© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Z. Säugetierkunde 59 (1994) 139–152
© 1994 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468

Observations éthologiques sur *Bubalus (Anoa) quarlesi* Ouwens, 1910 (Ruminantia, Bovidae) en captivité

By F. Feer

Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Brunoy, France

Reception du Ms. 1. 3. 1993
Acceptation du Ms. 10. 12. 1993

Abstract

Ethological observations on Bubalus (Anoa) quarlesi Ouwens, 1910 (Ruminantia, Bovidae) in captivity

Described individual and social behaviour of captive *Bubalus (Anoa) quarlesi* for comparison with known Bovinae and other Bovidae. A group of 3 males and 3 females was observed during a total of 110 hours over two periods. Many behavioural characters like horning, pawing the ground, frontal pushing of partner, frequent social licking, frontal fighting and male mating posture were common with known Bovinae, but others, typical of the group like herding, were absent. Coupling pawing the ground with urination and elements of male hierarchical and sexual display were similar to other Bovinae. The paucity of demonstrative and visual effects relates the Anoa to small forest ruminants. Except for the privileged relations between adult female and her young daughter, the social life of the Anoa appeared rudimentary as for species living in similar habitat.

Introduction

Les Bovinés (tribu des Bovini) sont phylogénétiquement divers (Bohlken 1958), se répartissent sur plusieurs continents et occupent un large éventail de milieux, depuis la forêt tropicale dense jusqu'à la savane (Walker 1983). Le genre *Anoa* ne se trouve que dans les forêts pluviales et il est endémique de Sulawesi (Iles Célèbes). Très proche du Buffle d'eau asiatique (*Bubalus bubalis*), il est actuellement considéré comme un sous-genre de *Bubalus* (Haltenorth 1963; Groves 1969) bien que certains auteurs en aient fait un genre distinct. Dolan (1965) considère qu'il n'y a qu'une espèce et 3 sous-espèces (*depressicornis, fergusoni* et *quarlesi*) mais Groves (1969), dont j'ai adopté le point de vue, distingue deux espèces: l'Anoa de plaine, *B. (Anoa) depressicornis* (H. Smith, 1827) et l'Anoa de montagne, *B. (Anoa) quarlesi* (Ouwens, 1910) qui est l'objet de cette étude. Le manque de specimens dans les collections et de données provenant de la nature fait que la discussion sur leur taxonomie reste encore ouverte. *B. (Anoa) quarlesi* est le plus petit Boviné actuel, (hauteur au garrot environ 70 cm). Dolan (1965), Groves (1969) et Frädrich (1973) décrivent les 2 espèces et les variations morphologiques possibles. Les animaux que j'ai observé présentent des taches claires sur les joues et sous le menton nettement moins étendues que celles de *B. (Anoa) depressicornis*.

Il n'existe que quelques données parcellaires sur le comportement et la reproduction des 2 espèces (Dolan 1965; Pournelle 1965; Frädrich 1973). Des études comportementales sont en cours en Allemagne, mais les observations dans la nature manquent totalement. Ce travail ne présente pas un éthogramme de l'Anoa de montagne mais il décrit les principaux comportements pour situer cette espèce au sein des Bovinés et par rapport aux Bovidés.

Matériel et méthodes

Les observations ont été faites au Zoo de Krefeld (Allemagne) durant les mois de mai 1989 et septembre 1990. Durant la première période les animaux (Tab. 1) occupaient un enclos de 150 m^2 avec

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/94/5903-0139 $ 02.50/0

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tableau 1. **Caractéristiques des Anoa de montagne observés au zoo de Krefeld**

Sexe	Date et lieu de naissance	Dénomination	Observations
Mâle	20. 1. 1975 Berlin	Mâle adulte	Pelage noir
Mâle	8. 10. 1987 Krefeld	Jeune mâle	Fils de la femelle adulte, brun
Femelle	31. 5. 1977 Berlin	Femelle adulte	Pelage brun allaitante en 1990
Femelle	13. 9. 1986 Krefeld	Jeune femelle	Fille de la femelle adulte, brune

des gradins de pierre et des arbres et, durant la deuxième, un enclos de 600 m^2, planté d'arbustes et décoré de rochers. Les observations totalisent 86 heures en mai 1989 et 24 heures en septembre 1990 durant les périodes d'activité maximum des animaux, c'est à dire le matin dès leur sortie des boxes où ils passaient la nuit et en fin d'après-midi. Les comptages des interactions sociales pacifiques et agonistiques ont été faits sur les 4 animaux simultanément, puisqu'ils étaient aisément identifiables et pouvaient s'observer ensemble pendant plus de 95 % du temps. Les descriptions des comportements ont été complétées de mesures chronométrées et de photographies. La comparaison des fréquences a été faite par le test G avec la correction de William.

Résultats

Comportement individuel

Miction et défécation: les postures de miction diffèrent selon les sexes mais celles de défécation sont semblables. Les mâles urinent en reculant légèrement les membres postérieurs (Fig. 1A). Les femelles abaissent la croupe en fléchissant les membres postérieurs et lèvent la queue pendant la miction (Fig. 1B). Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Ruminants, la croupe est plus abaissée lors de la défécation qu'elle ne l'est au cours de la miction des femelles. Les membres postérieurs sont plus fléchis et leurs extrémités sont écartées (Fig. 1C). Il n'a pas été observé de variation notable selon les individus.

Lever de tête et du cou: la tête est levée et tournée dans le même temps sur son axe. Le mouvement varie en intensité depuis le relèvement de la ligne du menton à environ 45° accompagné d'une faible inclinaison de la tête jusqu'au lever à la verticale avec une rotation d'un quart de tour de la tête se présentant de profil vers l'avant, les cornes en contact avec le cou (Fig. 2). Les jeunes individus font ce mouvement en tournant sur eux-mêmes ou en avançant la tête renversée en arrière. Il semble que le mouvement initial du menton soit dirigé vers l'origine de la stimulation qui l'a provoqué (congénère, personne proche, bruit ou odeur insolite) mais cela reste difficile à contrôler pour les jeunes. Tandis que le lever de tête est fréquent chez les autres animaux, il est très rare chez le mâle adulte; il est seulement ébauché et débouche rapidement sur la posture de parade hiérarchique. Frädrich (1973) évoque brièvement un comportement analogue au lever de tête dans un contexte de menace.

