

ECOLOGIE ET STRUCTURE SOCIALE DES BABOUINS (*Papio anubis*)

AU PARC NATIONAL DE L'AKAGERA - RWANDA

Recherches effectuées au Lac Ihema,
Mai - Septembre 1981

par Anne LEJEUNE*

I.- INTRODUCTION

Depuis une vingtaine d'années, les observations de différents groupements sociaux de mammifères en liberté dans différentes régions d'Afrique ont permis le développement d'une nouvelle branche interdisciplinaire : la socio-écologie. Celle-ci se fonde essentiellement sur les corrélations entre les données concernant l'organisation sociale d'une espèce (composition et stabilité du groupe, dispersion spatio-temporelle, relations interindividuelles,...) et les données concernant l'écologie (climat, formations végétales, ressources alimentaires, densité, prédation,...).

Du point de vue de la recherche fondamentale, la socio-écologie apporte, notamment, la notion de sélection "socio-naturelle" qui est au centre de certaines théories actuelles sur l'évolution (par exemple, la sociobiologie, WILSON, 1975). Au point de vue de la recherche appliquée, cette branche apporte les bases scientifiques nécessaires à la gestion et l'aménagement des écosystèmes naturels tels que les parcs nationaux.

En Primatologie, une première synthèse socio-écologique a été présentée en 1970 par J.H. CROOK qui définit les différents types d'organisation sociale rencontrés chez les Primates et souligne les insuffisances méthodologiques de nombreuses observations éthologiques dont les résultats sont inutilisables pour une étude comparative globale. Il est indispensable, dans cette perspective, de multiplier les études comparatives méthodologiquement cohérentes de différentes espèces et de diffé-

* Licenciée en Psychologie, Chercheur au Laboratoire d'Ethologie et Psychologie animale (Prof. J.Cl. RUWET), Inst. de Zoologie de l'Université de Liège, 22, Quai Van Beneden, B4020 Liège (Belgique).

Travail subsidié par le Fonds belge de la Recherche Fondamentale Collective (contrat 2.4560.75 au Prof. J.Cl. RUWET) et le Centre de Coopération au Développement de l'Université de Liège CECODEL.

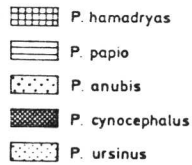
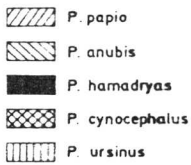
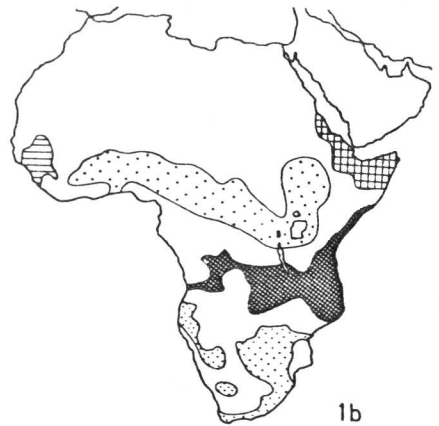
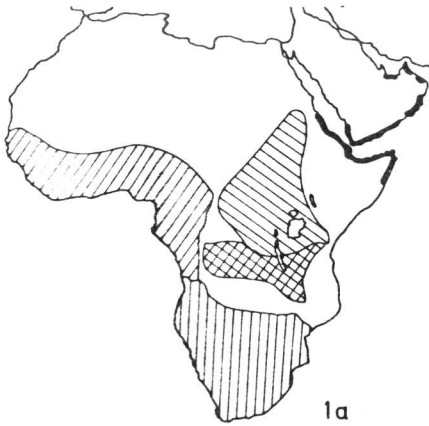


FIGURE 1 : Distribution des cinq espèces de "Babouins";
 a : d'après DORST et DANÉLOT(1970); b : d'après FIEDLER(1956)



Fig. 2 : SITES D'ETUDE DE BABOUNS EN AFRIQUE DE L'EST ET CENTRALE. (d'après HARDING, 1976, p. 146)

rentes populations d'une même espèce, dans des milieux variés. La validité scientifique d'une théorie reliant les organisations sociales, l'écologie, la dynamique des populations, et l'évolution des espèces animales et humaine, dépendra de l'abondance des données d'observations éco-éthologiques systématiques et fiables.

Les multiples populations du genre Papio constituent un matériel idéal dans cette perspective de recherche globalisante. Inclus dans la famille des Cercopithecidae, le genre Papio comprend cinq espèces dont les aires de répartition se recouvrent partiellement (cfr. fig. 1). Plusieurs troupes de babouins ont été ou sont actuellement étudiées dans différentes régions d'Afrique (cfr. fig. 2 d'après HARDING, 1976). Les observations en milieu ouvert (savanes herbeuses et arbustives) sont les plus nombreuses, pour des raisons méthodologiques (visibilité, facilité de déplacement - cfr. ALDRICH-BLAKE, 1970).

La population de Papio anubis du Rwanda oriental occupe une grande variété d'habitats, caractéristique du parc national de l'Akagera : les savanes herbeuses, arbustives à boisées, les forêts sèches, les collines rocailleuses, les galeries forestières, etc. Les babouins y sont abondants mais peu habitués à la présence humaine; ils sont, de ce fait, très mal connus.

Les différents paramètres socio-écologiques dont on dispose pour les babouins étudiés au Kenya, en Tanzanie, Ouganda, Ethiopie, Afrique du Sud, ... ne sont pas transposables, tels quels, à la population de babouins du Rwanda.

Exemple 1 : La taille et la composition des groupes étudiés varient fortement : les groupes de Papio anubis, de P. cynocephalus, P. ursinus sont des groupes multi-mâles de 20 à 80 individus, dont la stabilité varie d'une région à l'autre (formation de sous-groupes, échanges inter-troupes); tandis que les Papio hamadryas (KUMMER, 1971) et les P. papio (BOESE, 1975) s'organisent en petits groupes unimâles qui se rassemblent chaque soir en grande troupe de 100 à 300 individus. Ces groupes comprennent souvent, mais pas toujours, plus de femelles que de mâles adultes - comme l'indique la fig. 3 où nous avons superposé nos données à celles de ALTMANN.

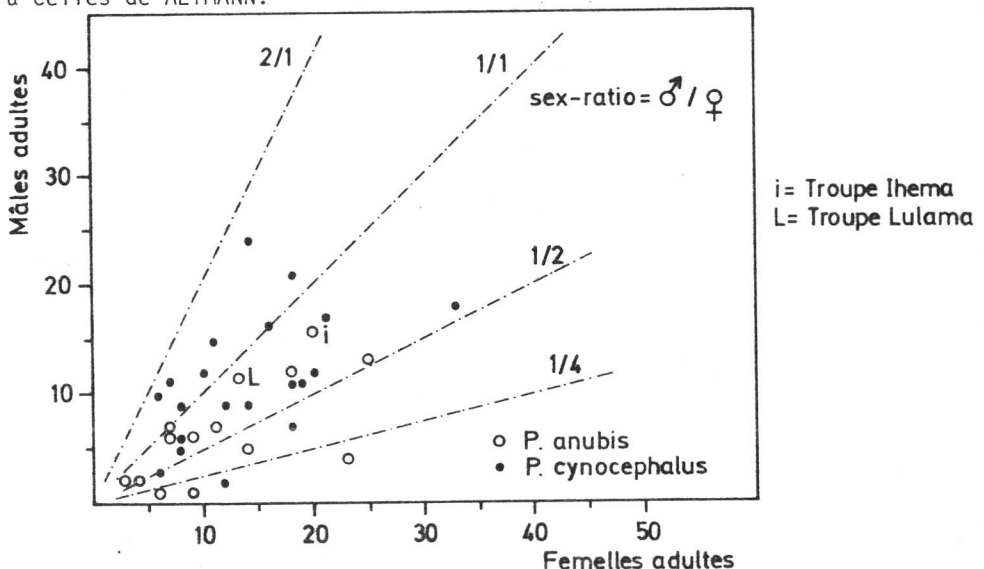


Fig. 3 : Proportion des mâles et femelles dans les troupes de Papio anubis et P. cynocephalus.

Exemple 2 : Les habitudes alimentaires présentent une grande variabilité d'un groupe à l'autre. La prédation semble être une acquisition culturelle dans certaines troupes qui ont appris à tuer et à manger de jeunes antilopes (STRUM, 1975). L'exploitation de l'agriculture humaine est également un comportement alimentaire plus ou moins bien établi dans certaines troupes et qui modifie leur structure sociale (W.R. MAPLES, 1976).

Exemple 3 : Le patron d'activité journalière est variable selon que la troupe occupe un milieu riche en nourriture ou à nourriture très dispersée. Le temps passé à la recherche de nourriture influence les autres activités des babouins : si la nourriture est abondante et d'accès aisé, les membres de la troupe ont plus de temps disponible pour les comportements sociaux, les jeux et les découvertes donnant lieu à des apprentissages nouveaux. Un indice du patron d'activité est la distance parcourue chaque jour par la troupe (cfr. tableau 1).

Tableau 1. Déplacements journaliers des babouins

Troupe (AUTEUR)	Milieu ouvert	Milieu fermé
Chacma de la Réserve du Cap (HALL, 1962)	4.7 km	
Chacma de savane aride d'Afrique du S-O (HALL, 1962)	19.3 km	
Chacma de savane au Transvaal (STOLTZ & SAAYMAN, 1969)	8.0 km	
Hamadryas en milieu aride (KUMMER, 1968)	13.2 km	
Anubis de savane au P.N. de Nairobi (DE VORE, 1965)	4.8 km	
Anubis de la galerie forestière d'Ishasha (ROWELL, 1966)		1.5 km
Anubis de la forêt de montagne de Debra Libanos (CROOK, 1968)		0.8 à 4.8 km
Anubis de la forêt sèche au P.N. Akagera (cette étude)		4.7 km
Anubis de savane boisée au P.N. Akagera (étude préliminaire, 1980)	5.8 km	
Cynocephalus de l'Amboseli (ALTMANN, 1970)	4.2 km	

Exemple 4 : La densité de population est plus ou moins élevée suivant le type d'habitat. Elle varie de 0.7 individu/km² en milieu aride à 20.2 individus/km² en milieu forestier :

Tableau 2 : Densité = Nombre d'individus / km²

Troupe (AUTEUR)	Milieu ouvert	Milieu fermé
Chacma de la Réserve du Cap (DE VORE & HALL, 1965)	2.3 individus / km ²	
Chacma du Transvaal - Afrique du Sud (STOLTZ & SAAYMAN, 1969)	2.5 à 5.6	
Anubis du Parc de Nairobi (DE VORE, 1965)	0.7 à 3.6	
Anubis d'Ishasha (ROWELL, 1966)		6.2 à 14.9
Anubis de l'Awash Valley - Ethiopie (ALDRICH-BLAKE & al., 1971)		20.2
Anubis du Gombe Stream - Tanzanie (RANSON, 1971)		11.4 à 18.3
Anubis des savanes de Gilgil - Kenya (HARDING, 1976)	2.5	

Nous pouvons constater que chaque population s'est adaptée à son milieu naturel et que, par conséquent, les paramètres socio-écologiques qui sont le reflet de cette adaptation diffèrent d'une étude à l'autre.

Au cours d'une étude préliminaire dans la région sud du Parc National de l'Akagera, en août et septembre 1980, certains paramètres de la population de babouins ont été estimés (Rapport de Mission, 1980, non publié). Ceux-ci sont réexaminés en détail, sur la base de cinq mois d'observation en 1981, et complétés par d'autres données concernant essentiellement l'occupation du domaine vital par la troupe de Ihema.

