	6,5
s	2,8	2,1	2,9
t Student			
prob.			
ENFANTS			
m	1,28	1,59	1,5
s	1,5	1,2	1,2
t Student			
prob.			

Par contre aucune différence significative n'est observée pour les autres catégories de babouins :

- les femelles (ADF + Fch + Fpl) se trouvent dispersées partout dans la troupe en déplacement;
- les enfants (ENFT) également;
- les femelles portant un bébé (Fbb) sont un peu plus souvent à la fin de la troupe (la différence entre "début" et "fin" est significative au seuil 0,05).

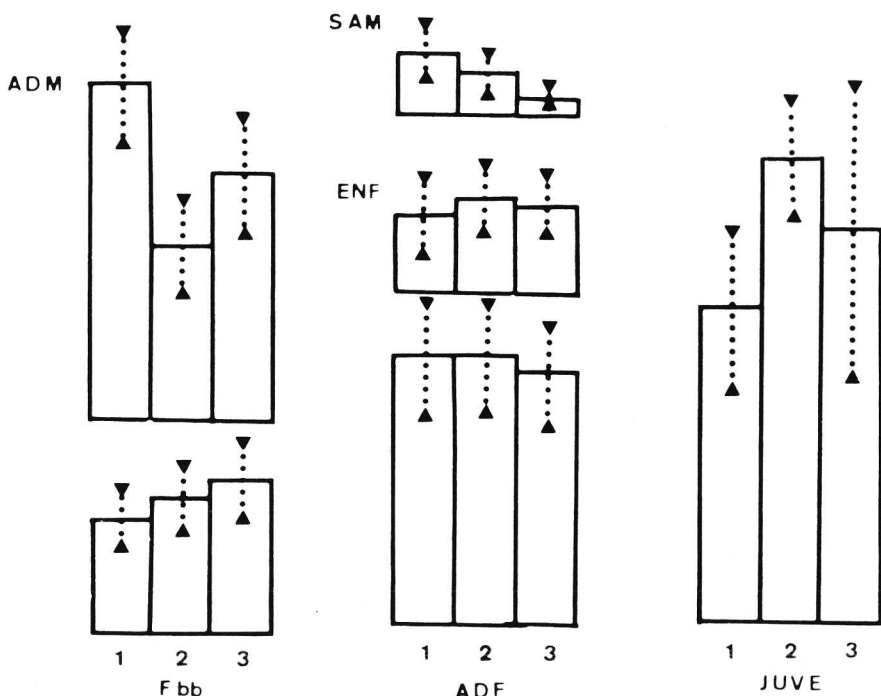


Figure 2.2. : La répartition des individus de chaque catégorie dans les 3 parties de la troupe (1 = Début, 2 = Milieu, 3 = Fin).

2.2. La variabilité des positions individuelles.

Lors des recensements, la position des individus identifiés a été notée systématiquement.

Onze sujets ont été reconnus plusieurs fois lors des traversées de la piste :

- 6 mâles adultes : CAR, V.H., ANN, BOS, LEV, F.G.
- 1 mâle subadulte : SAM
- 2 femelles adultes : FQD, FQC
- 1 juvénile mâle : JBQ
- 1 enfant mâle : EMD.

Chacun des recensements comprenant ces individus connus est divisé en six parties. Les fréquences d'observation d'un sujet identifié dans les six parties sont présentées dans le **tableau 2.2.**

Tableau 2.2. : Fréquence d'observation des sujets identifiés dans les six parties de la troupe (N = nombre d'observations). Le chi carré est significatif au seuil 0,1 pour ANN et BOS ou non significatif (NS) pour les autres sujets.

