

Variabilité comportementale à l'intérieur du genre *Cephalophus* (Ruminantia, Bovidae), par l'exemple de *C. rufilatus* Gray, 1846

Par G. DUBOST et F. FEER

Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum, Brunoy, France

Reception du Ms. 27. 10. 1986

Abstract

Behavioural differences in the genus Cephalophus (Ruminantia, Bovidae), as illustrated by C. rufilatus Gray, 1846

Studied the behaviour of *Cephalophus rufilatus* in captivity. Although most behavioural characters are shared by other duikers, this species shows some unique features as yet not encountered in the genus *Cephalophus*: lack of social play and reciprocal allogrooming, Laufschnal very rudimentary, mount of partners by the receptive female, droppings in pile, etc. . . . *C. rufilatus* is intermediate between diurnal and nocturnal species, according to specific behaviour as well as social life. The genus *Cephalophus* is very homogeneous in basic behaviours such as locomotion, excretion, marking and reproduction, but variable, considering behavioural patterns directly depending on life conditions (habitat, diet and activity rhythm). Accordingly, due to actual presence of "archaic" and "advanced" characters, the duiker group cannot any longer be considered as the most primitive among Bovids.

Introduction

L'étude de la biologie des Céphalophes connaît actuellement un certain développement, et ceci correspond sans doute au fait que cette sous-famille de Bovidés est morphologiquement l'une des plus homogènes, qu'elle est abondamment représentée dans toutes les formations forestières d'Afrique, et que son étude était restée jusqu'à présent à peu près totalement négligée. Faute d'arguments paléontologiques, on ne connaît rien de l'origine de ce groupe original, de ses rapports avec les autres Bovidés et il est donc difficile de lui assigner un niveau phylogénétique et évolutif précis.

Dans la plupart des ouvrages, les Céphalophes sont habituellement présentés selon un modèle unique de petit ruminant forestier, crépusculaire ou nocturne, et solitaire. Cela reflète l'extrême indigence des renseignements dont on dispose sur eux, mais cela représente également une caricature de la réalité, puisqu'il existe, au contraire, de grandes différences interspécifiques: – dans la taille et le poids corporel (3 à 80 kg); – dans la morphologie (espèces pourvues de cornes dans les 2 sexes ou, au contraire, cornes présentes uniquement chez les mâles; corps lourd et trapu, monté sur des pattes courtes, ou léger avec de longs membres); – dans l'écologie (hôtes de pleine forêt, de régions arbustives ou même de steppes; espèces de terrain sec ou espèces localisées au bord des cours d'eau); – dans l'alimentation (frugivores ou folivore-herbivores); – dans le rythme d'activité (diurnes ou nocturnes exclusifs, ou diurne-nocturnes); – dans le comportement et la vie sociale (solitaires ou couples stables; contacts interindividuels rares ou très fréquents et variés).

Une espèce, *Cephalophus rufilatus* Gray 1846, semble occuper une place particulière, puisqu'elle présente un certain nombre de traits permettant de relier les nombreuses espèces de pleine forêt du genre *Cephalophus* au genre monospécifique de savane et de steppe *Sylvicapra*. Comme la plupart des autres espèces de Céphalophes, on peut estimer que sa biologie est inconnue, puisque seul DITTRICH (1972) en a fait une brève étude en

captivité. Par comparaison avec les quelques espèces sur lesquelles nous avons quelques renseignements précis, il semble donc nécessaire de dresser un premier bilan de son comportement, de manière à pouvoir mieux comprendre le groupe des Céphalophes par comparaison avec les autres Bovidés.

C. rufilatus se rencontre au nord de l'Equateur, de la Gambie jusqu'à l'ouest de l'Ouganda. C'est un habitant des forêts claires, galeries forestières ou bordures de forêt, parfois même de la savane, mais jamais de la forêt ombrophile dense. C'est une espèce d'assez petite taille, de 10 à 14 kg (BLANCOU 1958, 1962; HALTENORTH 1963; KINGDON 1979, 1982; RALLS 1984). Le corps est légèrement bas du devant, de couleur rouge-orangée avec une teinte gris-noir sur le museau et le front, le milieu de la croupe, la queue et les pattes. Il n'y a pas de plages blanches bien nettes, si ce n'est un peu sur la lèvre supérieure et le bord des oreilles. La touffe frontale est développée dans les deux sexes. Les glandes préorbitaires, proéminentes, s'ouvrent selon une ligne rectiligne de pores. L'espèce est pourvue de glandes inguinales. Le mâle seul possède des cornes, la femelle ne présentant que des petits boutons osseux plus ou moins invisibles à l'extérieur. On ne connaît ni son rythme d'activité ni son régime alimentaire: elle pourrait être diurne-nocturne et se nourrir de fruits, feuilles et herbes (BAUDENON 1958; HALTENORTH 1963; KINGDON 1982). Dans la nature, on rencontre les animaux le plus souvent seuls, rarement à 2 ou 3.

Matériel et méthodes

Les observations ont été faites au Zoo de Piétat (France) en septembre 1982 et juin 1983. Les animaux avaient à leur disposition un terrain d'environ 7.000 m², comprenant une prairie centrale de 2.800 m², parsemée de quelques arbres et bordée par une zone partiellement boisée comprenant différents abris.

L'espèce y a été introduite en 1974. Depuis cette date, des naissances ont eu lieu régulièrement chaque année. Au début de notre étude, la population comptait 6 individus: un mâle adulte de 6 ans (M1), 2 femelles adultes de plus de 7 ans (F1 et F2), une femelle subadulte de 2 ans (F3), un jeune mâle de 18 mois (M2) et une jeune femelle de 7 semaines (F4). La femelle F1 était la mère de M1, M2, F2 et F4. La femelle F2 était la mère de F3; elle donna naissance à un nouveau jeune en juin 1983. Comme le suppose DITTRICH (1972), les naissances ont lieu tous les mois de l'année (janvier: 1; février: 1; mars: 1; mai: 1; juin: 1; août: 1; septembre: 2; décembre: 1). Une durée de gestation de 248 jours a été calculée pour la femelle F2, ce qui correspond aux chiffres fournis par DITTRICH (223-241 jours). Comme chez *C. zebra* (SCHWEERS 1984), la femelle peut se retrouver en oestrus très peu de temps après avoir mis bas (6 jours chez F2), ce qui correspond vraisemblablement à un oestrus post-partum bien plus précoce que les 4,5 semaines citées par DITTRICH.

Les observations ont été conduites en suivant à tour de rôle chaque individu durant une journée complète, exception faite de la longue période de repos de la mi-journée. Durant chaque séjour, chaque animal a été ainsi observé pendant 2 journées espacées l'une de l'autre par 4 jours. Tous les comportements individuels et sociaux ont été décrits, photographiés, comptés et chronométrés.

Résultats

Description des différents comportements

Activité

Dans les conditions de captivité, *C. rufilatus* apparaît comme une espèce essentiellement diurne. Lors des visites que nous avons faites au cours de la première moitié de la nuit, tous les animaux étaient inactifs, même par clair de lune; s'ils étaient dérangés par la lumière de la lampe, ils se levaient, mais se recouchaient peu de temps après.

Les maximums d'activité se produisent le matin et en fin d'après-midi, avec une pause plus ou moins absolue en milieu de journée. Chaque animal est généralement actif à 45-70 % de son temps, et il n'apparaît pas de différences individuelles notables, exception faite des jeunes qui sont beaucoup moins actifs que les subadultes ou adultes.

Les repos qui sont pris en cours de journée se passent souvent sous abri, mais ils

peuvent également avoir lieu en plein air et à découvert: milieu de prairie ou pied d'un arbre ou d'un rocher. On compte 5 à 10 places de repos diurne différentes par individu; 1 à 3 d'entre elles sont plus utilisées que d'autres et ce sont alors des places abritées. Les jeunes sont particulièrement fidèles à une place déterminée.

Contrairement à la journée, les places de repos nocturne sont peu nombreuses; ce sont toujours des places abritées et retirées.

