

Présentation des grands singes

INDEX DES GRANDS SINGES



Le bonobo (*Pan paniscus*)

Distribution et effectif à l'état sauvage

Le bonobo ne se trouve qu'en République démocratique du Congo (RDC), biogéographiquement séparé des chimpanzés et des gorilles par le fleuve Congo (voir la figure AO1). L'effectif de la population est inconnu, car seuls 30 % de l'aire de répartition historique de l'espèce ont été étudiés ; cependant, d'après les estimations réalisées sur les quatre communautés de bonobos géographiquement distinctes, il y aurait au minimum une population de 15 000 à 20 000 individus, ce nombre étant en régression (Fruth *et al.*, 2016).

Le bonobo est inscrit à l'Annexe I de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) et figure dans la catégorie des espèces en danger de la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Fruth *et al.*,

2016 ; voir l'encadré AO1). Les causes du déclin de la population sont le braconnage, la dégradation et la disparition de l'habitat, les maladies et le fait que les habitants ignorent l'interdiction qui frappe la chasse et la consommation de bonobos. Le braconnage, pratiqué principalement pour alimenter le trafic de viande de brousse et pour certaines préparations thérapeutiques, a été amplifié par les effets persistants du conflit armé, tels que la chasse à laquelle se livrent les militaires et la facilité avec laquelle il est possible de se procurer des armes et des munitions sophistiquées (Fruth *et al.*, 2016).

Physiologie

Chez les bonobos, le mâle adulte atteint une taille de 73 à 83 cm et pèse de 37 à 61 kg, tandis que la femelle est légèrement plus petite, avec un poids de 27 à 38 kg. Leur dimorphisme sexuel est peu accentué. Ils ressemblent aux chimpanzés et sont à peu près de la même taille, bien que plus élancés et avec une tête plus petite. À l'état sauvage, la durée de vie maximum du bonobo est de 50 ans (Hohmann *et al.*, 2006 ; Robson et Wood, 2008).

Il est principalement frugivore (plus de 50 % de fruits), en complétant son régime alimentaire de feuilles, de tiges, de pousses, de moelle des végétaux, de graines, d'écorce, de fleurs, de miel et de champignons, dont des truffes. Il ne consomme que très peu d'animaux : insectes, petits reptiles, oiseaux et des mammifères de taille intermédiaire, dont d'autres primates.

Organisation sociale

Les bonobos vivent dans des communautés de type « fission-fusion » composées de 10 à 120 individus, mâles et femelles. Lorsqu'ils partent à la recherche de nourriture, ils se divisent en petits groupes mixtes qui comptent de 5 à 23 singes.

Les bonobos mâles coopèrent entre eux et se tolèrent ; cependant, les liens durables entre mâles adultes sont rares, contrairement aux liens forts qui existent entre les femelles adultes, et qui peuvent se maintenir pendant des années. Un trait distinctif des femelles bonobos est qu'elles sont aussi dominantes que les mâles et s'allient contre certains mâles de la communauté. Chez les bonobos, mères et fils entretiennent des liens privilégiés qui s'avèrent d'une grande importance pour le statut social du fils et perdurent même quand il atteint l'âge adulte.

Avec les chimpanzés, les bonobos sont nos plus proches cousins puisque leur code génétique est identique au nôtre à 98,8 % (Smithsonian Institution, s.d. ; Varki et Altheide, 2005).



Le chimpanzé (*Pan troglodytes*)

Distribution et effectif à l'état sauvage

L'aire géographique des chimpanzés s'étend dans toute l'Afrique équatoriale, du Sud du Sénégal à l'Ouest de l'Ouganda et à la Tanzanie, avec des populations isolées les unes des autres (Humle *et al.*, 2016b ; voir la figure AO1).

Les chimpanzés sont inscrits à l'Annexe I de la CITES, et les quatre sous-espèces figurent sur la Liste Rouge de l'UICN dans la catégorie « En danger ». Il existe environ 140 000 chimpanzés d'Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*), 18 000 à 65 000 chimpanzés d'Afrique occidentale (*Pan t. verus*), 181 000 à 256 000 chimpanzés d'Afrique orientale (*Pan t. schweinfurthii*), et probablement moins de 6 000 à 9 000 chimpanzés du Nigéria-Cameroun (*Pan t. ellioti*). Il est fort probable que les populations déclinent, mais leur taux de régression n'a pas encore été quantifié (Humle *et al.*, 2016b).