II. HABITAT : LE PARC NATIONAL DE L'AKAGERA

II.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET GEOMORPHOLOGIQUE

Le P.N.A. est situé entre 1 et 2° de latitude sud et entre 30°15 et 30°50 de longitude est, à la frontière orientale du RWANDA. Il couvre une superficie de 250.000 hectares, à une altitude variant de 1.280 à 1.825 m. Les roches du socle appartiennent au système du burundien précambrien (ou système Karagwe-Ankole). On distingue trois entités géomorphologiques (voir fig. 4) :

- 1) La zone granitique sénile du Mutara au relief arrondi (limite N-0);
- 2) La zone schisto-quartzitique au relief accidenté, jeune, comprenant
 - la pénélaine bordant le lac Mohasi (limite S-0),
 - la région escarpée du N-E, longeant la rivière Akagera,

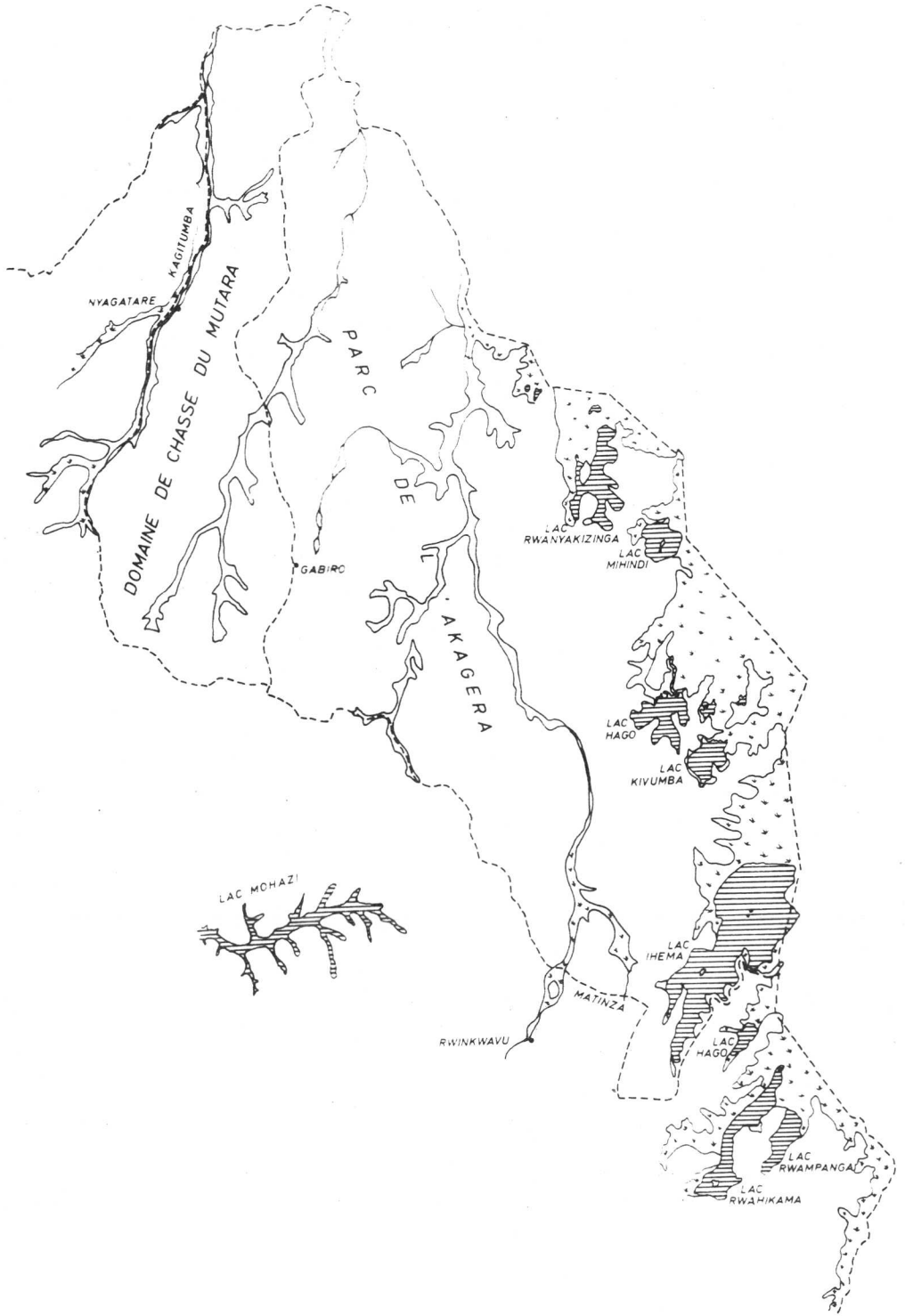


Fig. 4 : Plan général du parc de l'Akagera

- la région montagneuse centrale autour du mont Mutumba (point culminant).
- 3) La dépression de l'Akagera, à fond plat, occupée par la rivière s'écoulant vers le lac Victoria et ses expansions lacustres et marécageuses.

II.2. SITUATION CLIMATIQUE

Le climat du P.N.A. est de type subéquatorial à température stable et a un régime de précipitations suivant quatre saisons : petite saison sèche en janvier, grande saison des pluies de février à mai, grande saison sèche de juin à août-septembre et petite saison humide de septembre à décembre. Les moyennes mensuelles de précipitation, calculées sur 24 années d'observation à la station climatologique de Gabiro, sont présentées dans la fig. 5.

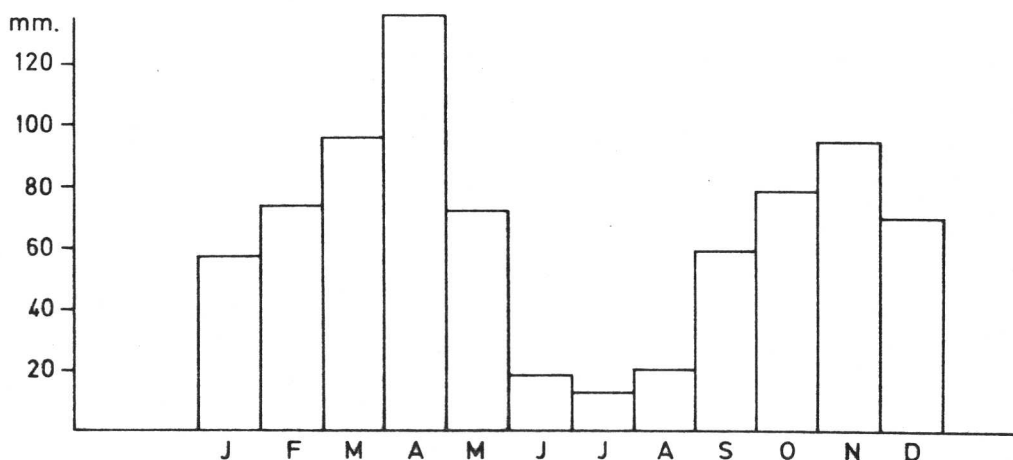


Fig. 5 : Précipitations mensuelles moyennes (moyenne annuelle = 788 mm)

D'après l'étude de KISS (1976), le sud du parc (Lac Ihema) serait plus chaud et plus sec que le reste du parc. La température moyenne annuelle atteindrait 22°C à Ihema contre 20.7°C à Gabiro. L'isohyète de 700-800 mm longe approximativement la frontière occidentale du parc, tandis que l'isohyète de 600-700 mm encerclerait la région bordant le Lac Ihema.

II.3. SITUATION PHYTOGEOGRAPHIQUE

Le Rwanda oriental appartient au domaine oriental de la région Soudano-Zambézienne (TROUPIN, 1966), caractérisée par des bosquets ou forêts xérophiles et des savanes arborescentes ou boisées à *Themeda triandra*, *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia*. Les formations végétales de la zone d'étude seront détaillées ci-dessous (cfr. IV.2.).

II.4. FAUNE DU P.N.A.

Dix-neuf espèces d'herbivores (buffles, hippopotames, topis, zèbres, impalas,...) exploitent de façon complémentaire et donc très efficace les biotopes variés du P.N.A. La biomasse varie de 2.7 (Mutara) à 18.7 (plaine lacuste) de T/km² (MONFORT, 1974). Les prédateurs principaux sont le lion, le léopard et l'hyène. On y trouve aussi trois espèces de Primates : (par ordre d'abondance) Cercopithecus aethiops, Papio anubis et Cercopithecus mitis.

II.5. INFLUENCES ANTHROPIQUES

- Tourisme : Un réseau de pistes, très dense (0.2 km/km²), permet aux touristes de visiter toutes les régions du parc. Un nouvel hôtel, inauguré en 1980, dans le sud du parc, a modifié le comportement de certains animaux qui ont vite appris à tirer profit des déchets de nourritures et d'un nouveau point d'eau permanent au sommet des collines. Parmi les espèces habituellement observées à proximité de l'hôtel, citons : les vautours (Pseudogyps africanus, Necrosyrtes monachus), le milan (Milvus migrans), le corbeau (Corvus albus - espèce introduite), les marabouts (Leptoptilos crumeniferus), hyènes, chacals, phacochères et surtout une troupe de babouins.

- Pêcherie : Egalement en juillet 80, un projet d'exploitation piscicole du lac Ihema a été mis en application sous le contrôle de deux agronomes. Dès les premières pêches, une centaine de marabouts se sont installés à proximité, profitant des poissons avariés. Un an plus tard, une première nichée a réussi dans l'enceinte même de la pêcherie. A l'exception d'un jeune hippopotame mâle, refoulé par ses voisins, et des trois éléphants apprivoisés de Lulama (cfr. MONFORT et MONFORT*), aucune autre espèce ne fréquente régulièrement la pêcherie.

- Agriculture et braconnage : Au cours des vingt dernières années, suite à la croissance démographique au Rwanda, de nombreuses familles d'agriculteurs se sont installées à la limite du P.N.A. dépourvu de "zone-tampon". Deux conséquences sont constatées actuellement :
- L'introduction des produits de l'agriculture (bananes, manioc, sorgho) dans le régime alimentaire de babouins des régions limitrophes du parc;
- L'introduction dans les repas des agriculteurs de gibier braconné dans le parc ! Il est difficile d'estimer l'impact du braconnage sur les populations d'ongulés car on ne dispose pas d'estimation régulière des effectifs d'animaux. Il semble cependant que le braconnage soit en régression et qu'il touche principalement les antilopes les plus abondantes.

* Cfr Terre et Vie, Rev. Ecol. : 1977, 31 : 355-384 et 1979, 33 : 27-48.

Remarque : Dans ma zone d'étude, en juin-juillet, j'ai enlevé personnellement une cinquantaine de cables métalliques (collets), constaté la prise de dix impalas, d'un buffle et d'un guib harnaché (Tragelaphus scriptus) et rencontré à deux reprises des groupes de 3 à 6 braconniers chargés de cables et de viande. Les problèmes de conservation au P.N.A. sont exposés en détail par N. MONFORT (1981 et à paraître).

III. OBJECTIFS ET METHODES

Deux objectifs ont été définis en vue d'une étude comportementale à plus long terme orientée principalement sur les processus d'adaptation par apprentissage et transmission culturelle :

1. L'habituatation d'une troupe de babouins d'un milieu forestier à la présence d'un observateur à pied.
2. La récolte d'un maximum de données sur l'organisation sociale et l'écologie de cette troupe.

III.1. CHOIX D'UNE ZONE D'ETUDE

La zone d'observation est située au bord du lac Ihema, à proximité de la pêcherie (cfr. fig. 6). Cette région a été choisie pour plusieurs raisons :