Il n'y a aucune place de repos propre à un individu, pas plus qu'il n'existe un quelconque partage du terrain ou une défense d'une zone par un individu quelconque, même lorsqu'il y a un nouveau-né. De jour comme de nuit, le regroupement de 2 ou plusieurs individus dans la même place de repos est donc courante.

Déplacements

L'animal marche la tête et le cou portés à hauteur de garrot; la queue est alors continuellement agitée d'un côté à l'autre. Parfois, il hume en relevant le museau à l'oblique.

L'inquiétude se manifeste par un soufflement qui est répété. L'animal s'arrête, la tête droite, une patte antérieure ou postérieure bloquée en l'air. Une reconnaissance de la source d'inquiétude peut se faire à 10 m de distance, selon un déplacement en demi-cercle, accompagné de soufflements, mais sans tapement du sol. La fuite se fait par une série de bonds allongés, les 2 pattes antérieures puis les 2 postérieures à l'unisson.

C. rufilatus ne possède aucun cérémonial de coucher; à une seule occasion, un individu a brièvement gratté la place. Par contre, tous les individus peuvent gratter le sol de plusieurs coups de leurs pattes antérieures, alternativement ou non, pour chercher à manger. Pour prendre des bourgeons et des feuilles au bout des branches, ils se dressent sur leurs pattes arrières, mais ils ne sont pas capables de maintenir longtemps cette position.

Le jeu est presque exclusivement le propre des jeunes et subadultes. Il est toujours solitaire et principalement à base de course et de saut: l'animal court autour d'un adulte ou d'un obstacle, en effectuant des demi-tours, des sauts sur place ou des bonds allongés.

Miction, défécation, Flehmen

Il n'y a pas d'attitude corporelle notable lors de la défécation où les animaux s'accroupissent très peu, sans avoir ni gratté ni marqué la place, mais souvent après avoir senti le sol. Par contre, pour la miction, la femelle baisse son arrière-train presque jusqu'au sol et le mâle recule fortement les pattes arrières.

L'urine et les fèces ne sont jamais émis d'une manière dispersée, mais au contraire presque toujours déposés sur certains emplacements situés sur une surface dégagée comme la prairie. Chaque nouvelle émission de fèces se fait donc sur une des zones déjà utilisées à cet effet: 98 % des laissées (342/350) se rencontrent ainsi sur moins de 11 % de la surface de la prairie. Chaque zone représente de 10 à 40 m², et comprend de 10 à 70 laissées différentes.

Le Flehmen est uniquement le fait du mâle adulte à l'urine d'une femelle. Au cours de ce comportement, l'attitude corporelle est tout à fait semblable à celle des autres céphalophes: tête droite ou tournée, bouche entrouverte (Fig. 1). Le Flehmen est presque toujours unique et dure peu longtemps: 9,2 secondes \pm 2,0 (N = 16).

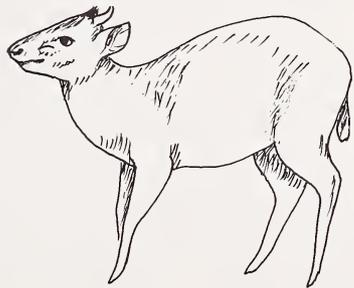


Fig. 1. Flehmen du mâle, la bouche peu entrouverte (dessin d'après photo)



Fig. 2. Marquage préorbitaire d'une femelle contre un tronc (dessin d'après photo)

Marquage préorbitaire

Comme tous les Céphalophes, le marquage préorbitaire est un comportement fréquent chez tous les individus qui dispersent ainsi partout où ils passent leurs sécrétions sur tous les supports verticaux, à hauteur de tête. L'individu flaire tout d'abord à petits coups la place à marquer, tête droite, puis il y applique sa zone glandulaire en tenant la tête de côté et il la frotte en ouvrant la bouche et en tirant souvent la langue (Fig. 2). Au lieu de flairer la place, il peut également la lécher ou la gratter avec ses incisives inférieures. Plusieurs marquages peuvent être faits successivement par un même animal à la même place, mais il y a toujours un contrôle du support entre 2 marquages suc-

cessifs. Les adultes peuvent parfois flairer ou lécher une place sans la marquer, mais ce comportement est plutôt le propre des jeunes qui ne semblent pas marquer avant la 2e année.

81 à 99 % des marquages sont uniques ($N = 2887$), mais les femelles peuvent répéter leurs marquages plusieurs fois (2 à 6) sur le même site, les mâles le faisant rarement plus de 2 fois. Ces marquages répétés peuvent se faire en utilisant alternativement les 2 côtés de la tête, et à des places différentes. Lorsque 2 individus se trouvent en activité au même endroit, il arrive que le comportement de marquage de l'un incite le 2e à venir marquer aussitôt après sur le même site ou à côté; cela est particulièrement évident lorsque les 2 animaux sont engagés dans un comportement agonistique.

Le marquage préorbitaire a lieu durant toutes les périodes actives de l'individu; il est d'autant plus fréquent que l'animal est excité. On en compte en moyenne de 21 à 60 par heure d'activité, mais les femelles semblent un peu plus actives à ce point de vue que les mâles (respectivement 25 à 60 marquages par h. contre 21 à 34), mais cela peut correspondre dans cet élevage à un niveau de compétition plus grand entre elles qu'entre les mâles. Dans les 2 sexes, la fréquence des marquages croît directement avec l'âge.

Sur ce petit terrain d'environ 0,7 ha, chaque individu utilise de 107 à 175 sites de marquage différents. Là encore, les femelles possèdent plus de sites que les mâles et, chez elles, le nombre varie conformément à l'âge; il en est de même du nombre moyen de marquages sur chaque site: 2,09 à 3,14.

Le degré d'utilisation des différentes portions du terrain pour le marquage préorbitaire est sensiblement le même pour tous les individus: il n'y a pas de zone très marquée par un animal et peu marquée par d'autres. Puisqu'il n'y a pas de partage du terrain entre les divers individus, la grande majorité des sites de marquage sont utilisés en commun. On ne compte que 15 à 30 % des sites qui soient propres à un seul animal et, dans ce cas, leur fréquentation par ce dernier est nettement inférieure à celle des sites communs: 7 à 17 % seulement du total des marquages effectués, soit en moyenne 0,77 à 1,74 par site. Un site utilisé par plusieurs animaux est donc marqué par chaque individu 1,5 à 3,8 fois plus qu'un site propre. Le nombre de marquages par un animal sur un site donné est de même plus élevé lorsque ce site est utilisé par plusieurs individus que s'il n'est fréquenté que par 2 d'entre eux (2 à 3,5 fois plus). La fréquence d'utilisation d'un site de marquage par un individu dépend donc directement de celle des autres animaux.

Globalement, le mâle M1 apparaît très stimulé par les sites de marquage des autres animaux: il y marque lui-même 3,1 à 3,8 fois plus que sur ses propres sites; la jeune femelle

F3, par contre, est la moins stimulée par les sites de marquage des autres: elle n'y marque que 1,5 à 1,7 fois plus que sur ses propres sites. Cependant, les sites de F3 sont ceux qui induisent le plus grand nombre de marquages chez les autres animaux, et ceux du mâle M1 le moins; les sites des femelles adultes F1 et F2 sont intermédiaires.

Lorsque 2 individus ont en commun, exclusivement entre eux deux, un certain nombre de sites de marquage, le nombre de ces derniers ainsi que l'intensité des marquages effectués sur chacun d'eux dépendent directement de l'identité des protagonistes. La femelle F1 montre ainsi une forte attirance pour les sites de marquage de la femelle F2; inversement, F2, F3 et M1 montrent tous une préférence pour ceux de F1.

Marquage avec les cornes

Chez *C. rufilatus*, le mâle est le seul sexe à être pourvu de cornes. Cependant, contrairement aux autres espèces de Céphalophes, il marque très rarement avec elles: un seul cas observé sur 128 h d'observation, au cours duquel le mâle avait râclé ses cornes 2 fois de suite contre le bord d'un abri, sans manifester aucun autre comportement annexe, comme un grattage du sol. Il en est probablement de même des femelles, bien que ces dernières puissent frotter parfois leur front et les petits boutons osseux contre différents supports horizontaux ou verticaux, en tournant la tête d'un côté à l'autre; ce comportement n'a été observé que chez la femelle la plus âgée F1 (6 observations), plus rarement chez F2 (2 observations) et jamais chez les autres.