La baisse du nombre de chimpanzés est surtout attribuée à la recrudescence du braconnage pour le trafic de viande de brousse, la dégradation et la disparition de l'habitat, et les maladies (en particulier l'Ebola) (Humle *et al.*, 2016b).

► Physiologie

La taille du chimpanzé mâle atteint 77 à 96 cm et son poids 28 à 70 kg, tandis que la femelle mesure de 70 à 91 cm pour un poids allant de 20 à 50 kg. Le chimpanzé partage avec l'homme de nombreuses expressions faciales, mais son front est fuyant et ses lèvres sont plus souples. Il peut vivre 50 ans à l'état sauvage.

Principalement frugivore, il se nourrit en fonction de ce qu'il trouve. Certaines communautés consomment 200 aliments différents dans un régime alimentaire composé de fruits et complété de végétation herbacée et de proies animales, comme des fourmis et des termites, mais aussi de petits mammifères, dont d'autres primates. C'est le plus carnivore de tous les grands singes.

Organisation sociale

Les chimpanzés sont organisés en société de type « fission-fusion » formant plusieurs groupes composés de mâles et de femelles. Une grande communauté comprend tous les individus qui se rassemblent régulièrement et compte en moyenne 35 singes. Le groupe le plus important que l'on connaisse est de 150 individus, mais cet effectif est rare cependant. La communauté se sépare temporairement en sous-groupes ou clans. Ces clans peuvent être très fluides, avec un rapide va-et-vient des membres ; l'on observe aussi quelques individus restant ensemble pendant quelques jours avant de rejoindre la communauté.

En général, en défendant leur domaine vital, les mâles qui font la loi sur leur territoire peuvent attaquer ou même tuer leurs congénères voisins. Les mâles, dominants par rapport aux femelles, sont généralement plus sociables, en partageant la nourriture et en se toilettant entre eux plus fréquemment. Les chimpanzés sont connus pour leurs modes de coopération assez sophistiqués, notamment pour la chasse et la défense du territoire ; le degré de coopération lorsqu'ils chassent à plusieurs est cependant variable selon les communautés.



Le gorille (*Gorilla species (spp.)*)

Distribution et effectif à l'état sauvage

Le gorille de l'Ouest (*Gorilla gorilla*) vit dans l'ensemble de l'Afrique occidentale équatoriale et se divise en deux sous-espèces : le gorille des plaines de l'Ouest (*Gorilla g. gorilla*) et le gorille de la rivière Cross (*Gorilla g. diehli*). Le gorille de l'Est (*Gorilla beringei*) se trouve en RDC et de l'autre côté de la frontière en Ouganda et au Rwanda. Il existe deux sous-espèces de *Gorilla beringei* : le gorille de montagne (*Gorilla b. beringei*) et le gorille des plaines de l'Est (*Gorilla b. graueri*) (voir la figure AO1).

Tous les gorilles sont classés en danger critique d'extinction sur la Liste Rouge de l'UICN. Si la population de gorilles de l'Ouest est estimée entre 150 000 et 250 000 individus, seuls 250 à 300 gorilles de la rivière Cross persistent à l'état sauvage (Bergl, 2006 ; Oates *et al.*, 2007 ; Sop *et al.*, 2015 ; Williamson *et al.*,

2013). Selon les dernières estimations, la population de gorilles des plaines de l'Est compte 3 800 individus, ce qui révèle une régression de 77 % depuis 1994 (Plumptre, Robbins et Williamson, 2016c). L'effectif des gorilles de montagne est estimé à 880 individus au moins (Gray *et al.*, 2013 ; Roy *et al.*, 2014). Les principales menaces qui pèsent sur ces deux espèces sont le braconnage pour le trafic de viande de brousse, la dégradation et la destruction de l'habitat, et les maladies (en particulier le virus Ebola pour le gorille de l'Ouest). Quant au gorille de l'Est, il est aussi confronté à la guerre civile (Maisels, Bergl et Williamson, 2016a ; Plumptre *et al.*, 2016c).