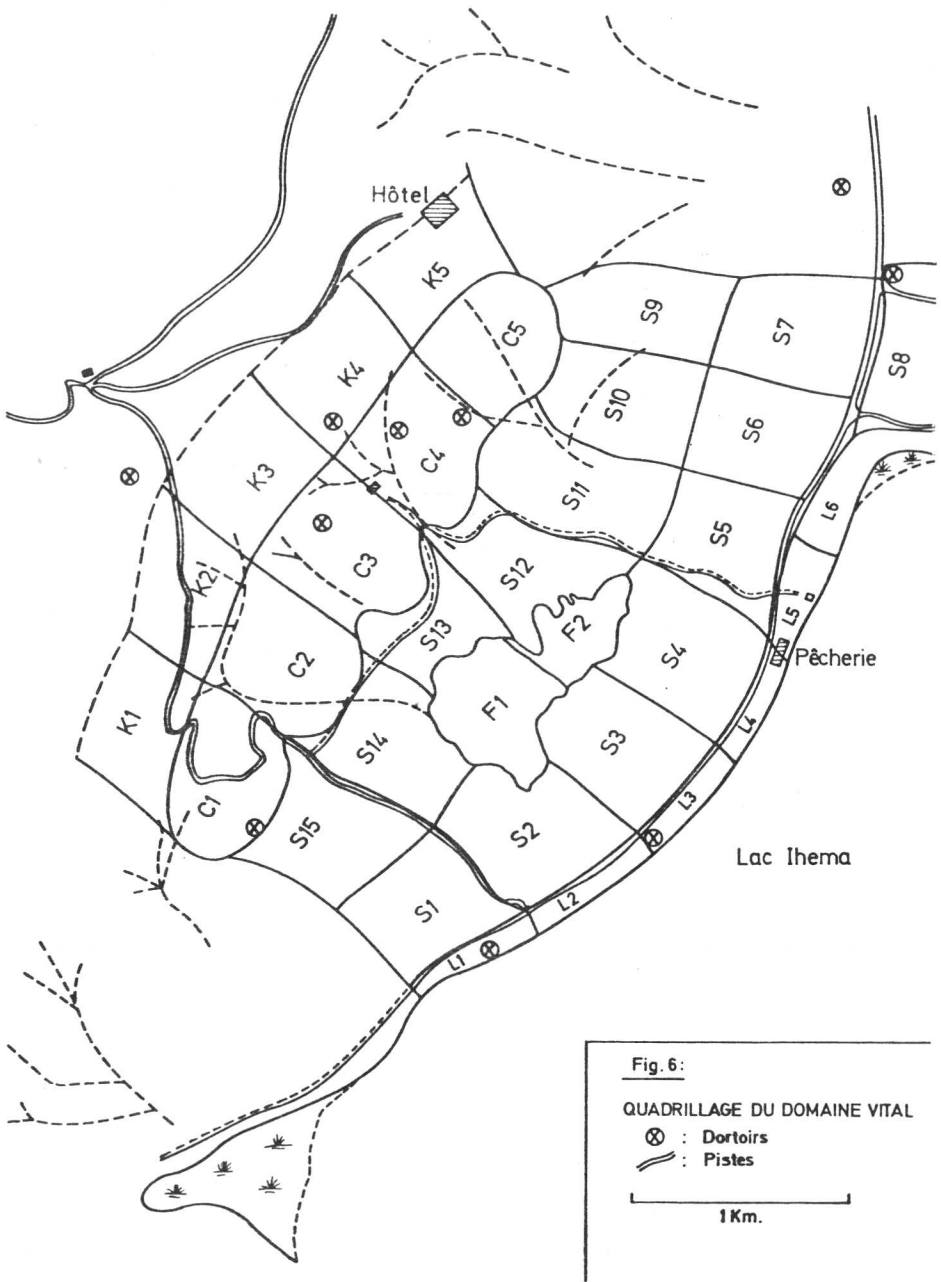
- la variété des formations végétales, dont la forêt sèche (cfr. infra p.233);
- la forte densité de babouins estimée à 12,3 ind./km² en septembre 1980;
- le nombre suffisant de pistes touristiques et de service;
- la probabilité élevée d'observer certaines modifications du milieu et du comportement des babouins, suite à l'ouverture de l'hôtel et de la pêcherie.

III.2. PERIODE D'OBSERVATION

La période d'observation (du 15 mai au 30 septembre) couvre la fin de la saison des pluies, toute la grande saison sèche et le début de la petite saison des pluies. Les observations sont effectuées de 6 heures du matin à 17 ou 18 heures, moment où la troupe rentre au dortoir pour la nuit. Au total, 1.197 heures ont été passées sur le terrain. Ceci ne correspond pas aux heures d'observations effectives, surtout au cours des trois premiers mois :

- 1° la végétation, en fin de saison humide, réduisait la visibilité à moins de 10 mètres en beaucoup d'endroits; le passage de feux de brousse les 20 et 21 juin résolut partiellement le problème;
- 2° la distance de fuite des babouins dépassait la centaine de mètres au début des observations et ne s'est réduite considérablement (+ 30 m) qu'au cours du mois d'août.

Les 912 heures d'observation utilisables se répartissent comme suit : 48 h. en mai, 216 h. en juin, 264 h. en juillet, 264 h. en août et 144 h. en septembre.



III.3. RECOLTE DES DONNEES

1.- Fréquentation du domaine vital

Après l'étude préliminaire réalisée en 1980, les limites du domaine vital étaient connues approximativement. Celui-ci a été découpé en 33 quadrats en fonction de limites naturelles (cfr. fig. 6) :

- Le bord du lac = zone de + 60 ha découpée en 6 parties (L1 à L6);
- La savane boisée de piedmont (1300-1350 m. d'altitude) divisée en 8 quadrats de + 30 ha chacun (S1 à S8);
- La forêt xérophile = 2 quadrats de 30 ha (F1 et F2);
- Les collines 1-2-3-4-5 couvrant approximativement 150 ha (soit 5 quadrats, C1 à C5);
- Les falaises rocheuses et le sommet de la colline Kiyonza, zone divisée en 5 (K1 à K5).

Les 33 quadrats sont tracés sur une carte au 1/20.000, dessinée d'après photographie aérienne, et servant aux relevés sur le terrain.

La troupe de babouins, retrouvée avant 6 h. à l'un des sept dortoirs connus, est suivie à pied, à une distance supérieure à la distance de fuite, et est localisée tous les quarts d'heure, avec la précision que permettaient les conditions d'observation : il était impossible de localiser le centre de la troupe et de reporter ce point précis sur la carte, comme l'ont fait ALTMANN (1970) et HARDING (1976) observant des babouins en milieu ouvert. Seuls les individus périphériques étaient quelquefois visibles et c'est la "queue" plutôt que le centre qui pouvait être situé dans un des quadrats du domaine vital. Au cours des premières semaines, la localisation s'effectuait surtout par repérage auditif (cris d'alarme et cris de "détresse" émis lors d'interactions agonistiques) et relevé de traces récentes (empreintes, crottes, restes de végétaux mangés). Cette méthode d'observation assez indirecte avait l'avantage de n'influencer que relativement peu les déplacements de la troupe, mais l'inconvénient de ralentir le processus d'habituation des babouins à l'observateur, celui-ci restant invisible la plupart du temps.

2.- Fréquentation des dortoirs

Le dortoir principal était l'aboutissement de chaque journée d'observation, l'occupation d'un deuxième ou troisième dortoir par des sous-groupes ou une troupe voisine était vérifiée en parcourant les pistes, en voiture, après 17 h, notant la présence ou l'absence de babouins à chaque dortoir examiné aux jumelles depuis la piste.

3.- Comportement alimentaire

Les données sur le régime alimentaire sont obtenues par analyse d'un échantillon de crottes, récolté tous les quinze jours en même temps qu'un échantillon des fruits présents dont les graines ou noyaux servaient à identifier les graines retrouvées intactes dans les excréments séchés.

IV. RESULTATS

IV.1. STRUCTURE SOCIALE

1.- Composition de la troupe étudiée

Méthode de recensement : 64 comptages, enregistrés sur mini-cassettes, sont effectués au départ du dortoir, lorsque la troupe traverse la piste vers les zones plus riches en ressources alimentaires. La traversée de la piste peut durer de 5 à 120 minutes (le plus souvent, 10 à 15 min.). Quatre catégories d'individus sont distinguées dans la plupart des comptages et neuf catégories lorsque les conditions de visibilité sont excellentes.

A partir de 30 recensements de la troupe complète (exclusion des comptages de sous-groupes), la composition de la troupe est, en moyenne :

	Nb moyen	Ecart-type	%
- Mâles adultes et subad.	16	2	24
- Femelles ad.	20	2	30
- Juvéniles	21	3	32
- Enfants	9	2	14
TOTAL	66		100

A partir de 5 comptages plus précis, on peut distinguer neuf catégories d'individus d'après les critères définis par RANSON (1971, cité par HARDING, 1976, p. 153) :

Mâles adultes, + de 6 ans

Mâles subadultes, 4 à 6 ans

Femelles adultes, + de 4 ans

Grands juvéniles mâles, 3 à 4 ans

Juvéniles mâles, 2 à 3 ans

Juvéniles femelles, 2 à 4 ans

Petits juvéniles (sexe indéterminé) 1 à 2 ans

Enfants de 6 à 12 mois

Bébés de - de 6 mois

	Nombre	%
Mâles adultes, + de 6 ans	13	19
Mâles subadultes, 4 à 6 ans	3	4
Femelles adultes, + de 4 ans	22	32
Grands juvéniles mâles, 3 à 4 ans	4	6
Juvéniles mâles, 2 à 3 ans	6	9
Juvéniles femelles, 2 à 4 ans	9	13
Petits juvéniles (sexe indéterminé) 1 à 2 ans	3	4
Enfants de 6 à 12 mois	4	6
Bébés de - de 6 mois	5	7

$$\text{Sex-ratio} = \frac{\text{Nb de mâles (ad. + sub.)}}{\text{Nb de femelles (ad.)}} = \frac{16}{20} = 0.8 = 1 \text{ ♂} / 1.25 \text{ ♀}$$

$$= \frac{\text{Nb de } \text{♂} \text{ (juv. + ad. + sub.)}}{\text{Nb de } \text{♀} \text{ (juv. + ad.)}} = \frac{26}{31} = 0.84 = 1 \text{ ♂} / 1.2 \text{ ♀}$$

Le nombre total d'individus quittant le dortoir est très variable d'un jour à l'autre : cfr. la distribution des comptages fig. 7. Des groupes de 16 à 101 individus ont été recensés. Ces écarts considérables s'expliquent par la faible cohésion sociale constatée dans cette troupe qui se fragmente régulièrement en deux ou trois sous-groupes et accepte des individus de troupes voisines. Ces sous-groupes ne constituent pas une unité sociale plus petite et plus stable comme c'est le cas chez les hamadryas (groupe unimâle - KUMMER, 1971) mais sont des groupements temporaires et variables (NAGEL, 1973). Les sous-groupes exploitent différentes zones du domaine vital et aboutissent en fin de journée à un dortoir commun ou à des dortoirs différents. Deux groupes provenant de deux dortoirs différents peuvent fusionner à un moment de la journée et continuer ensemble jusqu'au dortoir, ou se séparer à nouveau (et différemment ?) quelques heures plus tard. Mais le problème de la structure sociale ne peut qu'être esquissé à ce stade de la recherche. Il faudrait, en effet, reconnaître individuellement tous les membres de la troupe et observer la fréquence des associations entre les mêmes individus. A la fin de cette étude, sept individus seulement étaient reconnus grâce à certaines caractéristiques physiques (cicatrices, queue cassée). Le réseau d'interactions agonistiques et de lustrage mutuel (grooming) est probablement très complexe et mériterait de faire l'objet d'une étude approfondie.

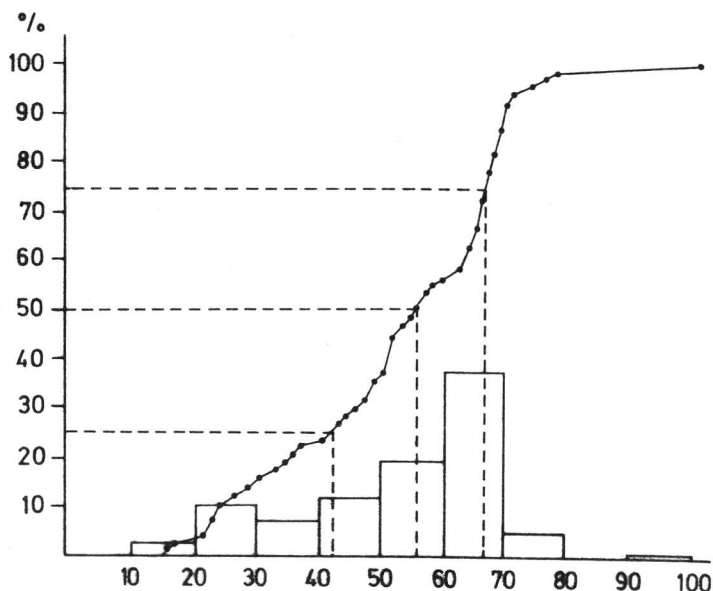


Fig. 7 : Histogramme et courbe cumulative des comptages

2.- Organisation spatiale de la troupe en déplacement

Depuis l'étude pionnière de WASHBURN et DE VORE, le schéma d'une troupe de babouins en déplacement est devenu une illustration classique des manuels d'éthologie. Ces deux auteurs ont décrit l'arrangement spatial d'une troupe de Papio anubis au départ du dortoir comme suit :

"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. Vient 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 le 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 vient" (WASHBURN & DE VORE, 1962, p. 135).

Actuellement, cette description est remise en question par la plupart des primatologues qui ont observé des déplacements de babouins dans leur milieu naturel.

RHINE (1975) effectue des comptages systématiques de troupes en déplacement dans la réserve de l'Amboseli et conclut que : les mâles adultes ont effectivement 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 adultes portant un bébé occupent n'importe quelle position sauf les trois premières et les trois dernières places; les juvéniles sont plus fréquemment au centre de la troupe.