Allogrooming et marquage du partenaire

En dehors des interactions sexuelles ou agonistiques, les contacts corporels entre 2 individus sont de 3 ordres: contrôle olfactif, léchage ou marquage du partenaire.

Deux animaux peuvent se sentir la région nasale, soit que l'un d'eux se soit approché de son partenaire, soit que les deux aient effectué simultanément ce comportement (32 % des 245 contacts observés). Mais le contrôle olfactif du partenaire de loin le plus fréquent se fait dans la région ano-génitale (55 % des contacts), beaucoup plus rarement sur une autre partie du corps comme le garrot, les flancs ou les pattes (13 % des contacts). Les contrôles olfactifs sont toujours brefs; ils sont également peu fréquents, puisqu'ils ne concluent que 20 à 27 % des rapprochements entre individus.

Le léchage est encore plus rare: on en compte en général 2 fois moins que de contrôles olfactifs, en dehors des séquences de poursuite sexuelle ou de comportement maternel. Le léchage du partenaire s'effectue avant tout sur sa région postérieure (zone ano-génitale, queue, croupe: 45 % des observations), antérieure (garrot, face, front ou oreilles: 38 %), mais rarement sur les pattes ou le milieu du corps. Quelques léchages entre femelles font partie du comportement agonistique et mènent directement à la chasse ou à la morsure du partenaire; dans ce cas, ils sont effectués de préférence sur la région postérieure. La totalité des léchages des régions antérieures du partenaire et une partie des autres léchages représentent l'allogrooming. Ce comportement est donc peu fréquent chez cette espèce, puisqu'il n'a été observé qu'à 22 reprises; il est également de courte durée et il n'est jamais réciproque.

Le marquage du partenaire est tout à fait exceptionnel (5 observations) et n'a été observé que chez les femelles. Un individu peut frotter sa glande préorbitaire contre le tarse ou la croupe d'une autre (4 cas); ou bien elle frotte son front contre le corps du mâle (1 cas). Il n'y a donc aucun marquage d'une femelle par le mâle, ni d'un jeune par un adulte. Contrairement à d'autres espèces de Céphalophes, il n'y a jamais de marquage réciproque.

Comportement sexuel

Le mâle adulte pratique un contrôle plus ou moins permanent des différentes femelles en les sentant ou les léchant à la croupe. Il effectue parfois une brève poursuite sexuelle de l'une d'entre elles, même si elle n'est pas réceptive. Il s'approche alors par l'arrière, en attitude étirée, le museau et le cou tenus horizontaux à un niveau plus bas que les épaules, comme le signale DITTRICH (1972). Il effectue de nombreux coups de langue à vide (Fig. 3). La femelle fuit en soufflant, la tête basse. Lorsque le mâle parvient à la rejoindre, il tente de la lécher dans la région génitale ou sur les cuisses et il effectue même quelques essais de monte. Ce comportement ne dure généralement guère plus de quelques minutes.

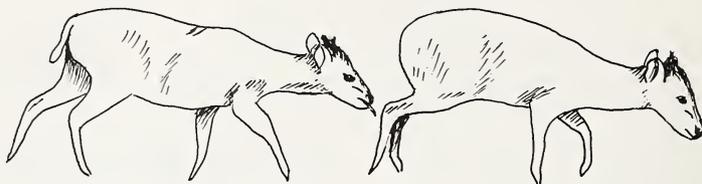


Fig. 3. Poursuite sexuelle. Le mâle effectue un léchage à vide (dessin d'après photo)

Les mêmes éléments fondamentaux de cour se rencontrent lorsque la femelle est proche de l'oestrus, mais ils sont alors beaucoup plus fréquents, les léchages du mâle s'étendant sur toute la région postérieure de la femelle: tarse, zone mammaire. La poursuite est alors soutenue et vive, et se fait parfois à la course. La femelle fuit tête basse en soufflant ou gémissant. Le mâle souffle ou gémit également, la bouche entrouverte; il se lèche souvent la face et les glandes préorbitaires avec de grands coups de langue. La poursuite se fait ainsi en ligne droite ou en arc de cercle, selon des déplacements «en accordéon» du couple, le mâle s'approchant lentement de la femelle en position étirée pour lui lécher l'arrière-train, la femelle fuyant alors vivement. Elle peut durer sans interruption une h ou plus avant qu'intervienne une pause au cours de laquelle le mâle reste fréquemment figé auprès de la femelle, tête et cou horizontaux près de sa vulve, parfois en érection et poussant de petits cris. Après un bref moment d'immobilité, il peut se rapprocher brusquement d'elle en faisant 1 ou 2 petits pas ou piétinements sur place avec ses pattes antérieures. Si la femelle s'est couchée, le mâle reste debout à ses côtés ou se couche lui-même pour peu de temps avant de la faire se lever et repartir. D'autres pauses sont directement provoquées par la miction de la femelle qui induit ainsi régulièrement l'arrêt et le Flehmen du mâle. Si la femelle a réussi à échapper au mâle, ce dernier la retrouve rapidement à la trace.

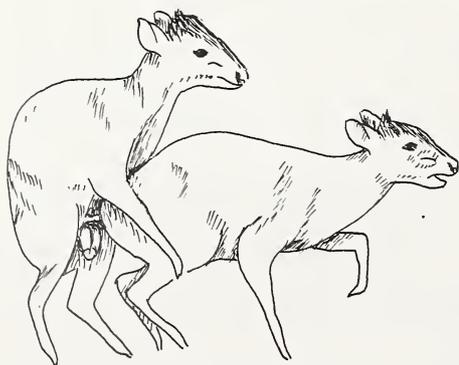


Fig. 4. Monte (dessin d'après photo)

L'intensité du comportement du couple attire fréquemment les autres animaux: jeune venant jouer autour des adultes, femelle adulte venant attaquer celle qui est poursuivie par le mâle ou, au contraire, cette dernière agresse et monte l'arrivant qui peut riposter en tournant sur elle-même et en prenant la position de défense tête basse. DITTRICH (1972) note que la femelle en oestrus peut également monter le mâle, de même qu'elle peut le sentir dans la région du pénis ou effectuer quelques mouvements agressifs à son égard (coups de front dans les flancs). Mais, contrairement aux observations de cet auteur de

coups de tête ou de cornes de la part du mâle sur la femelle, nous n'avons jamais observé de gestes agressifs de la part du mâle.

La copulation peut avoir lieu lorsque la femelle ne fuit plus. Avant de monter, le mâle se tiend en érection, la queue écartée en crochet du corps; il lèche le dessus de la croupe et la racine de la queue de la femelle. La monte est brève, tête dressée, museau pointé vers le dos de la femelle. A l'éjaculation, le mâle se redresse plus ou moins à la verticale (Fig. 4); après la démonte, il se lèche le pénis. Plusieurs montes se suivent à bref intervalle, précédées chaque fois par un léchage du dessus de la croupe et de la queue de la femelle.

La réceptivité de la femelle dure 2 jours environ (et non 0,5 à 1 journée, comme le signale DITTRICH 1972). Durant toute cette période, la femelle montre un comportement très différent de la normale (Tableau 1). Elle n'est pas plus active que d'habitude, mais elle marque un peu moins et urine, par contre, bien davantage. Elle approche beaucoup moins les autres animaux et est moins souvent approchée par eux (sauf par le mâle). Elle les lèche rarement dans la région antérieure ou moyenne du corps, mais plus souvent au pôle anal; elle n'est plus léchée que par son mâle. Enfin, elle est beaucoup moins agressée par eux et les agresse, par contre, bien plus en donnant beaucoup de coups de tête et en effectuant de nombreuses montes.