Parties :	(DEBUT)		(MILIEU)		(FIN)		N	X ²	PROB.
	1	2	3	4	5	6			
Sujets									
CAR	4	3	2	2	1	4	16	2,7	NS
V.H.	3	0	1	2	3	1	10	4,3	NS
ANN	5	0	1	1	1	1	9	10,34	0,1
BOS	4	2	0	1	0	0	7	11	0,1
LEV	3	1	0	0	1	1	6	6	NS
F.G.	0	1	0	2	0	1	4	4,8	NS
SAM	3	1	0	0	0	1	5	8,23	NS
FQD	0	2	1	3	0	0	6	8	NS
FQC	8	13	8	10	7	3	49	6,87	NS
JBQ	6	13	4	4	8	6	41	8,12	NS
EMD	0	0	1	3	2	2	8	5,48	NS

Les positions occupées par chaque sujet identifié sont assez variables. Seuls, deux mâles adultes (ANN et BOS) occupent fréquemment les mêmes positions en tête de la troupe. Mais tous les autres sujets sont observés dans n'importe quelle partie et ne semblent pas avoir de position habituelle dans la troupe en déplacement.

2.3. Les groupements dans trois classes d'âge et de sexe.

Les individus de certaines catégories ont tendance à se regrouper lors des traversées.

Nous avons calculé la fréquence de groupes de 2 à 7 individus d'une même catégorie, observés lors des traversées de la piste, au départ du dortoir :

Tableau 2.3. : Pourcentages d'individus d'une même catégorie groupés lors des déplacements.

GROUPES DE :	2	3	4	5	6	7	1	TOTAL
JUVEN. (%)	26	25	7	11	2	8	21	100
MALES (%)	30	14	4	3	0	2	47	100
FEM. AD. (%)	25	7	1	2	0	0	64	100

Les juvéniles traversent souvent la piste par groupes de 2, 3, 5 ou 7 individus.

Les femelles et les mâles adultes sont moins souvent groupés que les juvéniles :

64 % des femelles adultes (ADF + Fch + Fpl) se déplacent en compagnie d'individus de catégories différentes, 25 % se déplacent par deux et 7 % seulement, par trois.

47 % des mâles adultes se déplacent seuls ou avec d'autres catégories d'individus, 30 % traversent par deux et 14 %, par trois.

Remarquons cependant que les associations de 2 ou 3 mâles peuvent être un artefact de la méthode de comptage. En effet, seul l'ordre de passage a été enregistré en négligeant la distance entre les individus qui se succèdent. Cette distance est souvent plus grande entre les mâles adultes qu'entre les autres catégories d'individus. On ne peut donc pas réellement parler d'association ou de groupe de 2 ou 3 mâles, lorsque ceux-ci se suivent à grande distance (plus de 10 mètres).

Les juvéniles et les enfants jouent souvent ensemble avant de quitter le site-dortoir. Les compagnons de jeux restent plus ou moins groupés et continuent fréquemment leurs jeux (poursuites, bonds...), pendant la traversée de la piste.

Par contre, les adultes de sexes opposés constituent souvent des couples d'épouillage mutuel, dès le réveil et quand un des partenaires se met en route, le second a tendance à le suivre. Les associations entre un mâle adulte et une femelle en chaleur sont particulièrement stables, au cours des déplacements.

2.4. Les associations inter-catégories.

Nous avons constaté, dans le paragraphe précédent, que les juvéniles sont souvent groupés entre eux alors que les adultes sont plus souvent en compagnie d'individus d'une autre catégorie. Nous allons voir à présent quelles sont ces associations entre catégories différentes.

A partir de 40 comptages de la troupe complète, au départ du dortoir, nous avons effectué la matrice des transitions de 2 individus (**tableau 2.4.1.**).

Comparées aux fréquences attendues (**tableau 2.4.2.**), certaines transitions observées sont nettement plus fréquentes que si les individus se succédaient au hasard. Le Chi carré est très significatif au seuil 0,001 :

$\chi^2 = 2654,25$ à 64 degrés de liberté

(en considérant toutes les catégories)

= 308 à 56 degrés de liberté

(après suppression de la catégorie Bébé qui suit presque toujours la catégorie Fbb, femelle lactante).