S.A. ALTMANN (1979) réfute statistiquement une série d'hypothèses concernant l'organisation spatiale fixe décrite par DE VORE. Il trouve cependant une tendance à avoir des mâles adultes et des juvéniles au début, un peu plus de femelles au centre qu'ailleurs et peu d'enfants en avant de la troupe.

Au cours de cette étude, trente-sept traversées de la piste au départ du dortoir ont été enregistrées avec l'ordre de passage de chaque individu. Ainsi, le Tableau 3 indique l'ordre de passage lors de la traversée de la piste le 03.08.81 entre 6h.30 et 6h.48.

Tableau 3

	N° d'ordre de passage sur la piste	Total
Mâles ad. + (sub.)	1 5 6 7 10 (14) (17) 21 22 28 43 44 47 48 50 (51) 53 56	18
Femelles ad. (*)	2 3 8 9 11 13 15 16 <u>18</u> 20 23 29 35 <u>36</u> 38 39 <u>46</u> <u>54</u>	18
Juvéniles	25 26 27 31 32 33 34 40 41 42 45 49 52	13
Enfants	4 12 19 24 30 37 55	7
		56

(*) Les femelles portant un enfant de moins d'un an ont un numéro souligné.

Chaque comptage est divisé en 3 parties : la tête, le centre et la "queue" de la troupe. La moyenne du nombre d'individus de chaque catégorie, comptés dans chaque tiers, est représentée dans la figure suivante :

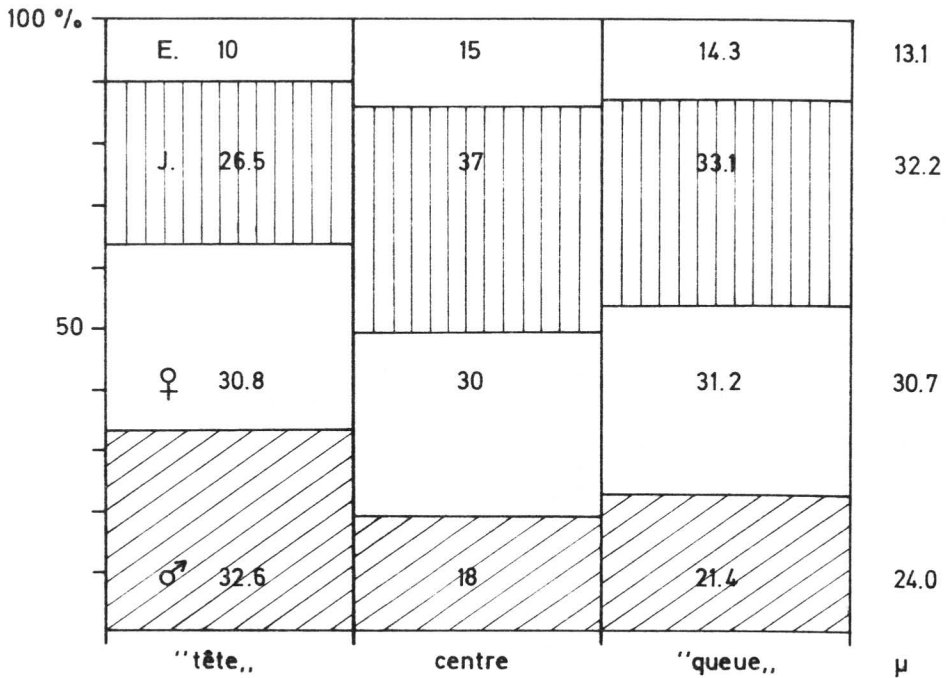


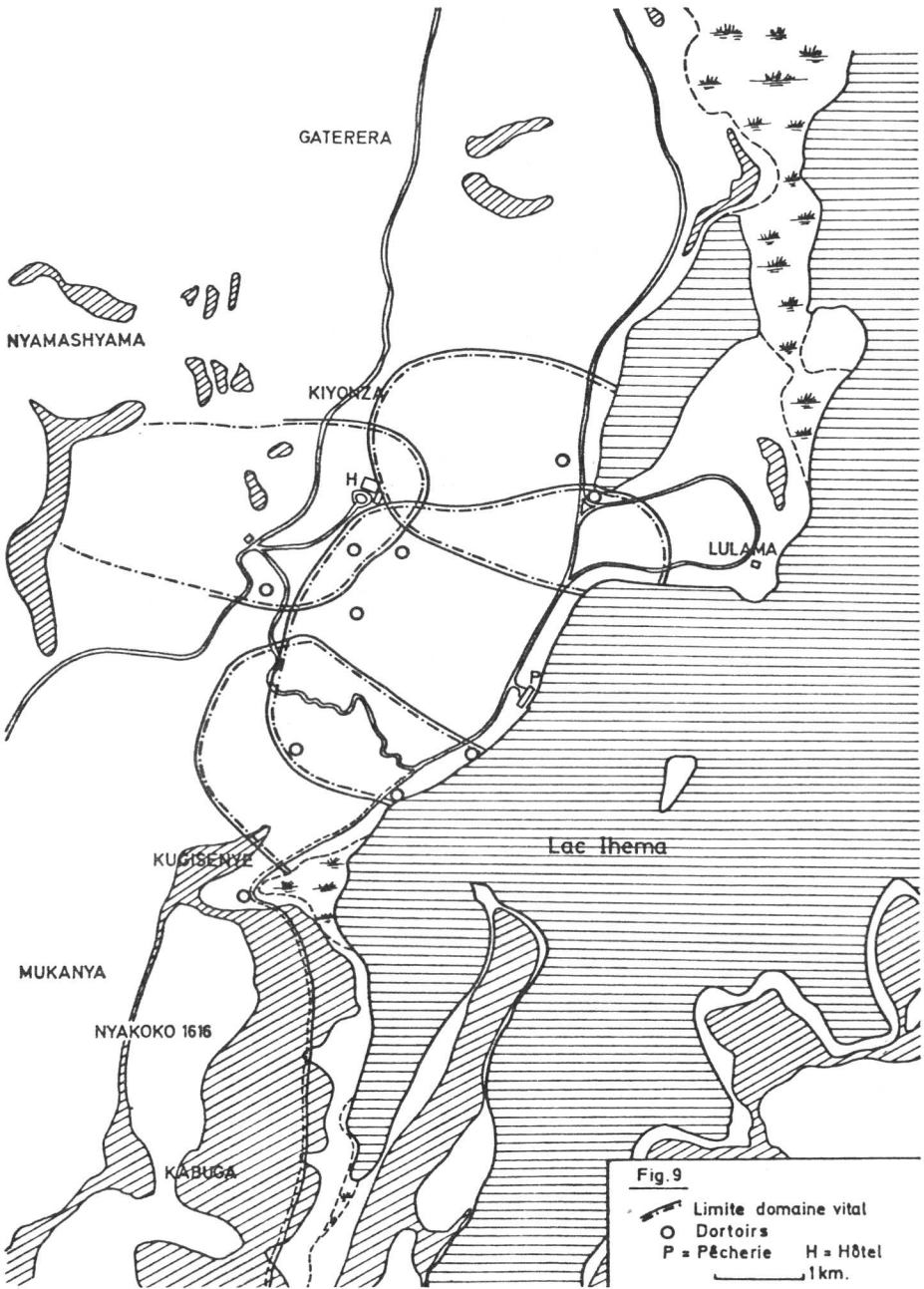
Fig. 8 : Proportion de chaque classe d'individus au début, milieu et fin de la troupe en déplacement.

On constate donc :

- une tendance des mâles à se trouver en tête : différence significative au seuil .01 (t de Student = 5.75);
- aucune tendance chez les femelles à occuper des places privilégiées (sauf les porteuses d'un enfant);
- une faible tendance à trouver les juvéniles au milieu et à la fin : différence significative au seuil .01 (t = 3.28) et les enfants, également au centre et à la fin.

En outre, dans la plupart des déplacements observés, les juvéniles sont groupés par 4 ou 5 individus - sans doute des groupes de "compagnons de jeux" -; les femelles en oestrus sont suivies par 1 à 3 mâles adultes; les enfants et les bébés sont à cheval sur le dos de leur mère (occasionnellement sur un mâle adulte) ou agrippés à la fourrure ventrale.

L'organisation spatiale des individus est plus le reflet des relations interindividuelles (liens mère-enfants, cfr. ALTMANN, 1980; "consortship" ou lien sexuel, cfr. SEYFARTH, 1978; groupes de jeux, cfr. OWENS, 1975) qu'une "stratégie" de défense contre les prédateurs



3.- Troupes voisines

En août-septembre 1980, la troupe de Lulama, fréquentant un domaine vital au N-O du Lac Ihema, était suivie un jour sur deux en alternance avec la troupe de Ihema. Cette troupe compte 46 individus. Il n'existe pas de frontière nette entre les domaines vitaux des deux troupes, mais bien une large zone de recouvrement (cfr. fig. 9).

Depuis l'ouverture de l'hôtel Akagera, un nouveau point d'eau permanent est à la disposition des animaux au sommet de la colline Kiyonza à l'ouest de notre zone d'étude. Une troupe supplémentaire de babouins y est observée quasi chaque jour. Elle occupe, notamment, un dortoir situé sur le versant O. de Kiyonza et fréquente régulièrement la forêt sèche située à l'est de l'hôtel. Son domaine vital s'étend vers la plaine Nyamwashama (à l'ouest de Kiyonza). Enfin, la limite sud du domaine vital est partagée avec une quatrième troupe de + 40 individus, observée à plusieurs reprises aux dortoirs L.1. et C.T.

IV. 2. DOMAINE VITAL

Les déplacements journaliers de la troupe de Ihema, suivis en août 1980 et de mai à septembre 1981, sont tous inclus dans une zone (p.230 limitée : le domaine vital (cfr. cartes des déplacements journaliers et 231). Celui-ci couvre une superficie de 870 ha environ et comprend des biotopes variés, et spécialement les zones principales suivantes :

- 1) Les rives du lac Ihema,
- 2) La zone de piedmont ou rupture de pente,
- 3) Les collines de moyenne altitude,
- 4) Les sommets de la colline Kiyonza.
- 5) La forêt sèche et bosquets xérophiles.

Les formations végétales sont définies sur la base de relevés botaniques effectués en 30 points-échantillons pour chaque type de végétation. En chacun des points, pris au hasard, les espèces ligneuses et les principales poacées ont été déterminées dans un rayon de 30 m. (15 m. pour la forêt sèche). Suivant la terminologie de TROUPIN (1966), on distingue une strate arborescente (arbres de plus de 4 m.), une strate arbustive (entre 2 et 4 m.), une strate suffrutescente (entre 0.25 et 2 m.), une strate herbacée et une strate graminéenne. La densité des strates arborescente et arbustive est estimée d'après les photographies aériennes au 1/20.000^e. Les recouvrements herbacé et graminéen sont estimés sur le terrain (proportion de sol nu, de plantes herbacées et de graminées). Enfin, la visibilité, dans chaque type de végétation, est mesurée en suivant la méthode proposée par NAGEL (1973, p. 127) : en 5 points-échantillons, la distance maximum à laquelle deux babouins pourraient se voir (60 cm. de hauteur) est mesurée suivant les quatre points cardinaux. Le médian est utilisé comme mesure de tendance centrale (la distribution des distances mesurées n'est pas normale). Nous détaillons ci-dessous la composition de la végétation dans les quatre sites; les plantes mangées par Paio anubis sont signalées par un astérisque*. Voir aussi la fig. 10.

1) Les rives du lac Ihema ("quadrats" L.1, L.2., L.3., L.4., L.5., L.6.).