Tableau 1. Fréquence relative des différents comportements d'une femelle avant et pendant sa période de réceptivité au mâle (par heure d'activité)

Comportement	non réceptive	début réceptivité	oestrus
% activité	42,5	46,3	53,8
Mictions	0,6	1,1	1,4
Marquages préorbitaires	65,0	46,5	
Approche			
1 femelle	2,7	1,6	0,7
1 mâle	2,4	0	0
Est approchée			
par 1 femelle	3,8	0,8	0,7
par 1 mâle	0,3	très souvent	très souvent
Hume			
1 femelle	1,2	0,3	0
1 mâle	0	0,8	0
Est humée			
par 1 femelle	1,5	0,8	0
par 1 mâle	0	très souvent	très souvent
Est léchée			
par 1 femelle	0,3	0	0
par 1 mâle	0,2	très souvent	très souvent
Agresse			
1 femelle	0,3	0,8	0,5
1 mâle	0	0	0,2
Est agressée			
par 1 femelle	2,1	0,3	0,2

Comportement agonistique

A l'exception des gestes agressifs plus ou moins ritualisés de la femelle en oestrus envers le mâle, les rapports entre individus de sexe différent sont presque toujours pacifiques. Cependant, le mâle adulte peut harceler particulièrement un individu (par exemple la jeune femelle F4, âgée de 10 mois $\frac{1}{2}$), sans que l'on en comprenne les raisons.

Entre femelles, par contre, les explications à tendance agonistique sont habituelles. On peut distinguer par ordre croissant d'agressivité:

- le contrôle et le léchage de la croupe annonçant une morsure ou une chasse.
- la monte.
- le lever: un animal couché est obligé de se lever, pour céder sa place ou fuir, en étant simplement approché par un autre, humé ou touché à la croupe.
- la chasse: un individu poursuit un autre animal au pas ou à la course. Le poursuivi fuit et cherche à se cacher.
- le coup de tête: donné avec le front dans le garrot, le flanc, la croupe ou entre les pattes arrière (Fig. 5). Le mâle peut ainsi frapper de ses cornes.



Fig. 5. Coup de tête d'une femelle contre l'épaule d'une autre (dessin d'après photo)

- la morsure: dans la région anale, sur la croupe, les pattes arrière ou la queue, parfois également sur les oreilles.

Tous ces comportements, exception faite du léchage et des montes agressives absentes chez le mâle, sont présents dans les deux sexes.

Les chasses sont le comportement le plus fréquent (38 à 71 % des interactions agonistiques chez les femelles, 63 % chez le mâle); les coups de tête et morsures viennent ensuite (respectivement 27 et 13 % chez les femelles, 16 % chez le mâle). Le lever hiérarchique est rare (3 à 10 % chez les femelles, 5 % chez le mâle), de même que la monte (3 à 9 % chez les femelles). Ainsi les comportements agonistiques les plus engagés et les plus violents sont généralement les plus fréquents, ce qui est souvent le cas chez les espèces solitaires qui, contrairement aux espèces sociales, ont rarement ritualisé leur comportement agressif.

Chez *C. rufilatus*, il n'y a pas d'attitude démonstrative de menace ou de parade, exception faite de la position défensive décrite plus haut, le front vertical, nez au sol. Un individu est donc directement attaqué par un autre et le seul prémice au comportement agressif de ce dernier est son approche. Si l'individu menacé est supérieur, il ne fuit pas mais menace, tête basse. L'animal dominé cède le terrain, cherche à s'échapper et à se cacher, se couche sur le sol, tête et cou étendus à plat devant lui.

Il n'y a jamais eu de combat proprement dit au sein de cet élevage, mais une explication assez longue entre 2 femelles avait dégénéré en un bref combat frontal, les 2 animaux tournant sur eux-mêmes en cherchant à se frapper sur le corps.

Compte-tenu des comportements agressifs observés, on peut établir l'ordre hiérarchique suivant: mâle M1 > femelle F3 > femelle F1 > femelle F2. La femelle F2 effectue quelques comportements agressifs sur la femelle F1, mais 4 fois moins que l'inverse; la jeune femelle F4 est hors de la hiérarchie femelle et n'est agressée que par le mâle M1.

Vie sociale

Nature et importance des contacts sociaux

En captivité, l'exiguïté du terrain contraint les animaux à des contacts auxquels ils échapperaient dans des conditions naturelles. C'est sans doute la raison pour laquelle nous avons observé beaucoup de comportements agressifs, même entre femelles apparentées, ce qui laisse supposer que les femelles filles doivent quitter le domaine ou territoire de leur mère, sans doute au plus tard une fois qu'elles sont devenues adultes. Ceci est encore plus

vrai pour les mâles, puisque les jeunes mâles comme M2 doivent être séparés de leur père. Malgré ces inconvénients, l'observation des animaux libres sur un tel terrain permet de percevoir quelques unes des caractéristiques sociales de l'espèce, principalement en ce qui concerne les possibilités de vie en groupe et le choix des partenaires.

La majorité des contacts sociaux entre individus sont des rapprochements simples, où l'un d'entre eux se dirige vers un autre, passe ou s'arrête auprès de lui (en moyenne 4,1 rapprochements par animal et par heure d'activité). Les contrôles olfactifs sont bien moins fréquents (1,0/animal/heure), suivis par les léchages (0,5/animal/heure) et enfin les comportements agressifs (0,4/animal/heure). Les contacts sociaux sont donc d'autant plus fréquents qu'ils réclament peu d'engagement physique. En prenant en compte toutes les interactions sociales se produisant entre individus, on peut établir une sorte de hiérarchie de l'activité sociale des individus, selon la fréquence des rapports que chacun d'entre eux a avec ses partenaires (par heure d'activité). La femelle la plus âgée, F1, est la plus active (16,2 interactions en moyenne par heure d'activité), et ce niveau d'activité sociale décroît régulièrement avec l'âge chez les femelles: F2 14,3 interactions en moyenne; F3 13,0; F4 2,24. Le mâle adulte M1 se situe à un niveau moyen de 13,7.

Les différentes activités d'un individu donné sont le plus souvent indépendantes de celles des autres. Il est significatif à ce point de vue qu'il n'existe pour ainsi dire pas d'allomimétisme des activités, exception faite lorsque 2 animaux se trouvent directement engagés dans un comportement social précis (agonistique ou sexuel), auquel cas les 2 partenaires effectuent les mêmes comportements à peu près au même moment et au même endroit: marquages, miction, défécation. De même, la rareté des léchages et des marquages d'un autre animal, le caractère le plus souvent unilatéral de ces comportements, la nature essentiellement solitaire des jeux qui ne deviennent jamais contagieux, montrent que chaque individu mène une vie avant tout solitaire, ce qui correspond aux indications que l'on a sur son mode de vie dans la nature. Cependant, plusieurs comportements indiquent l'existence d'une certaine liaison sociale.

Durant la journée, si les individus peuvent prendre des repos isolés en plein air, ils se couchent souvent également dans les abris. Dans ces derniers, ils se reposent en moyenne aussi souvent seuls qu'en compagnie d'un ou plusieurs autres, et la proportion de repos isolés ne varie pas significativement d'un animal à l'autre (40,0 à 66,7 %, N = 287), si ce n'est que les tout jeunes se reposent plus souvent que les adultes dans un gîte particulier. Il n'y a donc ni recherche ni évitement des partenaires pour le repos de jour. Les quelques observations effectuées la nuit par contre, c'est à dire lorsque le niveau général d'activité est réduit ou nul, indiquent que le regroupement des animaux pour le repos est plus fort, puisqu'on rencontre souvent jusque 5 individus couchés dans le même gîte.

Bien qu'ils circulent généralement seuls, les individus sont appelés à se rencontrer fréquemment au cours de leurs activités. Beaucoup de rapprochements sont le fait délibéré d'un animal. En dehors des périodes spéciales comme l'oestrus d'une femelle où la fréquence des rapprochements entre cette femelle et les autres animaux est tout à fait particulière (cf. Tableau 1), les différents individus effectuent globalement le même nombre de rapprochements des autres animaux, exception faite des tout jeunes qui restent le plus souvent couchés à l'écart. Chaque animal est à peu près aussi souvent approché par ses semblables qu'il ne les approche lui-même. La seule différence individuelle se remarque lorsqu'une femelle vient de mettre bas (F1 en septembre, F2 en juin). Dans ce cas, la mère s'approche peu des autres animaux mais elle est, par contre, plus souvent approchée par eux. Le rapport Nombre de rapprochements subis/Nombre de rapprochements initiés passe ainsi de 1,00 à 1,80 chez F1, et de 0,51 à 2,67 chez F2 entre l'époque où la femelle était seule ou gestante et celle où elle possède un jeune. Cela doit correspondre à la tendance naturelle à l'isolement des mères, comme cela existe chez de nombreux ruminants et a été constaté chez *C. monticola* (DUBOST 1980).