Physiologie

Chez le gorille de l'Est, le mâle adulte (159 à 196 cm, 120 à 209 kg) a une taille légèrement supérieure à celle du gorille de l'Ouest (138 à 180 cm, 145 à 191 kg). Les deux espèces, qui peuvent vivre 30 à 40 ans dans la nature, présentent un dimorphisme sexuel très prononcé, puisque la taille des femelles correspond à la moitié de celle des mâles. Les mâles âgés sont dénommés « dos argentés » en raison de l'apparition avec l'âge d'une fourrure grise sur le bas de leur dos.

Le régime alimentaire du gorille est essentiellement constitué de fruits mûrs et de végétation herbacée au sol. Hors saison lorsque les fruits se font rares, il consomme davantage de végétation herbacée. Quant à l'apport en protéines, il provient des feuilles et de l'écorce des arbres ; le gorille ne mange pas de viande, mais ne dédaigne pas à l'occasion fourmis et termites. Dans son environnement, le gorille de montagne a moins de fruits à sa disposition que le gorille des plaines de l'Ouest. Il se nourrit donc principalement de feuilles, de moelle des végétaux, de tiges, d'écorce et, de temps à autre, de fourmis.

Organisation sociale

Le gorille de l'Ouest vit en groupes stables constitués d'un mâle adulte (dos argenté) et de plusieurs femelles ; en revanche, les gorilles de l'Est, polygynes, peuvent aussi pratiquer la polygynandrie, leurs communautés comprenant un ou plusieurs dos argentés, plusieurs femelles, leurs petits et d'autres membres de leur famille, pas encore adultes. Le clan comporte en moyenne 10 individus, le maximum pouvant être de 22 individus pour le gorille de l'Ouest et de 65 pour le gorille de l'Est. Le gorille n'est pas une espèce territoriale et son domaine vital en chevauche souvent d'autres sur une vaste superficie. Lorsque des dos argentés voisins se rencontrent, ils se frappent en général la poitrine et poussent des cris, les contacts entre groupes pouvant dégénérer en bagarres. La stratégie normalement adoptée par les clans qui vivent dans la même zone est de s'éviter. ►



L'orang-outan (*Pongo* spp.)

Distribution et effectif à l'état sauvage

L'aire de l'orang-outan se limite désormais aux forêts de Sumatra et de Bornéo, alors que ces primates étaient auparavant présents dans une grande partie de l'Asie du Sud (Wich *et al.*, 2008, 2012a ; voir la figure AO2).

D'après des données d'enquête, il restait à l'état sauvage en 2015 moins de 15 000¹ orangs-outans de Sumatra (*Pongo abelii*) et à peine 105 000² orangs-outans de Bornéo (*Pongo pygmaeus* spp.) (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; Wich *et al.*, 2016). Conséquence de la disparition de l'habitat et de la chasse qui se poursuivent, l'orang-outan de Sumatra comme celui de Bornéo sont classés dans les espèces en danger critique (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; Singleton *et al.*, 2016). Ces deux espèces sont inscrites à l'Annexe I de la CITES.

En novembre 2017, une nouvelle espèce d'orang-outan a été décrite dans trois fragments de forêt des districts du Centre, du Nord et du Sud Tapanuli à Sumatra, faisant partie de l'écosystème de Batang Toru (Nater *et al.*, 2017).³ L'orang-outan de Tapanuli (*Pongo tapanuliensis*) évolue sur un domaine d'environ 1 100 km² (110 000 ha), avec un effectif de moins de 800 individus (Wich *et al.*, 2016).⁴

Les principales menaces auxquelles sont confrontées toutes les espèces d'orangs-outans sont la fragmentation et la destruction de leur habitat, les mises à mort à cause des conflits homme-singes, la chasse et le trafic international d'animaux de compagnie (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; Gaveau *et al.*, 2014 ; Singleton *et al.*, 2016 ; Wich *et al.*, 2008).*

Physiologie

Le mâle adulte peut atteindre 94 à 99 cm et peser 60 à 85 kg (avec disque facial) ou 30 à 65 kg (sans disque facial). La taille de la femelle est de 64 à 84 cm, avec un poids de 30 à 45 kg, les orangs-outans présentant de toute évidence un dimorphisme sexuel très prononcé. Dans la nature, les mâles à Sumatra ont une espérance de vie de 58 ans et les femelles de 53 ans. Il n'existe aucune donnée précise pour l'orang-outan de Bornéo.