- Strate arborescente (A) : Ficus ovata*, Ficus vallis choudae*, Phoenix reclinata*, Albizia amara*, Albizia petersiana, Acacia polyacantha

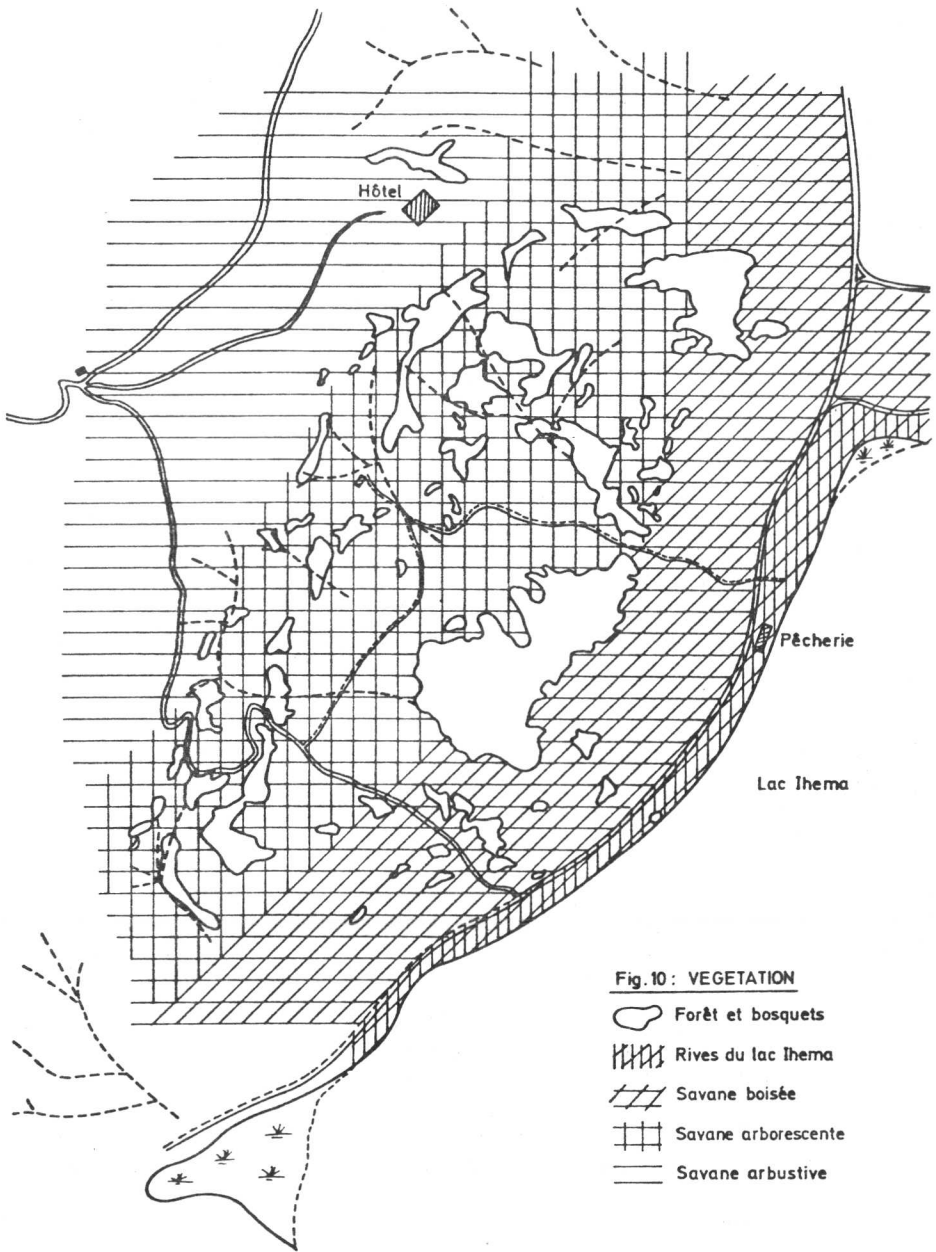


Fig. 10: VEGETATION

Forêt et bosquets

Rives du lac Thema

Savane boisée

Savane arborescente

Savane arbustive

Ac. sieberana kagerensis*, Aeschynomene elaphroxylon sont les espèces les plus fréquentes.

Strate arbustive (B) : Vernonia amygdalina, Allophylus africanus, Sapium ellipticum, Grewia mollis*, Teclea nobilis, Rhus natalensis et vulgaris*, Acacia senegal et brevispica, et quelques Ziziphus*.

Strate suffrutescente (S) : p. ex. Asparagus abyssinicus*.

Strate herbacée (H) : p. ex. Cissus quadrangularis, Cyperus papyrus.

Strate graminéenne (G) : Echinochloa sp.*, et nombreuses spp. indéterminées.

- Densité des strates : A-B 5, S 3, H 4, G 2

- Visibilité : 15 m.

2) Savane boisée à bosquets xérophiles en rupture de pente (1.300-1.350 m.) ("quadrats" 5.1. à 5.8.)

- Strates ligneuses (arborescente et arbustive) : cfr. Tableau n° 4.

- Densité des strates : A-B 6, S 3, H 4, G 2

- Visibilité : 15 m. (pas de feu de brousse).

3) Savane arbustive et arborescente sur collines de moyenne altitude (1.350-1.450 m.) ("quadrats" 5.9 à 5.15 et C.1 à C.5)

- Strate ligneuse : cfr. tableau n° 4.

Strate graminéenne : Themeda triandra*, Panicum maximum*, Hyparrhenia sp., Sporobolus pyramidalus, Harpachne schimperii

- Densité des strates : A-B 3, S +, H 1, G 8.

- Visibilité : 30 m. avant et 50 m après les feux de brousse.

4) Savane arbustive des sommets de collines (1.450-1.550 m.) ("quadrats" : K.1 à K.5)

- Strate arbustive : Combretum, Dalbergia nitidula, Ficus sp., Lannea fulva, Ozoroa reticulata, Strychnos lucens/innocua*, Rhamnus staddo*, Rhus longipes, Tarenna graveolens*, Ximenis caffra*...

Strate graminéenne (Poacées) : Loudetia simplex, Andropogon dumeri.

- Densité des strates : A-B 1, S +, H +, G 9.

- Visibilité : 15 m. avant et 70 m. après les feux de brousse.

5) Forêt sèche et bosquets xérophiles ("quadrats" F.1, F.2)

- Strate ligneuse : Croton dichogamus (22/30), Haplocoelum gallaense* (29), Strychnos usambarensis*(18), Tarenna graveolens*(30), Teclea nobilis(23), Tricalysia congesta*(29) sont les espèces principales.

Strate herbacée : Cissus quadrangularis(22), Sansevieria gracilis*(28), + Aloë macrosiphon*, Eragrostis sp.

- Densité des strates : A-B 10, S +, H 8, G +.

- Visibilité : 20 m. (pas de feu de brousse).

Tableau 4. Comparaison des peuplements ligneux dans deux biotopes voisins

Espèces ligneuses	2) Savane boisée	3) Savane arbustive
<u>Acacia brevispica</u>	<u>25</u>	<u>26</u>
Ac. gerrardii *	10	-
Ac. hockii *	2	13
<u>Ac. senegal</u>	<u>29</u>	<u>27</u>
<u>Ac. sieberana kagerensis</u> **	<u>22</u>	4
Albizia amara *	12	4
Albizia petersiana	2	6
<u>Boscia angustifolia</u>	<u>21</u>	19
Capparis fascicularis *	1	1
Cassia singueana	-	1
Combretum collinum et molle	1	13
Commiphora africana	1	10
Dalbergia nitidula	-	6
Dichrostachys cinerea	4	5
Dombeya rotundifolia	2	14
Euphorbia candelabrum	-	2
Fagara chalybea	1	7
Grewia mollis *	16	13
<u>Lanea fulva</u>	3	<u>21</u>
<u>Lanea humilis</u> *	<u>21</u>	12
Markhamia obtusifolia *	6	17
Ormocarpum trichocarpum *	8	12
Olea africana *	-	2
Ozoroa reticulata	1	12
Rhus natalensis et vulgaris *	7	7
Teclea nobilis	16	-
Ziziphus mucronata **	<u>23</u>	5
<u>Buissons xérophiles</u> **	<u>20</u>	10

Remarque : Les espèces soulignées sont les plus fréquentes (c'est-à-dire qu'elles sont présentes en plus de 20 points-échantillons/30.);

Les sp. suivies d'une ou deux ** sont consommées un peu ou abondamment par les Papio.



Domaine vital vu de Kiyonza K4 (août 1980)

P. = Pêcheurie; C.5 = Colline 5; S.T. = Station de pompage; L3 = Dortoir L3; S3 = Savane boisée S3; F.S. = Forêt sèche; S. = Savane arbustive

IV. 3. FREQUENTATION DIFFERENTIELLE DU DOMAINE VITAL

Le domaine vital n'est pas fréquenté de façon homogène. La proportion de temps passé dans chacun des 33 quadrats est représentée sur la figure 11 : le rayon de chaque "horloge" est proportionnel au pourcentage de temps. Ces résultats sont synthétisés dans le tableau 5.

Tableau 5. Fréquentation différentielle des 5 zones du domaine vital

Zones	Superficie (ha)	% temps	% temps/ha
1) Rives du lac Ihema	60	21.9	.365
2) Savane boisée de piedmont	240	27.0	.112
3) Savane arborescente	360	28.8	.080
4) Savane des sommets	150	4.7	.031
5) Forêt sèche	60	17.3	.288

Les différentes zones sont fréquentées préférentiellement certaines heures de la journée : la répartition temporelle de l'occupation de chaque quadrat est représentée en noir plein dans chaque "horloge" (fig. 11). Ceci traduit une certaine régularité du rythme journalier déterminé par la succession de trois types d'activités qui s'effectuent dans des zones différentes :

- 1) la recherche de nourriture, de 7 à 11 h. et de 14 à 16 h. (mode = 9h.30 - 10h.) principalement dans les quadrats F.1, F.2, S.3, S.4 et S.12;
- 2) se désaltérer au lac, de 11 h. à 14 h. (mode = 11h.30 - 12 h.), prin-



- cipalement dans les quadrats L.4, L.3, L.2 et L.6;
3) la recherche de sécurité dans les "dortoirs", de 16h.30 à 6h.30 dans les zones L.3, C.4, C.1, C.3 et L.1.

Examinons de manière plus détaillée la fréquentation différentielle en fonction des fluctuations de ressources alimentaires : Les principales espèces végétales consommées par les babouins se répartissent de façon hétérogène sur tout le domaine vital (cfr. supra pp. 223-224). Les parties comestibles (feuilles, fleurs ou fruits) des différentes espèces se développent et arrivent à maturité successivement :

A la fin du mois de mai (fin de saison humide), les Tarena graveolens et les Tricalysia congesta (buissons et bosquets xérophi les) fructifient.

Au cours de la seconde quinzaine de juin, les baies de Ziziphus mucronata arrivent à maturité, ainsi que les figues de Ficus ovata.

Au mois de juillet, après les feux de brousse, les poacées repoussent dans les savanes arborescentes brûlées.

Au début d'août, les gousses d'Acacia gerardii et A. hockii sont mûres.

Après les "pluies du sorgho" (15 août), les Albizia et les Acacia sieberana kager fleurissent.

Enfin, en septembre, les Asparagus (suffrutex) se développent et les figues de Ficus choudae mûrissent.

Remarque : seules les floraisons et fructifications des espèces importantes pour les babouins sont signalées ci-dessus.

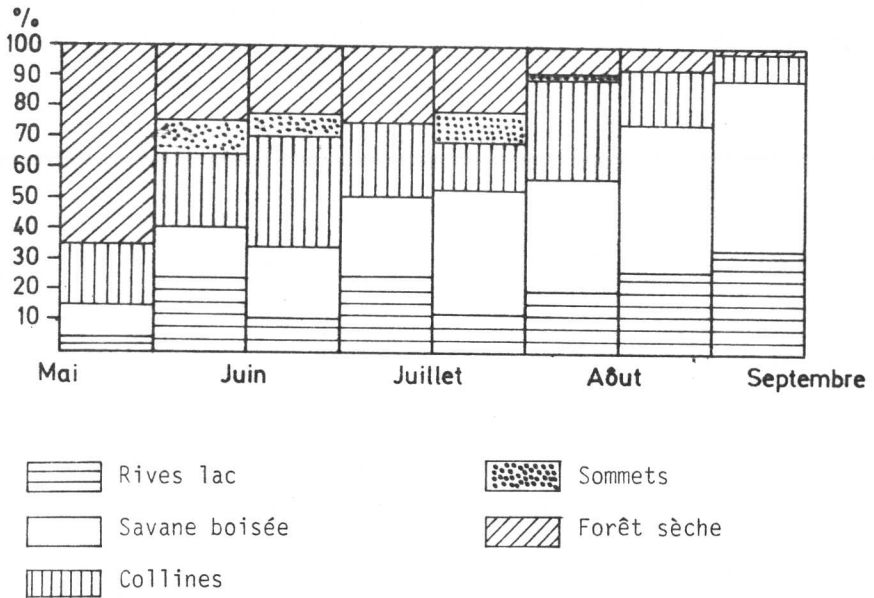
Si on ne considère que les heures consacrées principalement à la recherche de nourriture (déplacements et comportement alimentaire = 80 % du "budget temporel" des Papio, d'après ALTMAN^N, 1980; ROSE, 1977 et POST, 1981), on remarque des variations considérables d'une quinzaine à l'autre, dans l'exploitation du domaine vital (cfr. tableau 6).