Il en est à peu près de même pour les contrôles olfactifs d'un autre animal. Mais, si l'on

constate la même inversion du rapport des contrôles olfactifs reçus par rapport à ceux qui sont effectués chez les femelles nouvellement mères comparées aux autres animaux (rapport passant ainsi de 1,16 à 2,46 chez F1, et de 0,51 à 3,49 chez F2), les contrôles olfactifs se distinguent des rapprochements en ce que les mâles effectuent toujours beaucoup plus de contrôles des autres animaux qu'ils en sont l'objet de leur part (4,8 à 5,6 fois plus).

Les contrôles olfactifs sont plus souvent faits par les adultes que par les jeunes, et en particulier par le mâle adulte. Parmi les femelles, le nombre de contrôles effectués croît avec l'âge. Les individus de rang social supérieur contrôlent avant tout leurs partenaires dans la région postérieure du corps (67 % des contacts; N = 164), ce qui correspond peut-être à une persistance des rapports mère-jeune, et ce qui rappelle beaucoup les rapports mâle-femelle; au contraire, 56,1 % des contrôles effectués par des inférieurs sur leurs supérieurs se font dans la région céphalique (N = 82).

Lorsque le contact social est un peu plus engagé comme l'est le léchage d'un partenaire, 3 catégories sociales bien distinctes se dégagent: femelles, jeunes et mâle adulte. Les femelles font beaucoup plus de léchage social que les mâles, et chez elles la fréquence de ce comportement augmente régulièrement avec l'âge, comme pour les contrôles olfactifs. Globalement, chaque femelle effectue autant de léchages des partenaires qu'elle n'est elle-même léchée par eux, mais il faut rappeler que les léchages sociaux ne sont jamais réciproques. Les jeunes animaux lèchent très rarement les adultes, mais ils sont abondamment léchés par eux. Au contraire, le mâle adulte effectue de nombreux léchages des femelles, même en dehors des poursuites sexuelles, mais il n'est jamais léché.

Le léchage d'un jeune par un adulte quelconque se fait presque exclusivement dans la région postérieure (24 observations sur 28). Comme pour les contrôles olfactifs parmi les adultes et subadultes, les animaux supérieurs lèchent surtout l'arrière-train de leurs inférieurs (52,2 % des cas; N = 23), les inférieurs léchant avant tout la partie antérieure du corps de leurs supérieurs (60 %).

Les marquages d'un partenaire au moyen des glandes préorbitaires n'ont été observés qu'entre 2 femelles adultes, la fille F2 ayant marqué sa mère F1 à 3 reprises, cette dernière une seule fois sa fille.

Comme pour le léchage, on reconnaît 3 types fondamentaux de rapports sociaux entre les individus, lorsqu'on considère les comportements agonistiques. Les jeunes ne sont pas agressifs et le mâle adulte n'est jamais agressé. La femelle la plus âgée F1 s'est toujours montrée comme la plus agressive, suivie par la jeune femelle F3; par contre, F2 était de loin la plus agressée. Globalement, les 2 femelles les plus âgées (F1 et F2), c'est à dire les 2 femelles ayant des jeunes, sont les individus les plus souvent impliqués dans des explications agonistiques avec un autre animal, mais surtout entre elles-mêmes. Il n'apparaît pas, cependant, qu'une femelle nouvellement mère connaisse un surcroît d'agressivité à l'égard de ses semblables, puisque le comportement de ces 2 femelles n'a jamais varié en conséquence.

Préférences sociales

L'observation du comportement des différents individus de cet élevage, qui se trouvaient être tous directement apparentés les uns aux autres comme le sont sans doute la plupart des unités sociales dans la nature, nous permet de mettre en évidence certaines préférences (Tableau 2).

La femelle F1, la femelle la plus âgée et, directement ou indirectement, la fondatrice de ce groupe d'animaux, effectue une grande partie de ses léchages sur sa fille F4 encore immature. Elle semble cependant marquer une nette préférence sociale pour sa fille adulte F2, auprès de laquelle elle se repose souvent (comme d'ailleurs auprès du mâle adulte M1); elle la recherche, la contrôle et la lèche plus souvent que les autres. Cependant, les rapports qu'elle entretient avec elle sont surtout de nature agressive.

La femelle adulte F2 lèche beaucoup sa jeune «soeur» F4. Elle se repose souvent en compagnie de sa fille subadulte F3 qu'elle recherche et lèche plus fréquemment que les

Tableau 2. Préférences sociales: % de comportements adressés par un animal à un autre

Receveur	Comportement	Initiateur				
		Femelle F1	Femelle F2	Femelle F3	Femelle F4	Mâle M1
F1	Repos		24,4	16,0	20,0	31,4
	Rapprochement		28,1	43,1	?	41,4
	Flairer		43,6	32,4	31,3	31,9
	Lécher		6,3	40,0	0	81,3
	Agresser		100,0?	55,6	0	5,0
F2	Repos	30,6		34,0	23,3	28,6
	Rapprochement	36,2		22,5	?	21,1
	Flairer	50,8		41,2	31,3	36,2
	Lécher	18,2		40,0	?	12,5
	Agresser	98,6		44,4	0	5,0
F3	Repos	22,2			46,7	31,4
	Rapprochement	24,6	37,8		?	27,3
	Flairer	16,4	25,6		6,3	21,3
	Lécher	4,5	18,8		0	6,3
	Agresser	1,4	0		0	5,0
F4	Repos	16,7	15,6	28,0		8,6
	Rapprochement	13,0	2,1	2,0		10,2
	Flairer	18,0	10,3	2,9		10,6
	Lécher	77,3	75,0	20,0		0
	Agresser	0	0	0		85,0
M1	Repos	30,6	22,2	22,0	10,0	
	Rapprochement	26,1	36,5	32,4	?	
	Flairer	14,8	20,5	23,5	31,3	
	Lécher	0	0	0	0	
	Agresser	0	0	0	0	

autres animaux. Ses rapports envers sa mère F1 sont pacifiques (contrôles olfactifs) ou agressifs.

La femelle subadulte F3 se montre plus attirée par les 2 femelles adultes précédentes que par le mâle adulte ou la jeune femelle F4. Elle se repose fréquemment auprès de sa mère F2, mais recherche beaucoup sa grand-mère F1 lors des activités. Avec ces 2 femelles adultes, ses rapports sont à la fois pacifiques (contrôles olfactifs, léchages) et agressifs.

La jeune femelle F4 se repose surtout en compagnie de F3, c'est à dire l'autre jeune femelle non suitée, mais elle contrôle fréquemment tous les adultes.

Quant au mâle adulte, il ne montre pas de préférence nette pour un animal donné ni pour ses repos, ni pour ses contrôles olfactifs, ni pour ses contacts pacifiques ou agonistiques. Cela laisse présager que cette espèce ne vit pas en couple et que, dans la nature, un mâle aurait un domaine recouvrant ceux de plusieurs femelles. Cependant, à l'égal d'autres espèces solitaires comme *Muntiacus muntjak* et *M. reevesi* (DUBOST 1970, 1971) et peut-être *Hydropotes inermis* (FEER 1982), on remarque chez lui, au niveau des rapprochements et des léchages, une certaine préférence pour la femelle F1, c'est à dire la plus âgée et celle qui a la plus forte descendance. Faute d'observations effectuées en liberté, nous ne savons pas si cette même préférence existe dans des conditions de vie naturelle et si elle représente un rudiment de vie de couple. Cependant, la femelle *C. rufilatus* est capable de connaître un nouvel oestrus après la mise-bas (4,5 semaines selon DITTRICH 1972; mais 6 jours seulement selon nos propres observations). Cela explique peut-être pourquoi le mâle M1 a montré une forte préférence pour la femelle F1 en septembre 1982, 7 semaines après que cette femelle ait mis bas son jeune F4, alors qu'en juin 1983, la femelle F2, qui avait mis bas 8 jours auparavant, se trouvait à son tour la principale cible des rapprochements de la part du mâle.