Quand les mâles deviennent adultes, une barbe courte apparaît sur leur face et un coussin charnu, appelé « disque facial », se développe sur leurs joues. Certains mâles cependant présentent un « arrêt du développement » : ils conservent longtemps après leur maturité sexuelle une taille et une apparence similaire à celles des femelles, en restant sans disque facial. L'orang-outan est le seul hominidé qui affiche un bimaturisme sexuel.

Son régime alimentaire est principalement composé de fruits, mais il consomme aussi des feuilles, des pousses, des graines, de l'écorce, la moelle des végétaux, des fleurs, des œufs, de la terre, des invertébrés (termites [*Isoptera*] et fourmis [*Formicidae*]). On observe aussi des comportements carnivores, peu fréquents (il peut jeter son dévolu sur des espèces comme le loris lent [*Nycticebus*]).

Organisation sociale

La mère et son petit constituent la seule cellule permanente de la société des orangs-outans ; on constate aussi cependant des regroupements entre individus indépendants, même si leur fréquence est variable selon les populations (Wich, de Vries et Ancrenaz, 2009a). Si les femelles sont en général relativement tolérantes les unes vis-à-vis des autres, les mâles dotés d'un disque facial supportent très mal les autres mâles, qu'ils aient un disque facial ou non (Wich *et al.*, 2009a). Concernant les orangs-outans qui vivent à Sumatra, ils sont généralement plus sociables que ceux qui vivent à Bornéo, avec des domaines vitaux qui se recoupent ; les mâles qui arborent un disque facial poussent de longs cris pour signaler à leurs congénères l'endroit où ils se trouvent (Delgado et van Schaik, 2000 ; Wich *et al.*, 2009a). Le cycle de vie des orangs-outans se caractérise par son extrême lenteur, car, chez les primates, c'est l'espèce qui présente les naissances les plus espacées (de 6 à 9 ans) (Wich *et al.*, 2004, 2009a).

Les gibbons (*Hoolock* spp.; *Hylobates* spp.; *Nomascus* spp.; *Symphalangus* spp.)

Les quatre genres de gibbons ont en général le même mode de vie et le même comportement, comme la monogamie dans des groupes territoriaux, des chants élaborés (dont des duos complexes), un régime frugivore et la brachiation (c'est-à-dire le déplacement dans la canopée uniquement à l'aide des bras). L'alimentation variée des gibbons est principalement composée de fruits avec un complément d'insectes, de fleurs, de feuilles et de graines. Les femelles ont un seul petit tous les deux ans et demi à 3 ans (S. Cheyne, communication personnelle, 2017). Les gibbons sont des espèces diurnes qui chantent au lever et au coucher du soleil ; ils passent beaucoup de temps dans la journée à chercher des arbres fruitiers sur leur territoire.



Le genre *Hoolock*

Distribution et effectif à l'état sauvage

Trois espèces composent le genre *Hoolock* : le gibbon hoolock d'Occident (*Hoolock hoolock*), le gibbon hoolock d'Orient (*Hoolock leuconedys*) et le gibbon hoolock de Gaoligong découvert dernièrement, aussi appelé Skywalker

► (*Hoolock tianxing*) (Fan *et al.*, 2017). Le *Hoolock h. mishmiensis*, qui est une sous-espèce de gibbon hoolock d'Occident découverte récemment, a reçu son nom officiel en 2013 (Choudhury, 2013).

L'aire de répartition du gibbon hoolock d'Occident recouvre le Bangladesh, l'Inde et le Myanmar. Quant au gibbon hoolock d'Orient, il vit en Chine, en Inde et au Myanmar (voir la figure AO2). À ce jour, le gibbon hoolock de Gaoligong n'a été observé que dans l'Est du Myanmar et dans le Sud-Ouest de la Chine (Fan *et al.*, 2017).