La fréquentation de la forêt sèche, qui dépassait 60 % du temps en fin de saison humide, diminue progressivement au cours de la saison sèche, tandis que la fréquentation de la savane boisée de piedmont augmente inversement. Les autres zones sont exploitées de façon fluctuante mais on ne remarque pas de tendance nette à l'augmentation ou à la diminution. A la fin de la saison des pluies, plusieurs mares constituaient une ressource en eau exploitée par les babouins qui ne descendaient pas chaque jour au bord du lac. Au mois de juin, l'assèchement des points d'eau les obligea à se rendre au lac pour se désaltérer : la fréquentation des rives du lac Ihema passe ainsi de 4 % à 23 % à la mi-juin.

Au début de la saison sèche, les baies de Tricalysia et de Tarena constituaient la principale ressource alimentaire et cela jusqu'en septembre. Comment expliquer alors cette diminution de la fréquentation de la forêt sèche dès la mi-juin ? Deux facteurs ont dû jouer dans cette modification des habitudes des babouins : d'une part, la sécheresse qui les obligea de descendre au lac chaque jour et, d'autre part, l'apparition de ressources alimentaires variées dans les zones brûlées et dans la savane boisée à proximité du lac (S.2, S.3, S.4 et S.12-brûlée). Ces zones devenaient plus attractives pour les babouins qui y trouvaient non seulement les baies de Tricalysia et Tarena (dans les buissons xérophi les) mais aussi, des baies de Ziziphus, des gousses d'Acacia gerardii et hockii et, en août-septembre, les fleurs d'Albizia et d'Acacia, les Asparagus abyssinicus et les figues de Ficus. Remarquons qu'au mois d'août 1980, les Haplocoelum gallaense, troisième espèce xérophi le importante, portaient beaucoup plus de fruits qu'en août 1981 et la forêt

TABLEAU 6. Fréquentation différentielle au cours du temps (du 24/5 au 29/9)

Quinzaine	1) Rives lac	2) Savane boisée	3) Collines	4) Sommets	5) Forêt sèche
24/5-10/6	4 %	11 %	20 %	-	65 %
11/6-25/6	23 %	17.5 %	24 %	12 %	23.5 %
26/6-12/7	11 %	23 %	37.5 %	7 %	21.5 %
13/7-26/7	23 %	26.5 %	26.5 %	-	24 %
27/7-13/8	12 %	39.5 %	16 %	11.5 %	21 %
14/8-26/8	20 %	35 %	35 %	1.5 %	8.5 %
27/8-13/9	26 %	48 %	19 %	-	7 %
14/9-29/9	35 %	54 %	10 %	-	1 %
Moyenne	19,3 %	31,8 %	23,5 %	4 %	21,4 %



sèche était fréquentée pendant 45 % du temps. Il existe non seulement des variations saisonnières mais aussi des variations annuelles; et une seule année d'observations ne suffit pas pour connaître les habitudes d'une troupe de babouins dans un milieu aux ressources aussi variées et variables d'une année à l'autre.

Sur la base de cinq mois d'observation en 1981, on peut déjà remarquer une zone intensément fréquentée par la troupe de Ihema : F.1 + S.3 + L.3 Cette région centrale (ou "core area") représente 7 % de la superficie du domaine vital et est fréquentée pendant plus de 30 % de temps, soit un taux de fréquentation (% temps/ha) égal à .436. Cette zone centrale ressort également de l'analyse des trajets journaliers présentée dans le paragraphe suivant.

IV.4. DEPLACEMENTS JOURNALIERS

Le trajet effectué chaque jour dépend de la dispersion des ressources alimentaires et des dortoirs sur le domaine vital. Les Papio des régions arides où les ressources sont très dispersées effectuent des déplacements beaucoup plus importants que ceux qui fréquentent les forêts à ressources plus abondantes (cfr. supra Tableau 1).

La troupe de Ihema effectue quotidiennement des déplacements de 1.9 à 7.3 km. La moyenne calculée sur 72 trajets complets égale 4.734 km ($\sigma = 117$ m). Les déplacements observés de mai à septembre sont représentés sur la figure 12. L'itinéraire suivi est parfois semblable plusieurs jours de suite, la troupe exploitant les mêmes ressources, plus ou moins constantes, pendant de courtes périodes. Par exemple, du 20 au 25 juillet, le trajet journalier part du dortoir situé sur le versant est de la colline C.4, passe par la savane brûlée où les babouins se nourrissent des jeunes pousses de graminées et de diverses racines (S.12, S.13), ensuite descend dans la forêt xérophile et la savane boisée (S.3, S.4), puis marque un arrêt au bord du lac (L.4) où les babouins se désaltèrent, puis remonte vers les dortoirs de colline : fig. 13. Ou bien, un tour du domaine vital est bouclé en deux jours, la troupe s'arrêtant à un dortoir secondaire (dortoir S.8) avant de retourner vers le dortoir principal (L.3) : itinéraire des 25 et 26 septembre, par exemple (fig. 13). Mais en général il est impossible de prévoir avec certitude les déplacements d'une troupe. Tout au plus, peut-on estimer la probabilité (jamais très élevée) de trouver les babouins à telle heure et à tel endroit : par exemple, on a 19 chances sur 100 de trouver la troupe de Ihema au bord du lac (L.4) entre 11h.30 et 12 h.; 36 % de chances de la trouver dans la forêt sèche (F.1) de 9h.30 à 10h.; ou 23 % de chances de les observer près du dortoir L.3 après 17 h. (ces probabilités sont calculées d'après les taux de fréquentation des différents quadrats).

Fig. 13. Déplacements journaliers : succession des quadrats fréquentés

20.07.81 : C.4, S.13, F.1, S.4, L.4, S.3, L.3, S.2, F.1, S.13, C.3, C.4
 21.07.81 : C.4, S.12, F.1, S.3, L.3, S.2, F.1, S.12, C.4
 22.07.81 : C.4, S.13, S.12, F.2, S.4, L.4, S.3, F.2, S.12, C.3
 23.07.81 : C.3, S.13, F.2, S.3, S.4, L.4, S.4, S.5, S.11, C.4
 24.07.81 : C.4, S.12, F.2, S.4, L.4, L.3, S.3, F.1, S.13, C.3
 25.07.81 : C.3, S.13, F.1, S.3, L.3, S.2, F.1, S.13, C.3

La vitesse de déplacement n'est pas constante au cours des douze heures d'activité. Elle est la plus élevée au début de la journée, lorsque la troupe quitte le dortoir vers les zones riches en nourriture: entre 6 h. et 7 h., la distance moyenne parcourue égale 599 m; elle diminue vers le milieu de la journée et augmente à nouveau l'après-midi jusqu'au moment où la troupe s'arrête au dortoir pour la nuit : 489 m/h entre 16 et 17 h. (tableau 7 et figure 14).

Tableau 7. Distance moyenne parcourue à chaque heure de la journée
(n = 72 jours)

HEURES	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
MOYENNE (m)	599	453	408	433	379	282*	282	362	424	476	489	171	-
ECART-TYPE (m)	39	27	28	26	23	21	19	26	28	32	29	22	

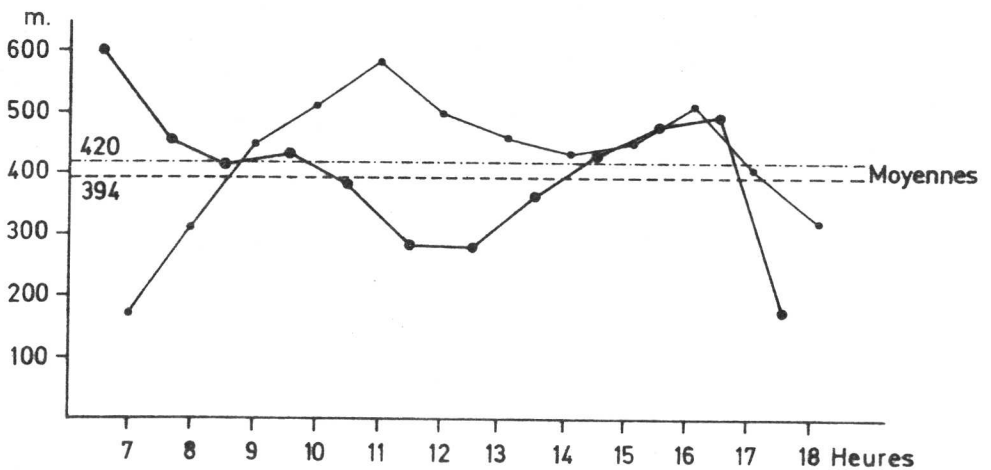


Fig. 14 : Distance moyenne parcourue à chaque heure de la journée

- : Troupe de Ihema
- -○- - : Troupe de Gilgil, Kenya (d'après HARDING, 1976, p.177)

Les données de HARDING (n = 100 jours d'observations) nous permettent de comparer les déplacements de deux troupes de *Papio anubis*. A Gilgil, l'activité des babouins commence plus tard, la vitesse des déplacements augmente jusqu'à midi puis elle diminue et augmente à nouveau vers 16 h.

Ici encore, nous pouvons constater la variabilité du patron d'activité journalier de deux groupes d'une même espèce exploitant des milieux différents (le site de Gilgil est un habitat ouvert, dans la Rift Valley, cfr. fig. 2).

IV.5. OCCUPATION DES DORTOIRS

Huit dortoirs différents ont été occupés par la troupe de Ihema au cours des cinq mois d'observations. Certains d'entre eux peuvent être considérés comme des dortoirs secondaires, n'étant fréquentés qu'occasionnellement. Presque tous les soirs, entre 17 et 18 h., chaque dortoir est examiné aux jumelles depuis la piste la plus proche et la présence d'un sous-groupe ou d'une troupe voisine est notée.
 Remarque : Au mois de mai, les observations sont fragmentaires car plusieurs dortoirs (L.1, C.5-Est, C.1) n'étaient pas connus (fig. 12).

Tableau 8. Occupation des dortoirs

DORTOIRS :	L.3	L.1	C.1	C.4	C.5-0.	C.5-E.	K.4	S.8
10 / 5	●							
11 / 5	●							
12	●							
14	●							
16							∇	
17	●							
18	●						∇	
20					●			
21	●							
22					●			
23					●			
24	●				∩		∇	
25							∇	
26	●				∩			
27		●						
28	●							
29	●							
30	●							
31	●						∇	
1 / 6	●						∇	
2		●					∇	
3	●					∩	∇	
4	●							
5		●						
6		●						
7	∩	●						
8	●							
9			●					
10	∩	●						
11			●					
12	∩		●					
14		●						
15			●					
16			●					
17		●						
18			∇		●		∇	
19	●							
20	●		∩				∇	
21 / 6		●					∇	
22		●					∇	
23					●			

DORTOIRS :	L.3	L.1	C.1	C.4	C.5-0.	C.5-E.	K.4	S.8
24 / 6								
25	●	V			V			
26	●		V					
27				●	▷			
28		▷	●					
29		●						
30			●		V			
1 / 7	●		▷					
2			●				V	
3				●			▷	
4	●				V			
5			●					
6			●		V			
7		●						
8		V			●		V	
9	●							
10					●			
11						●		
12						●		
13	●							
14	●							
15						●		
16						●		
17		●						
19						●		
20					●			
21						●		
22						●		
23						●		
24	●			▷				
25				●			▷	
30	●			▷				
31				▷		●	V	
1 / 8	●						V	
2	●							
3				●				
5						●		
6						●		
7	●							
8	●							
9				●			▷	
10			V			●		
11	●							
12	●		V					
13			V	●	▷			
14			●					
15	●							
16	●						▷	
17			V			●		
18						●		
19						●		
20				▷		●		
21						●		
22						●		

DORTOIRS :	L.3	L.1	C.1	C.4	C.5-0.	C.5-E.	K.4	S.8
23 / 8						●		
26						●		
27	●	v						
28						●		
29	●	v						
30	●							
31						●	v	
2 / 9	●							
3	●							
13	●							
14	●							
15						●		●
16							v	●
17	●	v						
18	●				v			
19	●						v	
20	●						v	
21							v	●
22	●							
23	●							
24	●							
25			v					●
26	●							
27							v	
130 jours :	54	14	14	9	12	25	3	4
% :	41.5	10.8	10.8	6.9	9.2	19.2	2.3	3.1

La troupe de Ihema :

Un sous-groupe de Ihema :

Une troupe voisine :

Constitution des dortoirs

1) Le dortoir principal est situé au bord du lac Ihema (L.3), au lieu-dit "Gashiranyota". C'est un groupement de hauts arbres, constitué de *Ficus ovata*, *Ficus vallis-choudae*, *Acacia sieberana vermoeseni* et *Albizia petersiana*. Les arbres préférés sont les plus grands *Ficus ovata* mais lorsque la troupe est très nombreuse (au complet + groupe voisin) les babouins s'installent dans les arbres à proximité des *Ficus*. Entre la frange d'arbres et la piste, une zone dégagée est très souvent occupée avant l'installation dans les arbres ainsi qu'au petit matin, à la descente du dortoir; l'activité sociale y est intense à ces moments-là (comportement de lustrage mutuel ou "allo-grooming" et interactions agonistiques).