Les rapports existant entre les 3 femelles F1, F2 et F3 dénotent à la fois une recherche pacifique du partenaire et un comportement agressif d'éloignement. Les 2 mères F1 et F2 ont des rapports plus souvent agressifs que pacifiques: en moyenne, 74,7 % des comportements agressifs ou menant à une agression effectués par la femelle F1 envers les autres animaux ont été dirigés sur la femelle F2 contre 28,3 % seulement de ses comportements pacifiques, et 71,8 % des comportements agressifs de F2 ont été adressés à F1 contre 19,6 % des comportements pacifiques. Vis à vis de la femelle subadulte F3, les rapports des 2 femelles adultes F1 et F2 sont, au contraire, plus pacifiques qu'agressifs: 17,1 % des comportements pacifiques contre 8,9 % des comportements agressifs de F1 se sont portés sur F3; 30 % des comportements pacifiques contre 12,8 % des comportements agressifs de F2 ont été adressés à F3. Le même phénomène, encore plus accusé, est valable pour les rapports de F1 ou F2 avec la jeune femelle F4: 35,7 % contre 9 % pour F1 vis à vis de F4, et 30,9 % contre 5,2 % pour F2 vis à vis de F4.

Par contre, la femelle subadulte F3 entretient avec les femelles adultes F1 ou F2 des rapports déjà plus agressifs que pacifiques: 44 % contre 33 % vis à vis de F1, et 43 % contre 32 % vis à vis de F2. Il apparait donc que l'importance des rapports agressifs entre femelles croît avec l'âge de la fille et est surtout le propre de cette dernière, puisque les adultes se montrent toujours beaucoup plus pacifiques envers elle. Il se pourrait donc que, dans la nature, ce comportement engendre l'isolement spatial des mères et filles, une fois ces dernières devenues adultes.

Discussion

Il est couramment admis que les Céphalophes et Néotraginés africains représentent les équivalents des Cervidés forestiers d'Asie ou d'Amérique du sud. En fait, cette ressemblance est, le plus souvent, beaucoup plus apparente que réelle et ne semble être que le résultat des fortes contraintes physiques du milieu qui modèlent obligatoirement les organismes. En pratique, le groupe des Céphalophes africains est bien plus riche que les autres groupes équivalents des autres continents, puisqu'il comprend souvent 4–6 espèces sympatriques bien séparées écologiquement les unes des autres, 1 ou 2 d'entre elles étant même plus ou moins spécialisée à un biotope particulier, alors que les Cervidés de même poids n'ont qu'1 ou 2 formes à écologie assez générale. Les connaissances des Cervidés sud-américains ne sont pas suffisantes pour que l'on puisse établir une comparaison entre eux et les Céphalophes, et il en est de même de la plupart des espèces asiatiques. Mais, si l'on considère le genre *Muntiacus*, et principalement *M. muntjak* qui peuple les forêts indonésaises (BARRETTE 1977; VAN BEMMEL 1952; BLANFORD 1888–91; DUBOST 1971; LYDEK-KER 1924; PRATER 1965), on constate que *C. rufilatus* est le Céphalophe qui se rapproche le plus de cette espèce par:

- sa taille: 10–14 kg contre 15–35 kg
- sa coloration: corps rougeâtre, front et pattes gris-noirâtres chez les 2 espèces
- ses appendices frontaux: présents seulement chez les mâles, réduits à de petits boutons osseux chez les femelles
- son rythme d'activité: à prédominance diurne, mais également actif de nuit
- ses biotopes: de la grande forêt à la forêt claire, avec une utilisation fréquente des zones découvertes
- son régime alimentaire mixte: fruits, feuilles, parfois herbe
- son comportement agonistique: coups de tête et morsure chez les mâles comme chez les femelles
- son mode de vie sociale: surtout solitaire, mais regroupement possible de plusieurs individus. En captivité, forte intolérance des mâles, cohabitation des femelles avec agression caractérisée entre certaines.

L'équivalence physique et écoéthologique entre ces 2 espèces semble donc assez grande,

bien qu'il persiste certaines divergences, surtout en ce qui concerne le comportement social: mode de marquage du domaine, importance de l'allogrooming réciproque et du marquage des partenaires, *M. muntjak* se montrant nettement plus riche dans ses relations interindividuelles.

Cependant, dans bien des comportements, *C. rufilatus* est tout à fait semblable aux autres Céphalopes déjà étudiés comme *C. monticola* et *C. dorsalis* (DUBOST 1983), et cela atteste de la grande homogénéité du genre *Cephalophus*, au moins en ce qui concerne les comportements de base (attitudes corporelles). Chez ces 3 espèces de Céphalopes, comme chez toutes celles observées, on retrouve, en effet, le même schéma fondamental lors du coucher: simple, sans cérémonial annexe (également chez *C. callipygus* et *nigrifrons*, obs. pers.); – lors de la recherche de la nourriture: parfois avec grattage du sol ou lever sur les pattes arrières (également chez *C. maxwelli*, HOPKINS 1966; *C. callipygus* et *nigrifrons*, obs. pers., KINGDON 1982); – lors de l'alarme: corps bloqué à l'arrêt, une patte antérieure levée (WALTHER 1979; également chez *C. callipygus* et *nigrifrons*, obs. pers.); – lors de la miction et de la défécation: attitudes engagées pour la miction mâle ou femelle, mais non pour la défécation, sans comportement annexe et sans dissémination des laissées (également chez *C. callipygus* et *nigrifrons*, obs. pers.; *maxwelli*, AESCHLIMANN 1963; *harveyi*, KINGDON 1982); – lors du Flehmen: bref, bouche peu entrouverte, présent seulement chez le mâle, le plus souvent unique (également chez *C. maxwelli*, obs. pers., AESCHLIMANN 1963); – lors du marquage préorbitaire: frottement contre un support vertical, dispersé partout, présent dans les 2 sexes, le plus souvent unique (également chez *C. callipygus* et *nigrifrons*, obs. pers.; *maxwelli*, AESCHLIMANN 1963; RALLS 1974); – lors de la poursuite sexuelle: en ligne ou en cercle, léchage abondant de la région postérieure de la femelle, position étirée du mâle en Überstrecken, soufflements des 2 partenaires, comportement agressif plus ou moins ritualisé de la femelle sur le mâle (également chez *C. zebra*, SCHWEERS 1984), copulation brève avec la tête dressée (également chez *C. maxwelli*, obs. pers.; *nigrifrons*, WALTHER 1979); – lors des rapports agonistiques: absence d'attitudes de menace ou de parade (également chez *C. maxwelli*, RALLS 1975), posture défensive nez au sol, front vertical (également chez *C. nigrifrons*, WALTHER 1979), soumission tête et corps aplatis sur le sol.

Cependant, entre ces 3 espèces comme entre d'autres, apparaissent certaines différences qui sont le reflet des divergences dans les modes de vie (biotopes, rythmes d'activité), et qui s'inscrivent en majorité dans le comportement social (Tableau 3). Dans la plupart des cas, *C. rufilatus* est placé à mi-chemin entre l'espèce diurne *C. monticola* et l'espèce nocturne *C. dorsalis*: sur 36 caractères analysés, 16 sont directement intermédiaires entre ceux de ces 2 espèces, 6 correspondent davantage à ceux de la forme diurne et 8 à ceux de la forme nocturne. Il apparaît ainsi que ces modifications comportementales semblent la conséquence directe du changement de rythme d'activité (DUBOST 1983). Sur 6 caractères seulement, *C. rufilatus* se distingue nettement de *C. monticola* et *dorsalis*: absence de jeux sociaux, absence d'allogrooming réciproque, nombreux comportements agonistiques entre animaux apparentés, présence de morsure, monte des autres animaux par une femelle en oestrus, défécation localisée. Exception faite de la morsure qui existe aussi chez *C. zebra* et *nigrifrons* (WALTHER 1979; SCHWEERS 1984), tous ces comportements apparaissent pour l'instant comme caractéristiques de l'espèce *rufilatus*. Deux d'entre eux doivent être particulièrement notés.