Les transitions les plus significatives sont les suivantes :

PRECEDE	SUIT	$\frac{(O-A)^2}{A}$
1) Fbb	BB	1870,4
2) Fem.	ENF.	94,4
3) JUVE	JUVE	54,5
4) Fch	Mâle	42,3
5) Mâle	Mâle	32,4
6) Mâle	Fch	18,1

On observe donc souvent les femelles adultes (Fbb et Fem.) suivies de leurs bébés ou de leurs enfants (jusque 2 ans environ); les juvéniles sont suivis par des individus de leur classe d'âge (comme nous l'avions déjà remarqué en 2.3.) et les femelles en chaleur (Fch) sont suivies ou précédées par un mâle adulte (**photos 1 et 2**).

Ces associations reflètent les liens interindividuels que nous discuterons dans un autre article, consacré aux interactions sociales :

- les liens mère-enfant,
- les liens entre pairs ou compagnons,
- les liens sexuels.

Tableau 2.4.1. : La matrice des transitions (fréquences observées) indique le nombre de fois qu'un individu d'une des 9 catégories est suivi d'un autre.

	ADM	SAM	ADF	Fch	Fpl	Fbb	JUV	ENF	BB.	TOTAL
ADM	144	14	85	35	11	57	117	13	2	478
SAM	22	3	18	2	2	13	27	2	0	89
ADF	65	17	60	9	5	38	126	69	7	396
Fch	44	6	2	2	2	5	17	12	1	91
Fpl	9	1	3	1	0	5	15	5	0	39
Fbb	1	1	1	0	0	0	1	1	246	251
JUV	106	29	145	23	13	76	351	25	2	770
ENF	26	3	30	8	3	18	41	10	1	140
BB.	56	12	53	11	2	38	79	7	0	258
TOTAL	473	86	397	91	38	250	774	144	259	2512

Tableau 2.4.2. : Fréquences attendues (valeurs arrondies)
(Rem. : le χ^2 est calculé à partir des valeurs non arrondies).

	ADM	SAM	ADF	Fch	Fpl	Fbb	JUV	ENF.	BB.	TOTAL
ADM	90	16	75	17	7	48	147	27	49	478
SAM	17	3	14	3	1	9	27	5	9	89
ADF	75	14	63	14	6	39	122	23	41	396
Fch	17	3	14	3	1	9	28	5	9	91
Fpl	7	1	7	1	1	4	12	2	4	39
Fbb	47	9	40	9	4	25	77	14	26	251
JUV	145	26	122	28	12	77	237	44	79	770
ENF	26	5	22	5	2	14	43	8	14	140
BB.	49	9	41	9	4	26	79	15	27	258
TOTAL	473	86	397	91	38	250	774	144	259	2512

3. DISCUSSION

L'organisation de la troupe en déplacement a fait l'objet de nombreuses discussions depuis les premières observations de WASHBURN et DE VORE (1961, 1962) :

"Quand on rencontre pour la première fois une troupe de **Papio** on n'y distingue aucun ordre apparent mais ceci n'est qu'une impression superficielle. La structure fondamentale du groupe apparaît beaucoup plus clairement quand une grande troupe s'éloigne des arbres où elle était en sûreté et avance dans la plaine ouverte.

Dans ces conditions, ce sont les mâles adultes les moins dominants, ainsi peut-être qu'un ou deux grands juvéniles, qui sont en tête. Viennent ensuite les femelles et d'autres grands juvéniles. Puis les mâles les plus dominants, les femelles avec des enfants et les petits juvéniles forment le centre de la troupe. La queue de celle-ci est analogue à la tête et ce sont les mâles les plus bas dans l'ordre hiérarchique qui ferment la marche. Dans ces conditions un prédateur rencontrera toujours, en premier lieu, des mâles adultes - quelle que soit la direction d'où il vienne." (WASHBURN & DE VORE, traduit par BOURLIERE, 1962, p. 135.)