Frottement de la tête: le front, la base des cornes, les côtés de la tête, les joues et plus rarement le bord du museau sont frottés avec des mouvements de va et vient sur divers supports fixes. Durant la deuxième période d'observation, les animaux passaient la tête, le front ou la joue, en un seul mouvement, dans les branches de petits arbustes et le mâle adulte frottait son front sur le sol gazonné (Fig. 3A), stade intermédiaire entre le travail du sol avec les cornes et le passage des cornes dans un arbuste.

Râclement des cornes: le râclement des cornes sur un support rigide résulte le plus souvent d'une amplification des mouvements de frottement avec la tête. Les traces les plus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

visibles des frottements de tête et du râclage des cornes apparaissaient sur l'arbre situé au centre du premier enclos, dont l'écorce était arrachée sur une grande surface jusqu'au niveau du sol. Durant la deuxième période, le mâle adulte, qui faisait à lui seul 48 % de ces comportements (n = 29), répétait le mouvement avec force, en alternance avec un grattage du sol avec la patte avant dans plus de la moitié des cas. Une amplification du mouvement conduisait parfois au frottement du front puis au creusement du sol avec les cornes devant l'arbuste. Le travail du sol avec les cornes, effectué parfois en appui sur un métacarpe, a été observé à 2 reprises chez la femelle adulte. L'action de passer des branches coupées entre les cornes et de secouer la tête ou de les transporter sur quelques mètres (Fig. 3B) s'apparente à un jeu, le plus souvent observé chez les jeunes animaux (87 %, n = 63, G = 10,55, $P < 0.01$). Le jeune présent à la deuxième période soulevait avec les cornes les mottes de gazon arrachées par sa mère.

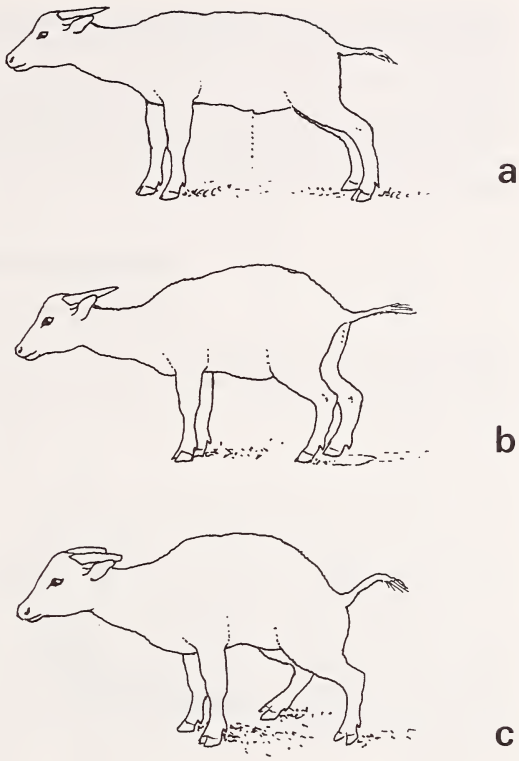

Fig. 1. a: Miction du mâle; b: miction de la femelle; c: défécation du mâle (dessins d'après photographies)

Grattage du sol: après un contrôle olfactif de la place, le sol est gratté avec une patte antérieure, plus rarement avec les 2 successivement. Le mouvement de la patte est peu accentué et la tête est basse, le museau proche du sol (Fig. 3C). Le mâle adulte est le seul animal à effectuer le grattage du sol dont il accompagne 54 % (n = 165) de ses mictions: il avance de deux pas et urine sur la place grattée. La grande majorité des grattages est liée aux mictions (77 %, n = 117, G = 37,79, $P < 0{,}001$). Les autres ont lieu soit seuls (14 %), soit avant un râclage des cornes

Fig. 2. Etapes du lever de la tête par la femelle adulte (de gauche à droite)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dans un arbuste (7 %) et plus rarement accompagnés du frottement du front ou de la défécation. Le grattage du sol n'a jamais lieu à proximité immédiate d'un individu particulier ou en relation avec un comportement social. Il a été constaté cependant qu'il se produisait très souvent après une interaction agressive intense avec un membre du groupe ou des manifestations du même ordre dirigées vers l'extérieur. Il semble donc qu'il soit lié à une démonstration hiérarchique ou agonistique adressée à l'ensemble du groupe et/ou aux personnes connues de l'extérieur.

Comportement social

Interactions non agressives

Flairages: les contrôles olfactifs les plus fréquents ont lieu dans la région ano-génitale et sur la tête. Le plus jeune mâle flaire régulièrement les femelles à la naissance des membres antérieurs, sur le ventre et autour des cuisses. Les fréquences des flairages diffèrent entre les individus ($G = 11{,}52$, $P < 0{,}01$, $n = 153$) avec une plus grande activité du jeune mâle (Tab. 2). Il les dirige à 87 % sur les 2 adultes. Le flairage du pénis du mâle adulte par le jeune mâle et par la femelle adulte a été régulièrement observé.

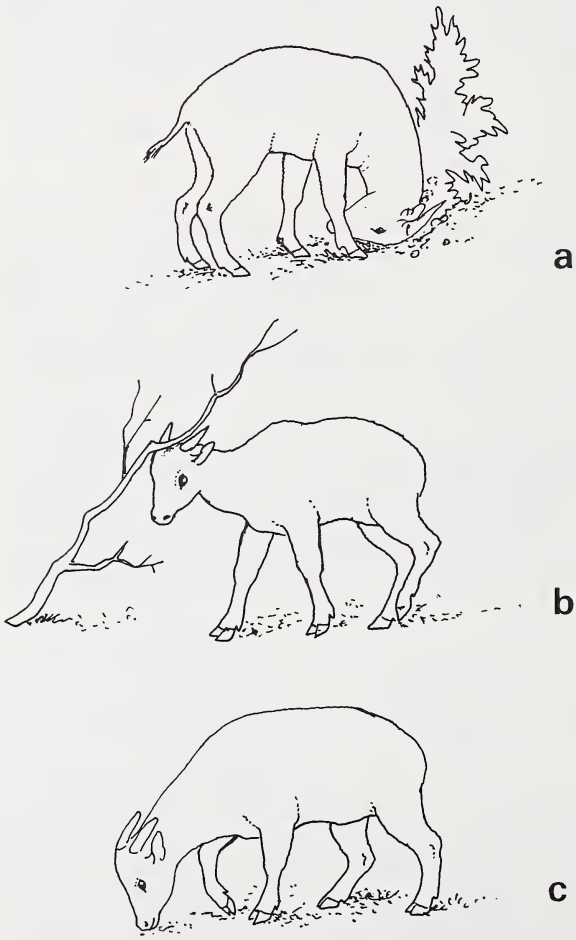

Fig. 3. a: Frottement du front sur le sol; b: jeu avec les branchages; c: grattage du sol par le mâle adulte

Contrôle urinaire: en dehors du contexte strictement sexuel du mâle contrôlant l'urine d'une femelle, le léchage de l'urine pendant la miction ou sur le sol a été observé chez tous les autres individus du groupe. Les 2 adultes lèchent occasionnellement leur propre urine.