La relative bonne entente des femelles en captivité joint au fait que, contrairement à toutes les autres espèces congénériques, les femelles sont totalement inermes, peut nous faire supposer que l'espèce pourrait ne pas montrer de territoire femelle, contrairement à ce qui est connu chez *C. monticola* et ce qui est peut-être le cas de *C. maxwelli* (AESCHLIMANN 1963), *callipygus* et *dorsalis* (obs. pers.).

C. rufilatus utilise volontiers en captivité, comme dans la nature selon les quelques observations disponibles, les surfaces plus ou moins découvertes; il mange de l'herbe et est

Tableau 3. Variabilité comportementale entre différentes espèces de *Cephalophus*

	<i>C. monticola</i>	<i>C. rufilatus</i>	<i>C. dorsalis</i>	autres espèces
Milieux	forêt om-brophile	forêt claire, galerie forestière, bordure de forêt	forêt om-brophile	
Caractéristiques physiques				
Poids corporel	4-6 kg	10-14 kg	19-25 kg	
Présence de cornes	♂-♀	♂	♂-♀	♂-♀
Activité				
Rythme	diurne	diurne-nocturne?	nocturne	diurnes: <i>callipygus</i> , <i>leucogaster</i> , <i>nigrifrons</i> (3); <i>adersi</i> , <i>natalensis</i> (5) diurne-nocturnes: <i>maxwelli</i> (1), <i>sylvicultor</i> (3), <i>harveyi</i> (5) nocturnes: <i>niger</i> (2), <i>spadix</i> (5)
% de temps actif lieu de repos	67-76 % à découvert	45-70 % à découvert ou caché	33-54 % le plus souvent caché	
Attitudes				
attitudes corporelles repos sur les carpes déplacements	accusées - tête horizontale	simples - tête horizontale	simples + tête horizontale ou basse	-: <i>callipygus</i> , +: <i>nigrifrons</i> (3) tête horizontale: <i>callipygus</i> , <i>maxwelli</i> , <i>nigrifrons</i> (3) tête horizontale ou basse: <i>sylvicultor</i> (3)
Informations visuelles				
Reconnaissance à distance	bonne	moyenne	mauvaise	bonne: <i>callipygus</i> , <i>nigrifrons</i> (3) mauvaise: <i>sylvicultor</i> (3) - chez les autres espèces, sauf <i>maxwelli</i> (1)
Signal corporel optique	+	-	-	- chez les autres espèces, sauf <i>maxwelli</i> (1)
Marquage avec les cornes	♂-♀	♂-♀? (rare)	-	♂ <i>maxwelli</i> , ♂-♀ <i>callipygus</i> , ♀ <i>nigrifrons</i> (3)
Informations olfactives				
Hume l'air	-	rare	+	+: <i>nigrifrons</i> (3)
Défécation en tas	-	+	-	-: <i>callipygus</i> , <i>nigrifrons</i> (3)
Marquage préorbitaire	♂-♀-j	♂-♀	♂	♂-♀ <i>maxwelli</i> (1,7); ♂-♀ <i>callipygus</i> , ♀ <i>nigrifrons</i> (3)
Informations acoustiques				
Cri de contact	plus ou moins permanent	répété lors des rapprochements	unique lors des rapprochements	
Soufflement d'inquiétude	+	+	-	+: <i>callipygus</i> (3)
Sifflement d'alarme	+	-	Rare	+: <i>maxwelli</i> (1); <i>callipygus</i> (3); <i>nigrifrons</i> , <i>sylvicultor</i> (5)
Tapement du sol avec les pattes	+	-	Rare	+: <i>callipygus</i> (3)
Jeux				
Éléments	Course, saut, ruede, marquage, monte, combat	Course, saut, marquage, combat	Course, saut, combat	

Tableau 3 (continued)

	<i>C. monticola</i>	<i>C. rufilatus</i>	<i>C. dorsalis</i>	autres espèces
Fréquence	+	-	-	
Participants	Jeunes et adultes	Jeunes	Jeunes	
Jeux sociaux	+	-	Rares	+: <i>maxwelli</i> (1); <i>callipygus</i> , <i>nigrifrons</i> (3)
Contacts avec 1 partenaire				
Allogrooming réciproque	+	-	Rare	+: <i>maxwelli</i> (1,7); <i>callipygus</i> , <i>nigrifrons</i> (3)
Marquage du partenaire	+	Rare	-	+: <i>callipygus</i> (3); <i>zebra</i> (9)
Marquage du jeune	-	-	-	+: <i>maxwelli</i> (1); +/-: <i>zebra</i> (4,9)
Marquage réciproque	+	-	-	+: <i>maxwelli</i> (1,7), <i>zebra</i> (9)
Poursuite sexuelle				
Laufschlag	+	Ebauché	-	+: <i>zebra</i> (9); <i>nigrifrons</i> (10, 11)
Pose menton/croupe	-	-	+	+: <i>sylvicultor</i> , <i>zebra</i> (9)
Remontée latérale du mâle	-	-	-	+: <i>zebra</i> (9)
Comportement agressif du mâle sur femelle	+	-	-	+: <i>rufilatus</i> (2), <i>dorsalis</i> (4), <i>maxwelli</i> (6), <i>zebra</i> (9)
Monte des autres animaux par la femelle	-	+	-	
Arrêt de la femelle pour la copulation	-	-	+	
Comportement agonistique				
Marquage mutuel	-	-	?	+: <i>maxwelli</i> (9)
Morsure	-	♂-♀	♀? (ritualisé)	+: ♂ <i>zebra</i> (9); ♀ <i>nigrifrons</i> (11)
Coups de front ou cornes	♂-♀	♂-♀	+?	+: ♂-♀ <i>maxwelli</i> (8); ♂ <i>zebra</i> (9)
Vie sociale				
Goupement en nature	1-4	1 (2-3?)	1	1-4: <i>maxwelli</i> (1); <i>natalensis</i> , <i>sylvicultor</i> (5)
Goupement en captivité	+	+/-	-	
Allomimétisme	+	Rare	-	
% de repos du mâle avec les femelles	75 %	42 %	≈ 0 %	

(1): AESCHLIMANN 1963; (2): DITTRICH 1972; (3): obs. pers.; (4): FRÄDRICH 1964; (5): KINGDON 1982; (6): RALLS 1970; (7): RALLS 1974; (8): RALLS 1975; (9): SCHWEERS 1984; (10): WALTHER 1968; (11): WALTHER 1979

attiré par les pierres à sel. Ceci le différencie beaucoup des espèces forestières proprement dites que nous avons observées (*C. monticola*, *nigrifrons*, *dorsalis* et *callipygus*). C'est donc une espèce beaucoup plus savanicole que les autres; et il est à prévoir que son comportement consistant à concentrer fortement ses laissées sur de petits emplacements, comme il apparait en captivité, doit également se rencontrer dans la nature, puisqu'un tel mode de dépôt des fèces est presque toujours la caractéristique d'animaux de régions ouvertes.

Globalement, le genre *Cephalophus* se montre donc à la fois très homogène dans ses comportements fondamentaux plus ou moins fixes comme les modes de locomotion, d'excrétion, de marquage, de reproduction, etc., et très variable dans les comportements qui subissent une certaine variation selon les conditions de vie. Cela corrobore précisément les résultats obtenus à partir des caractéristiques physiques, puisqu'on rencontre toujours chez eux, à côté du même schéma de base, de nombreuses modifications selon les préférences écologiques ou le rythme d'activité. Ainsi peuvent coexister des caractères que l'on peut interpréter comme «archaïques» ou, au contraire, «évolués» (DUBOST 1983). Mais

cette variabilité au sein du même genre nous oblige à reconsidérer la valeur phylogénétique et évolutive de certains comportements, puisque nous n'avons aucun argument pour décider si, à l'intérieur de ce genre, une ou plusieurs espèces sont plus avancées que d'autres. Au vu de la dualité d'expression qui peut se manifester lors du comportement sexuel (présence ou non de Laufs Schlag ou de pose du menton sur la croupe), du comportement agonistique (coups de front seuls ou présence simultanée de coups de front et de morsures), ou du comportement social (vie solitaire ou vie plus ou moins permanente avec 1 ou plusieurs partenaires, léchages et marquages mutuels absents ou fréquents, allomimétisme ou non dans les activités, etc. . . .), il semble bien que le genre *Cephalophus* se trouve placé à un carrefour évolutif. Chez lui, des comportements très «avancés» peuvent ainsi apparaître selon les espèces et leurs conditions de vie, et il ne semble plus possible de considérer les Céphalophes comme les Bovidés les plus primitifs.