Le schéma d'une troupe de babouins en déplacement d'après DE VORE (1965) est devenu une illustration classique des manuels d'éthologie. Pourtant cette description a été souvent remise en question depuis une dizaine d'années (cf. ROWELL, 1969; HARDING, 1973; RHINE, 1975; RHINE & COLL., 1979, 1981; ALTMANN, 1979; COLLINS, 1984).

R.J. RHINE (1975), après avoir effectué des comptages systématiques de troupes en déplacement dans la Réserve de l'Amboseli, conclut que l'organisation des troupes en mouvement est variable et qu'aucun individu n'occupe une position fixe. Néanmoins, les mâles adultes ont tendance à se situer en tête ou à la queue mais ce sont les dominants que l'on retrouve en tête et les subordonnés à l'arrière. Les femelles portant un bébé occupent n'importe quelle position dans la troupe sauf les trois premières et dernières places. Les juvéniles occupent un peu plus souvent les positions centrales.

S.A. ALTMANN (1979) réfute statistiquement une série d'hypothèses concernant l'organisation spatiale fixe et stéréotypée décrite par DE VORE. Des méthodes d'observations et d'analyses statistiques rigoureuses l'amènent à conclure qu'il existe une grande variabilité dans l'ordre de succession des babouins et que la position des mâles et des femelles adultes dans la troupe n'est pas du tout liée à leur statut social.

"C'est le chaos et non l'ordre qui régit les déplacements des troupes de babouins." (DESSPORTES, 1984, p. 1581.)

Malgré sa position radicalement opposée à celle de DE VORE, ALTMANN observe également plus souvent les mâles adultes à la tête du groupe.

D.A. COLLINS aboutit à des conclusions semblables après trois mois d'observations de l'organisation spatiale d'une troupe de septante babouins au Parc de la Ruaha, région où les prédateurs sont abondants. Les individus de cette troupe n'ont pas de place fixe. Les mâles adultes sont plus souvent en tête ou à la périphérie du groupe. Les femelles portant un bébé ont tendance à se regrouper plus souvent que les autres catégories d'individus.

D'après ALTMANN et COLLINS, l'organisation spatiale d'une troupe de babouins n'est pas une "stratégie" de défense contre les prédateurs. Le risque de prédation est minime pendant les déplacements, même à Ruaha. Les prédateurs (léopards) capturent les babouins aussi bien la nuit, au dortoir que la journée, pendant la recherche de nourriture, les périodes de repos et d'interactions sociales ou pendant les déplacements. Il est donc impossible actuellement (étant donné la rareté des observations d'attaques des babouins par les léopards ou d'autres prédateurs) de vérifier l'hypothèse selon laquelle l'organisation des babouins pendant les déplacements augmente leurs chances de survie face aux prédateurs.

Cette organisation variable dépend plutôt de causes immédiates telles que les liens interindividuels :

- les liens entre les compagnons de jeux
- les liens entre la mère et ses enfants
- les liens sexuels entre le mâle et la femelle en oestrus.