Contact frontal: le front est posé sur le flanc, l'épaule ou le cou du partenaire; dans 60 % des cas ($n = 41$), il y a une brève poussée (Fig. 4A). Ce comportement peut précéder une interaction pacifique et ne déclenche en général aucune réaction défensive. Durant la première période, il est surtout observé chez la femelle adulte (59 %, $n = 46$, $G = 146{,}34$, $P < 0{,}001$) principalement sur le mâle adulte ($G = 22{,}00$, $P < 0{,}01$, $n = 27$).

Frottement de la tête: la joue, plus rarement le côté du front, le cou ou le menton

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tableau 2. **Nombre de flairages (a), de contact frontaux (b), et de frottement de la tête (c) observés dans le groupe d'Anoa durant la première période**

Animal initiateur		Animal receveur ♂ adulte	♀ adulte	♂ jeune	♀ jeune	Total
	a		10	20	4	34
♂ adulte	b		1	3	1	5
	c		3	1	0	4
	a	7		4	10	21
♀ adulte	b	25		1	1	27
	c	0		4	11	15
	a	35	20		8	63
♂ jeune	b	7	6		0	13
	c	0	16		5	21
	a	8	21	6		35
♀ jeune	b	0	0	1		1
	c	0	93	3		96

sont frottés de bas en haut, rarement de manière répétée, sur le haut des cuisses et la région anale du partenaire (Fig. 4B). Durant la première période, la majorité des observations a été faite chez la jeune femelle (70 %, n = 136, G = 68,06, P < 0,001), à 97 % sur sa mère.

Léchage social: le léchage est la forme de contact pacifique la plus prolongée entre individus. Nous ne considérerons dans ce chapitre que les léchages non sexuels, le plus souvent pratiqués sur la tête, le cou et une zone qui va du garrot à la croupe. L'animal qui veut lécher approche le partenaire par le côté ou par devant, la tête basse et le museau tendu en avant. L'invitation au léchage consiste en une immobilisation de la tête légèrement

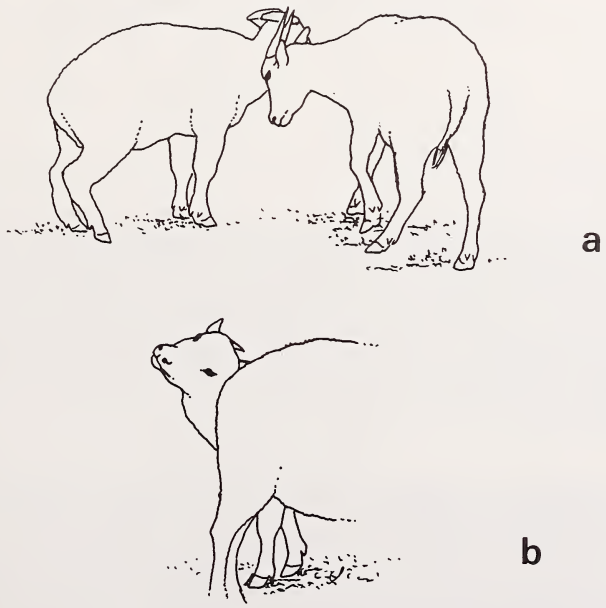

Fig. 4. a: Poussée du front par la femelle adulte sur le mâle adulte; b: frottement de la joue par la jeune femelle sur sa mère

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

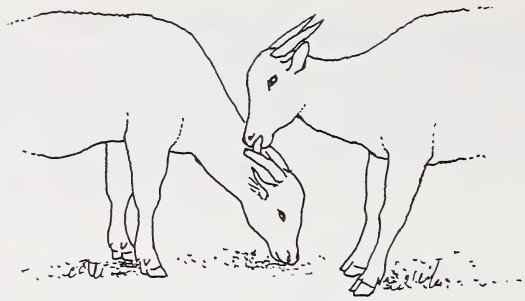

Fig. 5. Posture d'invitation au léchage par l'animal de gauche

abaissée, museau dirigé vers le sol, à proximité de la tête du partenaire (Fig. 5) puis la tête est parfois légèrement tournée, de façon à présenter la joue, ou relevée pour montrer le cou. Face à un individu qui menace, l'attitude d'invitation au léchage a un effet inhibiteur immédiat. Le léchage est le plus souvent unilatéral; quand 2 animaux se léchent, c'est toujours en alternance et jamais simultanément. De longues séances de léchage sont observées, mettant parfois en jeu 3 animaux. Les fréquences des léchages sont différentes entre les individus (G = 14,74, P < 0,01, n = 284) avec une plus grande activité du jeune mâle (Tab. 3). Les léchages entre mâles et entre femelles sont plus fréquents que les léchages intersexuels (respectivement G = 6,42, P < 0,02, n = 156 et G = 11,05, P < 0,001, n = 128). Les léchages du mâle adulte par le jeune mâle sont plus nombreux que l'inverse (G = 6,02, P < 0,02, n = 78).

Pose du menton: le menton est posé sur la partie postérieure du corps du partenaire ou plus rarement sur le garrot. Ce comportement qui fait partie du comportement sexuel normal du mâle adulte (cf plus loin) a été observé chez les jeunes, le plus souvent le mâle (G = 5,55, P < 0,002, n = 46).

Tableau 3. **Nombre de léchages entre les individus du groupe d'Anoa durant la première période**

Animal initiateur	Animal receveur				
	♂ adulte	♀ adulte	♂ jeune	♀ jeune	Total
♂ adulte		24	20	3	47
♀ adulte	14		19	39	72
♂ jeune	34	30		25	109
♀ jeune	1	30	25		56

Association au repos: les fréquences des repos solitaires par rapport aux repos en association avec un autre animal du groupe sont différentes (G = 40,27, P < 0,001, n = 205). Le mâle adulte est plus souvent seul (71 %, n = 28) que la femelle adulte (G = 26,99, P < 0,001, n = 93), le jeune mâle (G = 39,39, P < 0,001, n = 97) ou la jeune femelle (G = 29,94, P < 0,001, n = 71). Ces 3 derniers montrent un certain allomimétisme et prennent leur repos ensemble dans 15 % des cas de repos commun (n = 81). Le mâle adulte suit un rythme relativement différent et occupe préférentiellement quelques emplacements qui lui sont exclusifs.