Remerciements

Nous remercions vivement Mr et Mme SAINT-PIE pour leur accueil et les facilités qu'ils nous ont offertes lors de nos séjours au Zoo de Piétat.

Zusammenfassung

Verhaltensunterschiede innerhalb der Gattung Cephalophus (Ruminantia, Bovidae) am Beispiel von C. rufilatus Gray, 1846

Im Zoo von Piétat konnte eine auf einem 0,7 ha großen Gelände freilebende Gruppe von 7 *Cephalophus rufilatus* ethologisch untersucht werden. In den meisten seiner Verhaltensweisen unterscheidet sich diese Art nicht von den anderen bereits untersuchten Dackern. Jedoch zum Unterschied von eben diesen Arten zeigt *rufilatus* ein fast völliges Fehlen sozialen Spieles und des sich gegenseitigen Putzens. Vorhanden sind dagegen Beißen und Kopfstöße im Verlauf agonistischer Auseinandersetzungen. Der Laufs Schlag ist nur rudimentär vorhanden. Das in Brunft befindliche Weibchen besteigt häufig die Gruppenmitglieder. Die Defäkation erfolgt stark lokalisiert in Häufchen. Global betrachtet ist *rufilatus* eine Art mit Tag-Nacht-Rhythmus und zeigt dementsprechend auch ein intermediäres Verhalten. Dies zeigt sich besonders im Sozialverhalten, denn die einzelnen Individuen vertragen sich relativ gut, wenngleich auch jedes Tier seine eigene von den anderen unabhängige Aktivität hat und mit diesen nur ein Minimum inter-individuelle Kontakte hat. Es scheint keine bestimmte Wahl des Partners zu bestehen.

Im großen und ganzen erscheint die Gattung *Cephalophus* relativ homogen in bezug auf fundamentale Verhaltensweisen wie Fortbewegung, Sekretausscheidung, Markierung, Fortpflanzung, usw. Unterschiede dagegen findet man bei allen den Lebensstil betreffenden Verhaltensweisen im Biotop und bei den Aktivitätsrhythmen. Dies alles entspricht recht gut der morphologischen und ökologischen Variabilität dieser Gruppe. Neben Merkmalen, die man als «ursprünglich» bezeichnen kann, findet man auch gewisse höher entwickelte Verhaltensweisen. In diesem Kontext erscheinen die Cephalophinae innerhalb der Bovidae keineswegs als eine der primitivsten Gruppen.

Bibliographie

- AESCHLIMANN, A. (1963): Observations sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton-Smith), une Antilope de la forêt éburnéenne. *Acta tropica* **20**, 341-368.
- BARRETTE, C. (1977): Some aspects of the behaviour of muntjacs in Wilpattu National Park. *Mammalia* **41**, 1-34.
- BAUDENON, P. (1958): Ecologie des petites et moyennes Antilopes dans le Togo méridional. *Mammalia* **22**, 285-293.
- BEMMEL, A. VAN (1952): Contribution to the knowledge of the genera *Muntiacus* and *Arctogalidia* in the Indo-Australian Archipelago (Mammalia, Cervidae and Viverridae). *Beaufortia* **16**, 1-50.
- BLANCOU, L. (1958): Distribution géographique des Ongulés d'Afrique équatoriale française en relation avec leur écologie. *Mammalia* **22**, 294-316.
- BLANCOU, L. (1962): Mensurations et poids de quelques Ongulés du Tchad et de la République Centre-africaine. *Mammalia* **26**, 84-106.
- BLANFORD, W. T. (1888-1891): *Mammalia*. In: The fauna of British India, including Ceylon and Burma. London: Taylor and Francis.
- DITTRICH, L. (1972): Beobachtungen bei der Haltung von *Cephalophus*-Arten sowie zur Fortpflanzung.

Comportement de C. rufilatus et variabilité du genre Cephalophus

- zung und Jugendentwicklung von *C. dorsalis* und *C. rufilatus* in Gefangenschaft. Zool. Garten 42, 1–16.
- DUBOST, G. (1970): L'organisation spatiale et sociale de *Muntiacus reevesi* Ogilby, 1839 en semi-liberté. Mammalia 34, 331–355.
- DUBOST, G. (1971): Observations éthologiques sur le Muntjak (*Muntiacus muntjak* Zimmermann, 1780 et *M. reevesi* Ogilby, 1839) en captivité et semi-liberté. Z. Tierpsychol. 28, 387–427.
- DUBOST, G. (1980): L'écologie et la vie sociale du Céphalophe bleu (*Cephalophus monticola* Thunberg), petit ruminant forestier africain. Z. Tierpsychol. 54, 205–266.
- DUBOST, G. (1983): Le comportement de *Cephalophus monticola* Thunberg et *C. dorsalis* Gray, et la place des Céphalophes au sein des ruminants. Mammalia 47, 141–177, 281–310.
- FEER, F. (1982): Quelques observations éthologiques sur l'Hydropote de chine, *Hydropotes inermis* (Swinhoe, 1870) en captivité. Z. Säugetierkunde 47, 175–185.
- FRÄDRICH, H. (1964): Beobachtungen zur Kreuzung zwischen Schwarzückenducker, *Cephalophus dorsalis* Gray, 1846, und Zebraücker, *Cephalophus zebra* Gray, 1838. Z. Säugetierkunde 29, 46–51.
- HALTENORTH, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. In: KÜKENTHAL, Hb. Zool. 8, 31, 1 (18). Berlin: de Gruyter.
- HOPKINS, J. M. (1966): Observations on the rearing and behaviour of young duikers in captivity. Nigerian Field 31, 118–131.
- KINGDON, J. (1979, 1982): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. 3. London and New York: Academic Press.
- LYDEKKER, R. (1924): The game animals of India, Burma, Malaya, and Tibet. 2nd ed. London: Rowland Ward.
- PRATER, S. H. (1965): The book of Indian Mammals. 2e ed. Bombay Nat. Hist. Soc., and Prince of Wales Museum of Western India.
- RALLS, K. (1970): Duikers from African forests to African plains. Anim. Kingd. 73, 18–23.
- RALLS, K. (1974): Scent Marking in Captive Maxwell's Duikers. In: The Behaviour of Ungulates and its relation to management, Ed. by Geist and Walther, IUCN Publ., New Ser. 24, 114–123.
- RALLS, K. (1975): Agonistic behavior in Maxwell's Duiker, *Cephalophus maxwelli*. Mammalia 39, 241–249.
- RALLS, K. (1984): Duikers. In: The Encyclopedia of Mammals. Ed. by Mac Donald. London and Sydney: George Allen and Unwin. 556–559.
- SCHWEERS, S. (1984): Zur Fortpflanzungsbiologie des Zebraückers *Cephalophus zebra* (Gray, 1838) im Vergleich zu anderen *Cephalophus*-Arten. Z. Säugetierkunde 49, 21–36.
- WALTHER, F. (1968): Ducker, Böckchen und Waldböcke. In: Grzimeks Tierleben. Bd. 13, Zürich: Kindler. 342–367.
- WALTHER, F. (1979): Das Verhalten der Hornträger (Bovidae). In: KÜKENTHAL, Hb. Zool. 8, (54), 1–184. Berlin: de Gruyter.
- Adresse des auteurs:* G. DUBOST et F. FEER, Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy, France

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Feer F., Dubost G.

Artikel/Article: [Variabilite comportementale ä l'interieur du genre Cephalophus \(Ruminantia, Bovidae\), par l'exemple de C. rufilatus Gray, 1846 31-47](#)