2) Le second dortoir est situé sur le versant Est de la colline C.5. Il est constitué de bosquets xérophiles à *Haplocoelum*, *Tarenna* et *Tricalysia*, dont émergent quelques *Albizia petersiana*. Les individus installés dans ces derniers ont une vue excellente sur la zone de piedmont et détectent un danger distant de près d'un kilomètre, en émettant leur cri d'alarme.

3) Le dortoir situé dans la partie sud du domaine vital, au bord du lac (L.1) est occupé par la troupe de Ihema et par la troupe Sud. Il se compose de deux "bouquets" d'Albizia petersiana.

4) Le quatrième dortoir, situé sur le versant Est de la colline 1, s'est déplacé depuis l'année dernière : il se trouvait, en 1980, dans une petite forêt sèche traversée par la piste qui monte vers l'hôtel. Cette piste est empruntée chaque jour par le camion isotherme de la pêcherie et régulièrement par les touristes qui quittent l'hôtel à 6 h. ou y arrivent le soir. Ces passages de véhicules ont dû déranger les babouins au dortoir et les pousser vers un endroit plus tranquille, en retrait de la piste. Sa composition est semblable aux autres dortoirs de colline (C.5 et C.4).

5) et 6) Deux dortoirs relativement peu fréquentés, partagés avec la troupe de Kiyonza, sont situés sur les versants Ouest des collines 4 et 5.

7) Le dortoir K.4 est situé sur la falaise rocheuse, versant Est de la colline Kiyonza. Il est surtout occupé par la troupe de Kiyonza qui fréquente quotidiennement les alentours de l'hôtel (point d'eau).

8) Enfin, le dortoir S.8, à la limite N.-E. du domaine vital, est le dortoir principal de la troupe de Lulama et a été occupé seulement 4 fois par la troupe de Ihema.

Il arrive quelques fois que deux troupes voisines aboutissent en fin de journée à un même dortoir. A ce moment, on n'observe pas de rivalité pour les branches préférées; les individus arrivés les derniers s'installent dans les arbres voisins (le dortoir L.3 s'étend parfois sur 4 à 500 m le long du lac) ou bien, lorsqu'il s'agit de deux troupes complètes, la dernière renonce à s'installer au dortoir occupé et s'éloigne rapidement vers un autre dortoir (par exemple, la troupe Sud arrivant au dortoir L.3 déjà occupé par la troupe de Ihema, fait demi-tour et va s'installer au dortoir L.1).

IV.6. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Les Papio sont omnivores et ont besoin d'eau quotidiennement. Leur régime se compose essentiellement de végétaux (arbres et herbes) dont ils consomment différentes parties : les fruits (57,1 %); les feuilles (21,4 %); les graines (14,3 %); les fleurs et les bourgeons (4,2 %); les racines et les bulbes (3,6 %) (d'après MORENO-BLACK, 1977).

Le régime alimentaire varie cependant d'une région à l'autre et même d'une troupe à l'autre, en fonction des ressources disponibles et des habitudes alimentaires acquises par tradition. ALTMANN (1970) remarque que les Papio cyno. de l'Amboseli - Kenya se nourrissent principalement d'herbes (rhizomes et jeunes pousses) et de l'Acacia xanthophlea (feuilles, sève et gousses). DE VORE (1962) inventorie 50 espèces végétales entrant dans la composition du menu des babouins au P.N. de

Nairobi. HALL (1963) distingue 94 espèces végétales utilisées par les chacma (*P. ursinus*) en Afrique du Sud. ROWELL (1966) observe de fortes variations du régime alimentaire en fonction des cycles de fructification des différentes espèces ligneuses des galeries forestières d'Ishasha - Ouganda.

Un supplément protéinique est trouvé dans les proies animales : termites, fourmis, larves diverses, oeufs d'oiseaux, rongeurs, petits ongulés et autres primates (grivet et galago). Le comportement prédateur ne se retrouve pas chez tous les babouins. Il s'agirait d'une "tradition culturelle" propre à chaque troupe. La fréquence des captures, le statut social du chasseur (souvent un mâle adulte), les préférences pour tel ou tel type de gibier sont variables d'un groupe à l'autre et au cours du temps (STRUM, 1975).

L'étude du régime alimentaire des babouins de Ihema pose quelques problèmes méthodologiques liés aux conditions de visibilité très variables d'un endroit à l'autre. L'échantillon d'observation obtenu au cours de ces cinq mois d'habitation est biaisé et les chiffres indiqués dans le tableau 9 n'ont donc pas de valeur définitive. Des données complémentaires sont obtenues à partir de l'analyse de plusieurs échantillons (4.5 kg) d'excréments récoltés tous les quinze jours à partir du mois de juin.

Tableau 9. Régime alimentaire (valeurs relatives) des babouins du groupe Ihema

Espèce (parties consommées)	%
<i>Ziziphus mucronata</i> (baies)	18.0
<i>Tricalysia congesta</i> (baies et feuilles)	7.7
<i>Tarenna graveolens</i> (baies et feuilles)	5.9
<i>Haplocoelum gallaense</i> (baies)	3.0
<i>Sansevieria gracilis</i> (feuilles et nodosités des racines)	5.6
Poacées et autres plantes herbacées indéterminées (jeunes pousses après les feux et inflorescences de <i>Panicum</i>) (Racines, bulbes, rhizomes...)	5.9
<i>Asparagus abyssinicus</i> (fleurs, feuilles, fruits)	5.3
<i>Acacia sieberana kagerensis</i> (gousses en fin de saison humide et fleurs et jeunes feuilles en fin de saison sèche)	7.7
<i>Albizia amara</i> (idem)	5.0
<i>Acacia hockii</i> (gousses et résine)	5.6
<i>Ac. gerardii</i> (gousses, feuilles)	5.0
<i>Markhamia angustifolia</i> (gousses)	3.0
<i>Lannea humilis</i> (résine, racines et feuilles jeunes)	2.7
<i>Ficus ovata</i> et <i>F. vallis-choudae</i> (figues)	2.7
<i>Strychnos usambarensis</i> (baies)	0.6
<i>Strychnos lucens</i> (baies)	0.6
<i>Ximenia caffra</i> (drupes)	0.9
<i>Olea africana</i> (drupes)	0.9
<i>Rhus natalensis</i> (feuilles)	0.9
<i>Capparis sepiaria</i> (feuilles et fruits)	0.6
<i>Erythrina abyssinica</i> (feuilles et fleurs)	0.6
<i>Rhamnus staddo</i> (fruits)	0.6
<i>Grewia mollis</i> (drupes)	0.6
<i>Albizia petersiana</i> (gousses)	0.6
<i>Ormocarpum trichocarpum</i> (jeunes feuilles)	0.6
<i>Aloe macrosiphon</i> (partie charnue des feuilles)	0.6
<i>Synadenium grantii</i> (feuilles charnues)	0.3

Sept échantillons de + 600 g d'excréments ont été récoltés à quinze jours d'intervalle (un fin juin, deux en juillet, deux en août et deux en septembre). Après avoir séché deux jours au soleil, les échantillons sont tamisés de façon à séparer les graines non digérées des autres résidus végétaux (fibres végétales). Les graines sont ensuite identifiées, par comparaison avec les graines d'une collection réalisée au cours de cette étude, lors de la fructification des différentes espèces. Seules les graines suffisamment dures sont retrouvées intactes, les fleurs, les gousses d'Acacia, les feuilles, les figues de Ficus et les herbes forment un résidu fibreux et poussiéreux non analysé. Les données de ces échantillons complètent les résultats d'observation directe et montrent une variation du régime alimentaire au cours de la saison sèche. Les résultats de ces analyses sont présentés dans le tableau 10.

Tableau 10. Analyse des excréments (n = 7 échantillons de 680 g) de babouins

Eau = 72 %, extrait sec = 28 %

Constituants	Juin	Juillet	Août	Septembre
<u>Tricalysia</u>	68 %	70 %	19 %	14 %
<u>Tarenna</u>	-	-	3 %	-
<u>Haplocoelum</u>	9 %	5 %	-	-
<u>Ziziphus</u>	-	3 %	23 %	22 %
<u>Grewia + olea</u>	1 %	2 %	1 %	-
Résidu non analysé	22 %	20 %	54 %	48 %

La consommation de Tricalysia diminue nettement à partir du mois d'août, de même que celle de baies d'Haplocoelum. Par contre, en août et septembre, le résidu de fibres végétales devient très important traduisant une augmentation de la consommation d'herbes, de fleurs (Albizia et Acacia sieb.) et de l'Asparagus abondants en fin de saison sèche (cfr. supra). Les baies de Ziziphus constituent une ressource importante dès la fin de juillet.

Le régime alimentaire des babouins de Ihema apparaît donc déjà très variable au cours d'une seule période de 4-5 mois.

Le comportement alimentaire proprement dit (attitudes, mouvements ayant une fonction alimentaire) est aussi très diversifié. Au cours des observations, de nombreux croquis des attitudes pendant l'alimentation ont été réalisés. Ici encore, le problème de quantification n'a pas pu être résolu et je me suis limitée, dans un premier temps, à une approche qualitative, décrivant les différents comportements alimentaires observés.

1) Cueillette de baies dans les arbres

Plusieurs attitudes ont été observées lorsque un individu cherchait à atteindre les baies de Ziziphus ou de Tricalysia.

- Position debout sur trois pattes "tripedal feeding", cfr. ROSE (1977), la main libre saisissant les fruits entre le pouce et l'index et les portant à la bouche (figure 15a).

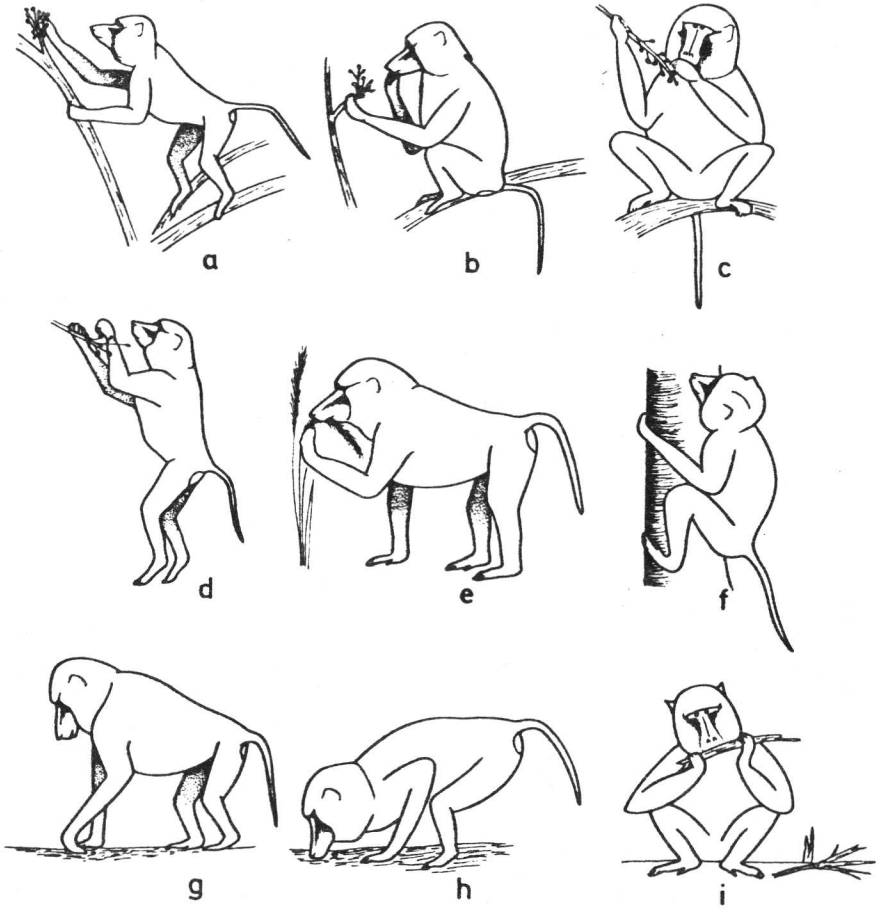


Fig.15 : ATTITUDES ET MOUVEMENTS A FONCTION ALIMENTAIRE. (voir texte).