Interactions agressives

Menace tête basse: la tête est abaissée en direction du partenaire, la ligne du front proche de la verticale et le museau près du sol. Quand le partenaire adopte une posture identique, les animaux se font face, front bas et perpendiculaire au sol (Fig. 6A). Ce comportement, également observé par Frädrich (1973), est peu fréquent (18 % des menaces, n = 70) et se produit le plus souvent entre les adultes chez qu'il semble correspondre à une lutte avortée.

Menace des cornes: la tête, en position basse, est fléchie de manière à diriger les pointes des cornes vers l'adversaire (Fig. 6B). C'est une menace plus sérieuse que la précédente.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

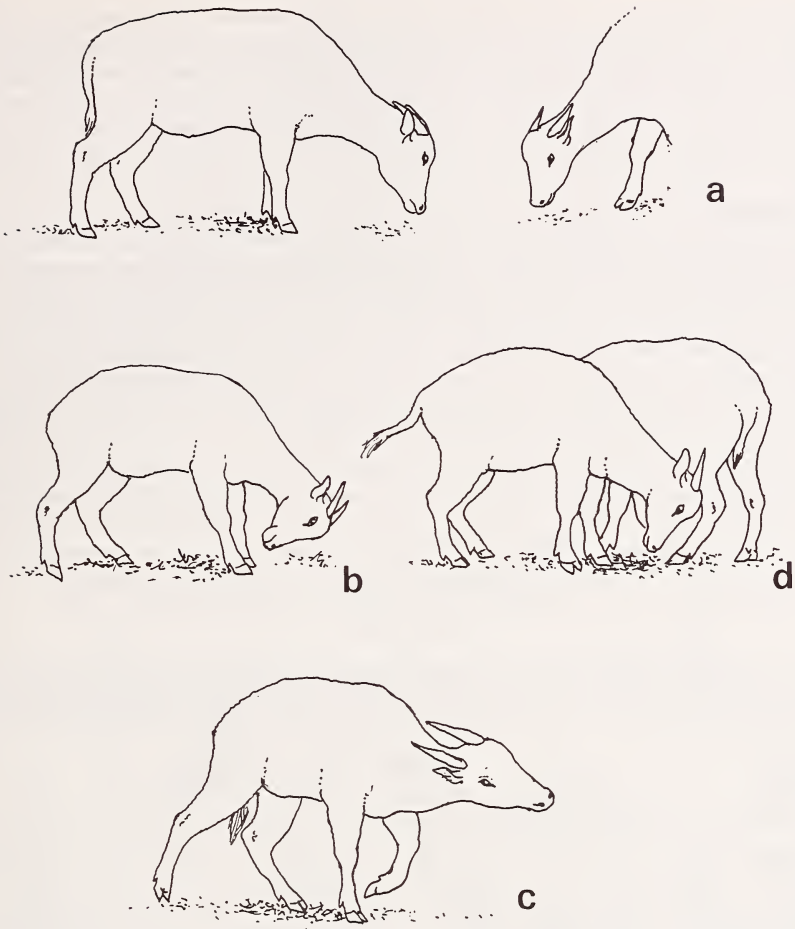

Fig. 6. a: Menace tête basse réciproque; b: présentation des cornes; c: parade hiérarchique; d: coup de cornes

Parade: le cou est porté horizontalement et le museau est tendu en avant, la tête étant tournée d'environ 45° sur son axe. Cette position est maintenue pendant l'approche du partenaire en marche rapide ou au trot (Fig. 6C) parfois jusqu'à ce que les 2 animaux soient en parallèle. La tête est le plus souvent tournée de façon à montrer les cornes au partenaire. Le mâle adulte ne parade pas en direction des autres animaux du groupe, mais toujours en réaction à une perturbation venant de l'extérieur. Ce comportement a également été observé, mais très rarement, chez la femelle adulte et le mâle vivant isolé. Frädrich (1973) publie une photographie d'un mâle en attitude de parade, les cornes dirigées vers un animal d'une autre espèce siuté dans l'enclos voisin.

Lever hiérarchique: il se compose de poussée du front ou de coup de cornes sur le flanc ou la croupe, d'appui du menton ou de la joue sur la croupe ou le garrot, d'appui d'une patte antérieure (rarement les deux) sur le corps. En réponse aux coups de cornes, l'animal couché peut allonger le cou et le menton sur le sol.

Charge agressive: l'agresseur galope droit sur son adversaire, la tête en position normale à hauteur du garrot ou redressée avec occasionnellement les oreilles rabattues en arrière. De brefs meuglements peuvent être entendus. La charge se termine par un coup violent si le

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

partenaire ne fuit pas. Le mâle adulte, très agressif envers l'observateur et certains soigneurs, faisait fréquemment des charges dans leur direction, puis les redirigeait vers les animaux du groupe situés près de lui. Dans des moments d'excitation avant ou après la charge, il marchait en bloquant brièvement en l'air une patte antérieure ou postérieure, une attitude également observée chez les autres individus quand ils étaient inquiets ou excités.

Coup de front: à la différence du simple contact et de la poussée, le coup de front sur l'épaule ou le flanc est porté avec élan. Il est peu brutal à courte distance, mais peut-être violent quand il suit la charge.

Coup de cornes: après flexion de la tête, le coup de la pointe des cornes est donné de bas en haut, le plus souvent au flanc ou au ventre de l'adversaire (Fig. 6D). Des mouvements de tête répétés de bas en haut à vide ont été observés chez le mâle et la femelle adulte.

Les comportements agonistiques sans contact corporel (menace, charge) (Tab. 4) s'observent pour l'essentiel entre les 2 adultes (95 %, n = 150, G = 83,45, P < 0,001, n = 300). Le mâle adulte ne les dirige vers aucun partenaire en particulier (G = 0,02, N S, n = 142) tandis que la femelle adulte les concentre sur le mâle adulte (G = 55,83, n = 142). La fréquence des comportements agressifs directs est la plus élevée chez le jeune mâle (G = 70,53, P < 0,001, n = 444) qui montre d'ailleurs peu d'autres comportements agonistiques. Le jeune mâle les dirige principalement vers la femelle adulte qui y répond relativement peu, ce qui fait supposer qu'il existe une part de jeu dans ces échanges. Au contraire, les relations interadultes sont tendues, caractérisées pour la femelle et pour le mâle par une faible fréquence relative de comportements directs par rapport aux comportements indirects (respectivement G = 5,35, P < 0,05, n = 196 et G = 6,53, P < 0,02, n = 56).