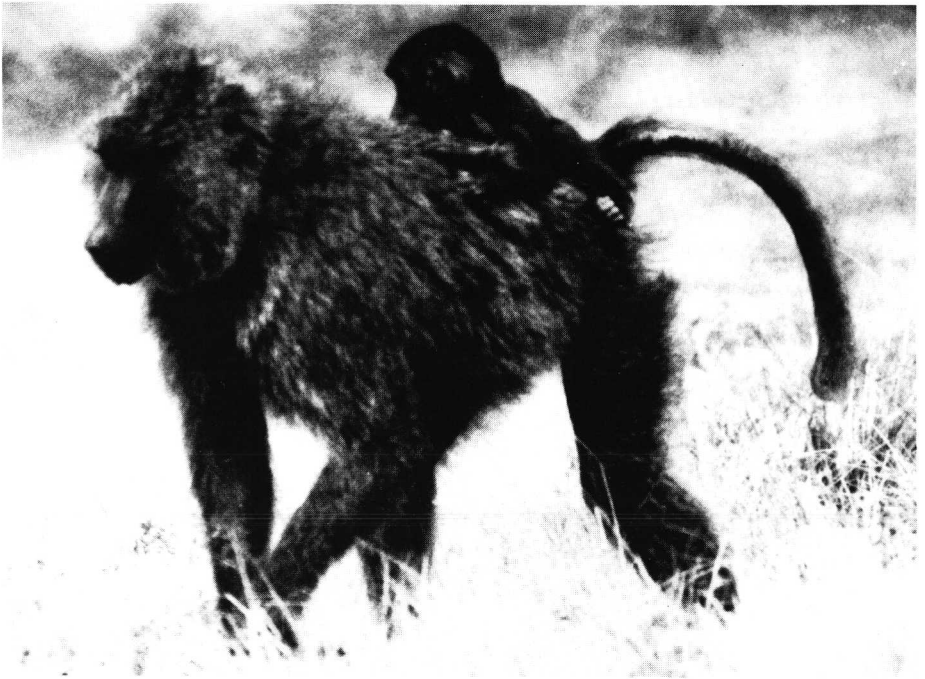
Ces interactions sociales font l'objet d'un autre article (LEJEUNE, 1986 b).

BIBLIOGRAPHIE

- ALTMANN, S.A., 1979. Baboon progressions : order or chaos ? A study of one dimensional group geometry. Anim. Behav., 27 : 46-80.
- COLLINS, D.A., 1984. Spatial pattern in a troop of yellow baboons (**Papio cynocephalus**) in Tanzania. Anim. Behav., 32 : 536-553.
- DESPORTES, J.P., 1984. La longue marche des babouins : ordre ou chaos ? La Recherche, 161 (15) : 1580-1581.
- DE VORE, I. & K.R.L. HALL, 1965. Baboon ecology. In : Primate behavior : Field studies of monkeys and apes. DE VORE (Ed.), Holt, Rinehart & Winston, New-York : 20-52.
- HARDING, R.S.O., 1977. Pattern of movement in open country baboons. Amer J. Phys. Anthrop., 47 (2) : 349-354.
- LEJEUNE, A., 1986 a. Contribution à l'éthologie des Babouins (**Papio anubis**) du parc de l'Akagera (Rwanda). I. La structure du groupe. Cah. Ethol. Appl., 6 (1) : 27-46.
- LEJEUNE, A., 1986 b. Contribution à l'éthologie des Babouins (**Papio anubis**) du parc de l'Akagera (Rwanda). III. Les interactions sociales. Cah. Ethol. Appl., 6 (1) : 59-80.
- RHINE, R.J., 1975. The order of movement of yellow baboons (**Papio cynocephalus**). Folia Primatol., 23 : 72-104.
- RHINE, R.J.; FORTHMAN, D.L.; STILLWELL-BARNES; B.J. WESTLUND & H.D. WESTLUND, 1979. Movement patterns of yellow baboons (**Papio cynocephalus**) : the location of subadult males. Folia Primatol., 32 : 241-251.
- RHINE, R.J. & B.J. WESTLUND, 1981. Adult male positioning in baboon progressions : order and chaos revisited. Folia Primatol., 35 : 77-116.
- ROWELL, T.E., 1969. Long-term changes in a population of Ugandan baboons. Folia Primatol., 11 : 241-254.

WASHBURN, S.L. & I. DE VORE, 1961. The social life of baboons. Scient. Americ., 204 (6) : 62-71.

WASHBURN, S.L. & I DE VORE, 1962. Ecologie et comportement des babouins. Terre et Vie, 109 : 133-149.



Une femelle portant son bébé de six semaines.