- Position assise, une main attire une branche garnie de baies qui sont cueillies par l'autre main (fig. b et c).
- Position debout sur deux pattes ("bipedal feeding", ROSE, 1977), une main saisit une branche, l'autre cueille les fruits (figure d).

2) Cueillette des herbes au sol

Cette posture, debout sur trois pattes, la main libre arrachant les herbes et les portant à la bouche, est décrite par ROSE (1977, fig. 3, p. 70).

La consommation des graminées à maturité nécessite un comportement particulier : les inflorescences de Panicum maximum sont glissées entre les dents de façon à séparer les graines du reste de la plante laissé intact (Figure e). Ce comportement est très fréquent dans les savanes arborescentes à Panicum, en fin de saison des pluies.

3) Ecorcement

Les babouins sont friands de résine de Lanea humilis et d'Acacia hockii. Celle-ci est obtenue en écorçant les troncs d'arbres à l'aide des incisives et des canines, le babouin étant debout sur les pattes postérieures ou agrippé au tronc (f).

4) "Fouissement" ou recherche de plantes souterraines

Les racines sont obtenues en grattant le sol à l'aide des ongles des mains, jusqu'à 15 cm de profondeur, puis elles sont arrachées avec les incisives (g et h).

5) Recherche de larves xylophages

Après avoir cassé le tronc d'un arbuste mort, le babouin assis, ronge le bois mort saisi à deux mains, jusqu'à la mise à jour des galeries de larves dont il se régale (i). Les jeunes Acacia hockii morts sont souvent exploités de cette manière par la troupe de Ihema.

6) Chasse des petits mammifères

Ce comportement prédateur est décrit abondamment par STRUM (1975). J'ai pu observer deux captures de jeunes impalas à Ihema : deux à trois mâles adultes se déchirent la proie encore vivante ! Les interactions agonistiques sont violentes à ce moment d'excitation intense et les autres évitent d'approcher. J'ai également observé les poursuites par un mâle adulte d'une jeune impala et d'un francolin ; le mâle abandonna dans le premier cas après 200 m de poursuite et, dans le second cas, après l'envol du francolin.

Les patrons de comportement alimentaire des babouins sont très diversifiés et très adaptables aux modifications des ressources du milieu (par exemple : exploitation de déchets alimentaires à l'hôtel Akagera ou des cultures de babanes, manioc, sorgho, etc... à la limite du P.N.A.; cfr. aussi MAPLES, 1976).

L'utilisation d'outils n'a pas encore été observée dans le genre Papio. Mais l'utilisation combinée d'organes précis et puissants (pouce, index, machoires, musculature des bras...) permet au babouin d'exploiter une grande variété de ressources alimentaires. Son régime alimentaire omnivore et ses capacités d'adaptation lui permettent de survivre et de coloniser les milieux les plus variés et les plus arides. L'évolution morphologique et socio-éthologique des Papios va dans le sens d'une exploitation optimale des milieux ouverts (cfr. DE VORE, 1962) mais cette spécialisation n'a pas réduit les capacités d'apprentissage qui permettent aux individus du genre de s'adapter à un milieu forestier ou à des

milieux totalement transformés par l'homme.

V. DISCUSSION

L'intérêt de l'étude d'une nouvelle population de babouins réside essentiellement dans la variabilité des comportements et habitudes de ces Primates. Cette variabilité est le résultat de processus adaptatifs qui se situent à deux niveaux :

- 1) Au niveau phylogénétique, la sélection "socio-naturelle" favorise l'acquisition de caractères morphologiques, physiologiques et comportementaux, programmés dans le génome, permettant à l'animal de survivre et de se reproduire dans son milieu.
- 2) Au niveau ontogénétique : pendant sa croissance et son développement, l'animal réagit aux multiples stimuli de son environnement physique et social et acquiert des réponses comportementales (habitudes, traditions, préculture, ITANI, 1957) qui peuvent présenter une grande variabilité inter-individuelle et intraspécifique.

L'adaptation des espèces, d'un point de vue phylogénétique, a été abondamment étudiée par les zoologues évolutionnistes depuis DARWIN, et les sociobiologistes depuis WILSON. Mais l'importance des acquisitions ontogénétiques comme processus d'adaptation de l'individu à son environnement est souvent négligée par les évolutionnistes qui considèrent ce type d'adaptation comme un processus secondaire, éventuellement préprogrammé génétiquement. Ou bien, le processus d'apprentissage ontogénétique est étudié pour lui-même, en laboratoire, par les psychologues behavioristes depuis WATSON et SKINNER, qui se concentrent davantage sur le processus, son mécanisme, que sur la valeur adaptative des comportements appris. Il semble pourtant évident que - du moins pour les mammifères supérieurs - les apprentissages réalisés au cours de l'ontogenèse sont déterminants pour l'individu, tant pour sa propre survie que pour celle de ses descendants.

Les observations en milieu naturel visent à recueillir un maximum de données permettant de comparer les "stratégies adaptatives" mises au point par différentes populations d'un même groupe taxonomique au cours de l'évolution phylogénétique et ontogénétique (apprentissages individuels et sociaux)

L'information bibliographique, dont on dispose actuellement pour le genre Papio, est extrêmement abondante mais aussi de niveaux très variables. Les méthodes de récolte de données sont parfois tellement divergentes que les résultats d'études parallèles ne sont pas comparables. C'est pourquoi, au cours de cette recherche sur les babouins de l'Akagera, un fil conducteur nous ramènera constamment à quelques études fondamentales (ALTMANN, 70 et 80; HARDING, 76; HAUSFATER, 75, JAY, 68, NAGEL, 73; SUGAWARA, 79, etc...) de façon à obtenir des résultats méthodologiquement comparables à celles-ci et qui permettraient, dans une thèse doctorale, d'envisager globalement les capacités adaptatives du genre Papio.

VI. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALDRICH-BLAKE, F.P.G., 1970
Problems of social structure in forest monkeys.
in : Social behaviour in birds and mammals, 79-102, CROOK (Ed.),
London Ac. Press.
- ALDRICH-BLAKE, F.P.G.; T. BUNN; R. DUNBAR & P. HEADLEY, 1971
Observations on baboons, Papio anubis, in an arid region in Ethiopia.
Folia primatologia 15, 1971, 1-35.
- ALTMANN, S.A. & ALTMANN, J., 1970
Baboon ecology. African field research.
Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 2è édition 1973, 220 p.
- ALTMANN, S.A., 1979
Baboon progressions : Order or chaos ?
Anim. Behav., 27, 1979, 46-80.
- ALTMANN, J., 1980
Baboon mother and infants.
Harvard University Press, London 1980, 240 p.
- BOESE, G.K., 1975
Social behavior and ecological considerations of West African
baboons (Papio papio).
in : Socioecology and psychology of primates, TUTTLE (Ed.), Mouton,
The Hague.
- CROOK, J.H., 1970
The socio-ecology of primates.
in : Social behav. in birds and mammals, CROOK (Ed.), London Academic
Press.
- DE VORE, I., 1962
The social behavior and organization of baboon troops.
Anthropological dissertation, Chicago, 1962.
- DE VORE, I. & K.R.L. HALL, 1965
Baboon Ecology.
in : Primate behavior. Field studies of monkeys and apes, 20-52,
DE VORE (Ed.), Holt, Rinehart & Winston, New-York, 1965.
- DORST, J. & P. DANDELLOT, 1972
Guide des grands mammifères d'Afrique.
Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Suisse, 1972.
- HALL, K.R.L., 1963
Variations in the ecology of the chacma baboon (Papio ursinus).
Symp. Zool. Soc. London, 10, 1963; 1-28.
- HALL, K.R.L. & I. DE VORE 1965
Baboon social behaviour.
in : Primate behaviour. Field studies. DE VORE (Ed.), 53-110, New-
York, 1965.
- HARDING, R.S.O., 1976
Ranging patterns of a troop of baboons (P. anubis) in Kenya.
Folia Primatol., 25, 1976, 143-185.

- HAUSFATER, G., 1975
 Dominance and reproduction in baboons (Papio cynocephalus).
 Contrib. Primatol., 7, 1975, Basel-Karger.
- JAY, P., 1968, Ed.
 Primates. Studies in adaptation and variability.
 New-York, Holt, Rinehart & Winston, 1968.
- KISS, 1976
 Etude hydrobiologique du lac Ihema - P.N.A.
 I.N.R.S. Butare, Rwanda, 1976.
- KUMMER, H., 1968
 Two variations in the social organization of baboons.
 in : Primates. Studies in adaptation and variability, JAY (Ed.) *ibid.*,
 293-312.
- KUMMER, H., 1971
 Primate societies. Group of ecological adaptation.
 Aldine-Atherton, Chicago, New-York, 1971.
- MAPLES, W.R. & al., 1976
 Adaptation of cropraiding baboons in Kenya.
 Amer. J. Phys. Anthropol., 45, 1976, 309-316.
- MONFORT, A., 1974
 La grande faune africaine, simple curiosité pour le naturaliste ou
 potentiel économique inexploité.
 in : Zoologie et Assistance technique, RUWET (Ed.), 27-52, FULREAC,
 Liège.
- MONFORT, N., 1981
 Problèmes de conservation et de gestion au P.N.A. et au domaine de
 chasse du Mutara (Rwanda) : I. La décennie 1968-1978.
 Cahiers d'Ethologie appliquée, 1, 81-104.
- NAGEL, U., 1973
 A comparison of anubis, hamadryas and their hybrids, in Ethiopia.
 Folia Primatol., 19, 104-165.
- OWENS, N.W., 1975
 Social play behaviour in free-living baboons (Papio anubis).
 Animal Behaviour, 23, 1975, 387-408.
- POST, D.G., 1981
 Activity patterns of yellow baboons (Papio cynocephalus), Kenya.
 Anim. Behav., 29, 1981, 357-374.
- RANSON, T.W., 1971
 Ecology and social behavior of baboons in Gombe Stream N.P.
 Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley.
- RHINE, R.J., 1975
 The order of movement of yellow baboons (Papio cynocephalus).
 Folia Primatol., 23, 72-104.
- ROSE, M.D., 1977
 Positional behaviour of olive baboons (P. anubis) and its relation-
 ship to maintenance and social activities. Primates, 18, 59-116.

- ROWELL, T.E., 1966
Forest living baboons in Uganda.
J. Zool., 149, 344-364.
- SEYFARTH, R.M., 1978
Social relationships among adult males and females baboons.
Behaviour, 64, 204-226.
- STRUM, S.C., 1975
Primate predation. Interim report of the development of a tradition
in a troop of olive baboons. Science, 187, 755-757.
- SUGAWARA, K., 1979
Sociological study of a wild group of hybrid baboons...
Primates, 20, 21-56.
- TROUPIN, G., 1966
Etude phytocénologique du P.N.A. et du Rwanda oriental.
Thèse d'agrégation de l'enseignement supérieur, Univ. de Liège.
- WASHBURN, S.L. & I. DE VORE, 1962
Ecologie et comportement des babouins.
La Terre et la Vie, 109, 133-149.
- WILSON, E., 1975
Sociobiology : The new synthesis.
Cambridge, Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1975.

REMERCIEMENTS

La réalisation de ces observations au Parc National de l'Akagera a été possible grâce à l'autorisation de circuler librement que Monsieur Benda Lema, Directeur de l'Office Rwandais du Tourisme et des Parcs Nationaux, a bien voulu m'accorder; à la contribution financière du FRFC via le Service d'Ethologie de l'Université de Liège, et à celle du CECODEL, ainsi qu'à l'aide de nombreuses personnes au Rwanda: MM. V. Franck, le personnel de la Pêcherie de Ihema, MM. Monfort et M.J.P. Van de Weghe. Je tiens à remercier aussi Monsieur le Professeur Richelle (Psychologie expérimentale - U.Lg.) qui m'a laissé le choix entre un travail expérimental en laboratoire et une recherche éthologique sur le terrain, et Monsieur le Professeur RUWET (Ethologie - U.Lg.) qui, depuis toujours, stimule mon enthousiasme pour la recherche en éthologie.