Tableau 4. **Nombre de comportements agonistiques indirects (menaces, charges: a) et directs (coup de front, de cornes, lever: b) dans le groupe d'Anoa observé durant la première période**

Animal initiateur		Animal receveur				
		♂ adulte	♀ adulte	♂ jeune	♀ jeune	Total
♂ adulte	a		23	31	17	71
	b		5	22	13	40
♀ adulte	a	65		5	1	71
	b	33		7	1	41
♂ jeune	a	5	3		0	8
	b	30	76		25	131
♀ jeune	a	0	0	0		0
	b	3	1	6		10

Hiérarchie: durant la première période la femelle adulte marque sa dominance par davantage de comportements indirects ou directs que le mâle adulte (respectivement G = 10,63, P < 0,01, n = 1976 et G = P < 0,001) qui cède le passage quand elle approche. Pendant la deuxième période la femelle adulte ne manifeste aucune agressivité envers le mâle adulte tandis que celui-ci montre une fréquence de comportement agonistique semblable à celle de la première période (respectivement 0,46/h et 0,33/h). Je n'ai observé aucun combat sérieux entre adultes mais d'après les soigneurs ils ont périodiquement lieu et sont très intenses. Le mâle adulte manifeste davantage son agressivité vis à vis de l'extérieur et particulièrement envers un autre mâle subadulte dans un enclos voisin durant la deuxième période. Ceci correspond bien aux observations de Dolan (1965) sur l'Anoa de plaine. Alors que les agressions entre femelles sont rares durant la première période, elles deviennent plus fréquentes pendant la deuxième, particulièrement de la part de la femelle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

adulte qui allaite encore son nouveau jeune (14 observations contre 2 chez la jeune femelle qui connait son premier oestrus).

Soumission: l'animal dominé se couche, cou et menton sur le sol. Cette attitude observée chez le jeune mâle permet également d'éviter les coups de cornes portés sous le corps par la femelle adulte.

Jeu

Le jeu solitaire se manifeste par des courses au galop à travers l'enclos ou des charges vers des objets ou des oiseaux. Un animal provoque un autre au jeu en galopant dans sa direction avec des bonds désordonnés (Fig. 7A) ou avec des hochements de tête avec présentation des cornes. Frädrich (1973) décrit les mêmes comportements ludiques parfois très prolongés chez les plus jeunes. Le jeu de combat consiste en poussées, front contre front ou cornes engagées, avec les têtes complément fléchies et les museaux rabattus vers l'arrière. Les corps sont face à face (Fig. 7B) ou en position parallèle, les têtes tournées l'une contre l'autre (Fig. 7C). Pour résister aux poussées de son adversaire ou à ses coups de cornes donnés sous le corps, l'un des partenaires se tient occasionnellement sur les métacarpes (Fig. 7D). Pendant l'affrontement, les animaux cherchent à se dégager pour donner des coups de front ou de cornes dans le flanc de l'adversaire. Comme ils cherchent

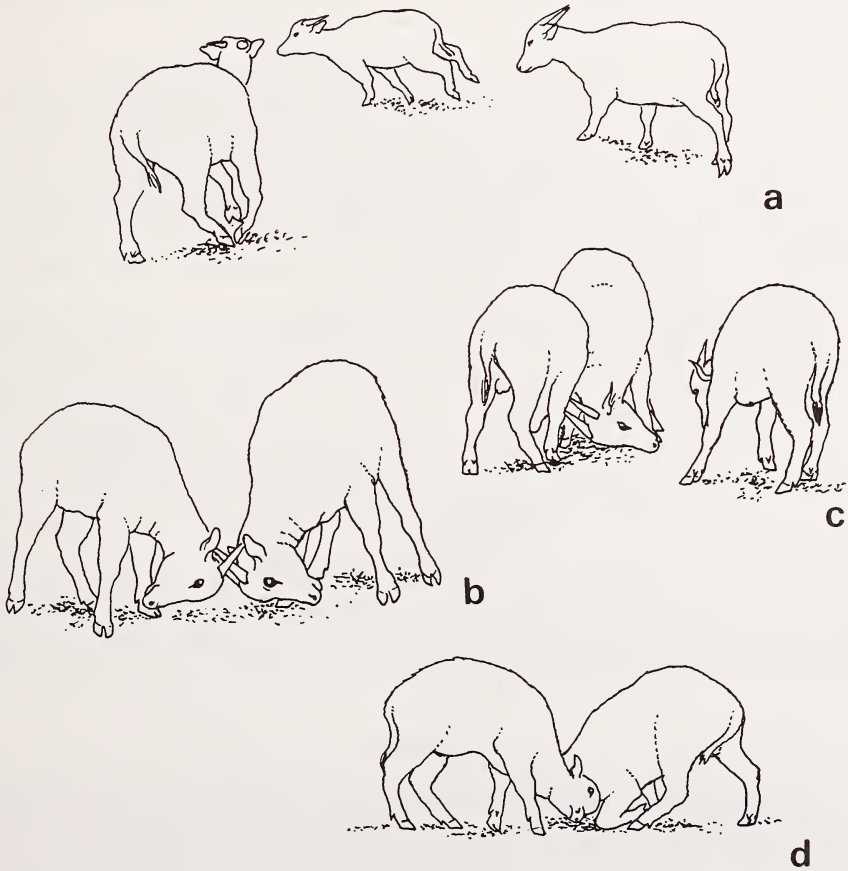

Fig. 7. Jeu social: a: galop d'invitation au jeu et poursuite à 3 animaux; b: combat de jeu, face à face; c: combat de jeu en position latérale; d: appui sur les metacarpes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

également à dérober leur propres flancs aux coups, il en résulte un mouvement circulaire des deux participants parfois en position parallèle inversée. Le jeu de combat est entrecoupé de brefs arrêts face à face, têtes basses, et de poursuites au cours desquelles l'individu poursuivi rue de manière désordonnée vers son rival. Des meuglements se font entendre dans ces moments d'excitation intense. D'après les soigneurs, le combat de jeu serait tout à fait similaire au combat sérieux.