Avec une population estimée à 2 500 individus, le gibbon hoolock d'Occident figure parmi les espèces en danger sur la Liste Rouge de l'UICN. L'effectif du gibbon hoolock d'Orient est nettement plus étoffé, puisqu'on compte 293 200 à 370 000 individus ; il est inscrit comme espèce vulnérable sur la Liste Rouge de l'UICN. Ces deux espèces sont mentionnées dans l'Annexe I de la CITES, les principales menaces qui pèsent sur elles étant la fragmentation et la disparition de l'habitat, la chasse pour se nourrir, pour capturer des animaux de compagnie et pour les usages thérapeutiques. Il est probable que le gibbon hoolock de Gaoligong rejoigne la catégorie des espèces « En danger », mais il n'a pas encore été inscrit officiellement sur la Liste Rouge de l'UICN (Fan *et al.*, 2017).

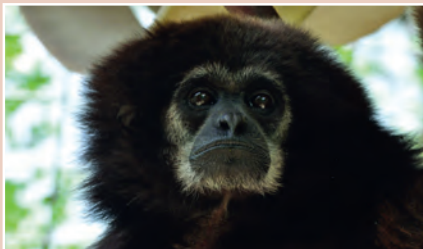
Physiologie

Un gibbon hoolock peut mesurer de 45 à 81 cm de la tête aux pieds et peser de 6 à 9 kg, le mâle étant légèrement plus lourd que la femelle. Comme chez la plupart des gibbons, le genre *Hoolock* présente un dichromatisme sexuel, le pelage des femelles et des mâles ayant des couleurs et des motifs différents. Le pelage diffère aussi selon les espèces : à la différence du gibbon hoolock d'Occident, le gibbon hoolock d'Orient porte une fourrure sombre entre ses marques blanches du front et sa touffe de poils blancs au niveau du prépuce.

Le régime alimentaire du gibbon hoolock d'Occident est principalement frugivore, avec un complément de végétaux comme des feuilles, des pousses, des graines, de la mousse et des fleurs. Si l'on en sait peu sur l'alimentation du gibbon hoolock d'Orient, il est probable qu'elle ressemble beaucoup à celle de son cousin d'Occident.

Organisation sociale

Les gibbons hoolocks vivent en cellules familiales de 2 à 6 individus, composées d'un couple et de leurs petits. On suppose que c'est une espèce territoriale bien qu'aucune donnée précise n'existe à ce sujet. Les couples de gibbons hoolocks se lancent dans de doubles solos, différents des duos plus fréquents chez d'autres gibbons.



Le genre *Hylobates*

Distribution et effectif à l'état sauvage

Neuf espèces sont actuellement comprises dans le genre *Hylobates*, bien que subsiste une controverse pour savoir si le gibbon gris d'Abbott (*Hylobates abbottii*), le gibbon gris de Bornéo du Nord (*Hylobates funereus*) et le gibbon gris de Bornéo du Sud (*Hylobates muelleri*) constituent des espèces à part entière (voir le tableau AO1).

Ce genre de gibbon s'observe parsemé dans diverses forêts tropicales et subtropicales du Sud-Ouest de la Chine, des îles de Sumatra, Bornéo et Java en passant par les anciens pays de l'Indochine, la Thaïlande et la Malaisie péninsulaire (Wilson et Reeder, 2005 ; voir la figure AO2). La population

globale du genre *Hylobates* a été estimée au minimum à environ 360 000–400 000 individus, l'espèce la moins abondante étant le gibbon cendré (*Hylobates moloch*) et les plus abondantes, considérées ensemble, étant celles des « gibbons gris » (gibbon gris d'Abbott, gibbon gris de Bornéo du Nord et gibbon gris de Bornéo du Sud), même si nous ne disposons pas de chiffres précis pour les populations de gibbons gris d'Abbott.