Durant la première période d'observation, la majorité des jeux avaient lieu entre les 2 jeunes (82 %, n = 79, G = 47,02, P < 0,001, n = 158). Le jeune mâle en était le plus souvent l'initiateur (73 % des invitations observées, n = 46, G = 6,36, P < 0,02, n = 112). Il invitait principalement la jeune femelle (66 %, n = 41) mais aussi le mâle adulte que ne répondait que rarement, tandis que la femelle adulte, pourtant moins sollicitée, jouait plus souvent avec lui (15 %, n = 79). Durant la deuxième période d'observation, la grande majorité des jeux se déroulaient entre la jeune femelle et le nouveau jeune de la femelle adulte.

Comportement sexuel

Contrôle urinaire: les mâles contrôlent l'état génital des femelles en léchant la vulve et ils provoquent le plus souvent la miction (Fig. 8A). Ils laissent couler l'urine sur le museau et la goûtent en sortant la langue. Le Flehmen suit fréquemment ce comportement qui peut ensuite être immédiatement renouvelé ou suivi du léchage des talons et des cuisses mouillées d'urine.

Flehmen: au cours du Flehmen la lèvre supérieure est retroussée, la bouche entrouverte et la tête un peu relevée, le front proche de l'horizontale; la tête est parfois un peu tournée de côté (Fig. 8B). Chez le mâle adulte qui fait la grande majorité des Flehmen durant la première période (91 %, n = 129), ce comportement est presque toujours unique et dure peu longtemps (7,9 s +/− 1,8; n = 19). Le Flehmen des mâles a lieu essentiellement à l'urine des femelles mais quelques observations ont été faites du mâle adulte et du mâle isolé réagissant à leur propre urine après s'être léché le pénis. La femelle adulte a effectué un Flehmen après avoir provoqué la miction de la jeune femelle, et 3 autres en réaction à diverses stimulations olfactives provenant de l'extérieur.

Parade sexuelle: le mâle suit la femelle, le cou étiré horizontalement à hauteur du garrot, le museau tendu en avant dans le prolongement (Fig. 8C). Cette posture est analogue à celle de la parade hiérarchique mais la rotation de la tête ne l'accompagne que rarement. Quand le mâle est proche de la femelle, il donne des coups de langue à vide et cherche à lui lécher la vulve pour provoquer la miction. Quand le mâle approche pour tester la réceptivité de la femelle, il avance brusquement derrière elle avec un trépignement des pattes antérieures, en relevant le cou et le menton à environ 45°, le dessous du cou venant en contact avec la croupe de la femelle (Fig. 8D). Quand les animaux sont très excités, ils font entendre de brefs meuglements.

Monte sexuelle: après la parade sexuelle et/ou le léchage vulvaire, le mâle pose son menton sur la croupe de la femelle ou monte directement (Fig. 8E). Pendant la monte le cou et le menton sont appuyés sur le dos et le garrot de la femelle (Fig. 8F); les pattes antérieures raidies enserrent ses flancs.

Discussion

Le comportement d'Anoa présente de nombreux traits communs avec différents Bovinés connus, ce qui est en accord avec son appartenance à ce taxon, basée sur les critères morphologiques. La miction et la défécation s'accomplissent séparément et sans postures particulièrement accusées, comme chez la plupart des Bovidés. Le grattage du sol comme comportement d'expression est très répandu dans tous les groupes de Bovidés à l'exception

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

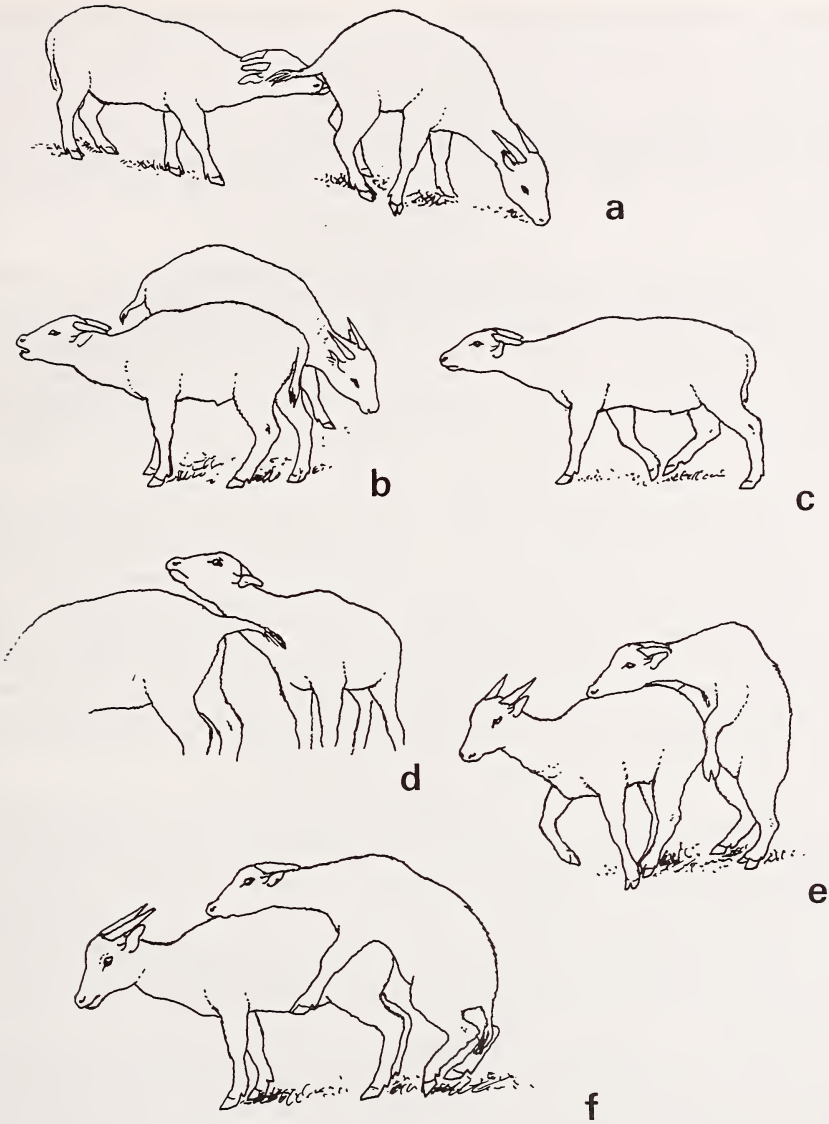

Fig. 8. Comportement sexuel: a: léchage vulvaire par le mâle provoquant la miction de la femelle; b: Flehmen du mâle; c: parade sexuelle du mâle; d: comportement précopulatoire avec trépignement des pattes antérieures; e: pose du menton et tentative de monte; f: monte sexuelle

des Tragelaphinés et de *Boselaphus*. Chez Anoa cependant il est restreint à quelques comportements particuliers du mâle alors qu'il est beaucoup plus généralisé chez la plupart des Bovinés (Schloeth 1958). Remarquons que les mouvements de grattage du sol du mâle Anoa sont beaucoup moins accusés que ceux de *Bos taurus* (Schloeth 1958). Le grattage avec les cornes, le frottement de la tête sont des comportements de confort qui ont également une fonction d'expression dynamique et sont très répandus chez les autres Bovidés (Walther 1968). Les contacts frontaux entre adultes peuvent être considérés

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

comme des attitudes agressives ritualisées servant au contact social mais il ne semble pas exister de comportement semblable au «Hornen» décrit par SCHLOETH (1961) chez *B. taurus*. *Bos javanicus* fait un frottement de joue (HALDER 1976) semblable à celui de la jeune femelle Anoa. La fréquence des léchages sociaux entre adultes rapproche davantage l'Anoa de son groupe et des Tragelaphinés (SCHLOETH 1961; WALTHER 1964) que d'autres Bovidés (WALTHER 1979). La valeur apaisante de l'invitation au léchage est connue chez *B. taurus* (SAMBRAUS 1969). L'initiateur du léchage a souvent un rang inférieur à son partenaire comme chez *B. taurus* (SCHLOETH 1961; BOUISSOU 1974) et *B. gaurus* (SCHALLER 1967).

L'imposition latérale en parallèle ou antiparallèle, très courante chez les Bovinés, n'a pas été observée chez Anoa mais il est possible qu'elle existe entre 2 mâles adultes. Les menaces et le combat frontal ne le distinguent pas de nombreux Bovidés. La position en appui sur les métacarpes sert à éviter le soulèvement par l'adversaire mais elle n'est pas une attitude typique comme chez *Boselaphus, Tetracerus* et *Alcelaphus*. La pose du menton sur la croupe de la femelle avant la monte est présente chez les autres Bovinés (SAMBRAUS 1971; LOTT 1974; HALDER 1976) mais sans mouvement latéral. La posture de monte est conforme à celle de la plupart des Bovinés, *Boselaphus, Tragelaphus*.

Certains comportements typiques des Bovinés connus sont absents chez Anoa, tandis que d'autres le rapprochent de groupes voisins. Le couplage préferentiel du grattage du sol avec la miction chez le mâle rappelle le comportement des petites espèces territoriales d'Alcélaphinés et d'Antilopinés mais il est difficile de l'interpréter en captivité. Le frottement et grattage de supports laissent des traces visibles qui pourraient avoir une valeur de marquage optique. Il est probable que chez une espèce forestière à tendance probablement solitaire comme l'Anoa, ils aient la même fonction que chez les Ruminants forestiers (DUBOST 1983; FEER 1984). Le lever de tête et du cou semble être absent chez les autres Bovinés, alors qu'un comportement assez similaire a été observée chez *Capra ibex* et *Hemitragus jemlahicus*, et chez les jeunes *Taurotragus euryceros* (HAMANN 1979). Il existe aussi chez les femelles de Tragélaphinés (WALTHER 1958).

La parade hiérarchique d'Anoa n'a pas été clairement observée chez les Bovinés. La rotation de la tête en particulier, ressemble au comportement de *Ovis canadensis* (GEIST 1966). Au cours de la poursuite sexuelle Anoa fait des coups de langue à vide comme les Caprinés, *Aepyceros* et *Boselaphus* et sa posture de parade est rare chez les Bovinés. Le «Hüten» qui caractérise de nombreux Bovinés (WALTHER 1979) est absent. Le relèvement du cou contre la femelle à la fin de la parade sexuelle, couplé à un trépignement des pattes antérieures n'a été observé que chez *B. javanicus* (HALDER 1976) et rappelle le Laufschlag rudimentaire et ritualisé de *Gazella granti* (WALTHER 1965) et *Antilope cervicapra* (DUBOST et FEER 1981).

Une partie du comportement d'Anoa a pu être modelé par son mode de vie, comme par exemple le bloquage d'une patte en l'air qui caractérise les espèces de milieux denses (WALTHER 1979). De même, la pauvreté des éléments démonstratifs visuels et la forme de la parade hiérarchique et sexuelle rapproche Anoa des petits Ruminants forestiers comme *Muntiacus, Cephalophus, Neotragus* (DUBOST 1983). Ces derniers se montrant dans l'ensemble moins grégaires que ceux des milieux ouverts (ESTES 1974; WALTHER 1979; DUBOST 1983) on peut s'attendre à trouver chez Anoa les indices d'une vie sociale relativement rudimentaire. Malgré l'exiguité des conditions de captivité qui risquent de biaiser les observations, il apparait des possibilités de vie en groupe entre femelles et subadultes (allomimétisme, fréquents léchages, jeux sociaux, association au repos). Le mâle adulte serait plus solitaire et intolérant envers un autre adulte. La femelle adulte garde des relations privilégiées avec sa fille tant qu'elle n'est pas en oestrus ou qu'elle n'a pas elle même un autre jeune. La vie sociale d'Anoa serait proche de celle des petites espèces forestières comme *Muntiacus* et *Cephalophus* (DUBOST 1980, 1983a, 1983b). Des données sur les Bovinés plus ou moins liés à la forêt comme *Bos banteng, Bos sauveli* et

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

paticulièrement *B. mindorensis* (Talbot et Talbot 1966) manquent pour discuter de cette question.

Remerciements

Je remercie le Dr. W. Encke, Directeur du Zoo de Krefeld et le Dr. P. Vogt pour leur accueil et leur aide sur place. Ce travail a été financé par le laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Je remercie G. Dubost, A. Heymer et un critique anonyme pour leur commentaires sur le manuscript.

Zusammenfassung

Ethologische Beobachtungen an Bubalus (Anoa) quarlesi Ouwens, 1910 (Ruminantia, Bovidae) im Zoo

Zwischen Mai und September 1990 wurde im Zoo Krefeld eine Gruppe von Berg-Anoas (3 Männchen, 3 Weibchen) während insgesamt 110 Stunden ethologisch beobachtet. Individual- und Sozialverhalten werden beschrieben und die Ergebnisse, soweit möglich, mit anderen Bovinae und der Gesamtheit der Bovidae verglichen. Das Vorderlaufscharren ist ein meist mit der Miktion assoziiertes Verhaltenselement und wird nur vom erwachsenen Bullen ausgeführt. Es begleitet aber auch das Bodenhornen, Stirnreiben und Aufsteilen. Die häufigsten sozialen Kontaktformen sind das gegenseitige Kopfstoßen, das Kopfreiben auf der Kruppe des Partners und das soziale Lecken. Drohen mit gestrecktem Kopf oder mit den Hörnern sowie effektive Angriffe charakterisieren die ständig gespannten Beziehungen zwischen den Erwachsenen, während die Jungtiere häufiger den frontalen Kopfstoß anwenden oder mit dem Gehörn direkt angreifen. Drohverhalten mit gestrecktem Hals und seitlich verdrehtem Kopf ist das häufigste Element der Bullen. Soziales Spielverhalten zwischen den Jungtieren besteht aus Verfolgungen und langen Stößen Kopf gegen Kopf oder in einer sich um die Achse drehenden Antiparallelstellung. Bei einer brünftigen Kuh zeigt der Bulle dann ein Werbeverhalten, das der Rangdemonstration sehr ähnlich ist. Der hochgestreckte Kopf geht dem Aufspringen voraus und wird von Tretelbewegungen mit den Vorderläufen begleitet. Das Verhalten der Berg-Anoas zeigt zahlreiche Gemeinsamkeiten mit den übrigen Bovinae, jedoch sind deren Ausdrucksweisen weniger markant und weniger differenziert. Die Anoas besitzen unter anderem einige besondere Verhaltensweisen wie das Treten mit den Vorderläufen als ritualisierten Laufschlag und das Kopfdrehen beim Drohen, die sie mit anderen Bovidae verbinden. Sie haben auch Gemeinsamkeiten mit einigen kleinen Waldarten wie *Muntiacus* und *Cephalophus*, so etwa in ihrem Sozialverhalten.

Bibliographie

Bohlken, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini 1945). Zool. Jb. **68**, 113–202.

Bouissou, M. F. (1974): Etablissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques. I: Nature et évolution des interactions sociales. Ann. Biol. animale Biochem. Biophys. **14**, 383–410.

Dolan, J. M. (1965): Breeding of the lowland anoa, *Bubalus (Anoa) d. depressicornis* H. Smith, 1827) in the San Diego Zoological Garden. Z. Säugetierkunde **30**, 241–248.

Dubost, G. (1980): L'écologie et la vie sociale du Céphalophe bleu (*Cephalophus monticola* Thunberg), petit ruminant forestier africain. Z. Tierpsychol. **54**, 205–266.

— (1983): Le comportement de *Cephalophus monticola* Thunberg et *C. dorsalis* Gray, et la place des céphalophes au sein des ruminants. Mammalia **47**, 141–177 et 281–310.

Dubost, G.; Feer, F. (1981): The behavior of the male *Antilope cervicapra* L., its development according to age and social rank. Behaviour **76**, 62–127.

— — (1988): Variabilité comportementale à l'intérieur du genre *Cephalophus* (Ruminantia, Bovidae), par l'exemple de *C. rufilatus* Gray, 1846. Z. Säugetierkunde **53**, 31–47.

Estes, R. D. (1974): Social organization of the African Bovidae. In: The behaviour of ungulates and its relation to management. IUCN new series **24**, 166–205.

Frädrich, H. (1973): Einige Bemerkungen über den Anoa. Z. Kölner Zoo **16**, 101–105.

Feer, F. (1984): Observations éthologiques sur *Pudu pudu* (Molina, 1782) en captivité. Zool. Garten **54**, 1–27.

Geist, V. (1966): The evolutionary significance of mountain sheep horns. Evolution **20**, 558–566.

Groves, C. P. (1969): Systematics of the *Anoa* (Mammalia, Bovidae). Beaufortia **17**, 1–12.

Halder, U. (1976): Ökologie und Verhalten des Banteng (*Bos javanicus*) in Java. Eine Feldstudie. Mammalia depicta **10**, Hamburg: Parey.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Hdb. Zool., Berlin 8 (32), 1–167.

Hamann, U. (1979): Beobachtungen zum Verhalten von Bongoantilopen (*Tragelaphus euryceros* Ogilby, 1836). Zool. Garten **49**, 319–375.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Lott, D. F. (1974): Sexual and agressive behavior of adult male American bison (*Bison bison*). In: The behaviour of ungulates and its relation to management, IUCN, new series, **24**, 382–394.
Ouwens, P. A. (1910): Contribution à la connaissance des mammifères de Célèbes. Bull. Dept. Agric. Indes Néerl. **38**.
Pournelle, G. H. (1965): A breeding herd of Lowland anoas, *Anoa d. depressicornis*. Int. Zoo Yearbook **5**, 56–57.
Sambraus, H. H. (1969): Das soziale Lecken des Rindes. Z. Tierpsychol. **26**, 805–810.
Schaller, G. B. (1967): The deer and the tiger. A study of wildlife in India. Chicago: Chicago University Press.
— (1976): Aggressive behaviour of domestic yak. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **73**, 385–389.
Schloeth, R. (1958): Cycle annuel et comportement social du taureau de Camargue. Mammalia **22**, 121–139.
— (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsychol. **18**, 574–627.
Talbot, L. M.; Talbot, M. H. (1966): The tamarau (*Bubalus mindorensis* (Heude)) observations and recommendations. Mammalia **30**, 1–11.
Walther, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. Z. Tierpsychol. **15**, 340–380.
— (1965): Verhaltenstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke 1872) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol. **22**, 167–208.
— (1979): Das Verhalten der Hornträger (Bovidae). Hdb. der Zoologie, **8** (54), 1–184.

Adresse de l'auteur: Dr. François Feer, Laboratoire d'Ecologie Générale, MNHN, CNRS, 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: 1994

Band/Volume: 59

Autor(en)/Author(s): Feer F.

Artikel/Article: Observations ethologiques sur Bubalus (Anoa) quarlesi Ouwens, 1910 (Ruminantia, Bovidae) en captivite Observations ethologiques sur Bubalus (Anoa) quarlesi Ouwens, 1910 (Ruminantia, Bovidae) en captivite 139-152