Toutes les espèces d'*Hylobates* figurent dans la catégorie des espèces « En danger » de la Liste Rouge de l'UICN et sont mentionnées dans l'Annexe I de la CITES. On observe trois zones où vivent des hybrides naturels qui continuent de coexister dans la nature avec les espèces non hybridées. L'ensemble du genre est confronté aux mêmes problèmes : la déforestation, la chasse et le trafic d'animaux de compagnie (Mittermeier *et al.*, 2013 ; S. Cheyne, communication personnelle, 2017).

Physiologie

Chez toutes les espèces, la taille moyenne des deux sexes est d'environ 46 cm et leur poids varie entre 5 kg et 7 kg. À l'exception du gibbon à bonnet (*Hylobates pileatus*), les espèces appartenant à ce genre ne présentent pas de dichromatisme sexuel, bien que la couleur du gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*) passe par deux phases, qui ne sont liées ni au sexe ni à l'âge.

Les gibbons sont principalement frugivores, les figues constituant une part importante de leur régime qu'ils complètent de feuilles, de bourgeons, de fleurs, de pousses, de lianes et d'insectes, avec de petits animaux et des œufs d'oiseaux pour l'apport en protéines.

Organisation sociale

Les gibbons *Hylobates* sont principalement monogames, et fondent des cellules familiales de deux adultes avec leurs petits ; cependant, des groupes pratiquant la polyandrie ou la polygynie ont été observés, surtout dans les zones où vivent les hybrides. Les bagarres territoriales sont surtout déclenchées par des mâles qui montrent de l'agressivité face à d'autres mâles, tandis que les femelles dirigent en général les déplacements quotidiens et évitent les autres femelles.



Le genre *Nomascus*

Distribution et effectif à l'état sauvage

Sept espèces constituent le genre *Nomascus* (voir le tableau AO1).

Le genre *Nomascus*, qui est un peu moins largement répandu que le genre *Hylobates*, est présent au Cambodge, au Laos, au Vietnam et dans le Sud de la Chine (y compris dans l'île de Hainan ; voir la figure AO2). Des estimations de population existent pour certains taxons : il y a environ 1 500 gibbons noirs (*Nomascus concolor*), 130 gibbons de Cao Vit (*Nomascus nasutus*) et 23 gibbons de Hainan (*Nomascus hainanus*). Des estimations des populations de gibbons à joues blanches (*N. leucogenys* et *N. siki*) ne sont pas disponibles sauf concernant certains sites ; cependant, on sait que les effectifs

sont globalement en fort recul. Les populations les plus nombreuses parmi les gibbons *Nomascus* se trouvent parmi les gibbons à joues beiges du Nord et les gibbons à joues jaunes (*N. annamensis* et *N. gabriellae*).

Toutes ces espèces sont citées dans l'Annexe I de la CITES ; et sur la Liste Rouge de l'UICN, quatre figurent dans la catégorie des espèces en danger critique (*N. concolor*, *nasutus*, *hainanus* et *leucogenys*) et deux dans celle des espèces en danger (*N. siki* et *N. gabriellae*), tandis qu'une espèce, le gibbon à joues beiges du Nord (*Nomascus annamensis*), n'a pas encore été évaluée (UICN, 2017). Les menaces auxquelles sont confrontées ces populations sont la chasse pour se nourrir, pour capturer des animaux de compagnie et pour les usages thérapeutiques, ainsi que la fragmentation et la destruction de l'habitat.

Physiologie

Chez toutes les espèces de ce genre, et pour les deux sexes, la taille est d'environ 47 cm de la tête aux pieds et le poids autour de 7 kg. Toutes les espèces de *Nomascus* présentent un dimorphisme sexuel visible sur le pelage : les mâles adultes sont surtout noirs tandis que les femelles sont beiges. Leur alimentation ressemble beaucoup à celle du genre *Hylobates* : principalement frugivore, et complétée de feuilles et de fleurs.

Organisation sociale

Les gibbons du genre *Nomascus* sont surtout monogames ; cependant, dans la plupart des espèces, il a aussi été observé des groupes pratiquant la polyandrie et la polygynie. Les espèces qui vivent plus au nord semblent pratiquer davantage la polygynie que les taxons se trouvant plus au sud. La copulation hors d'un couple monogame a aussi été constatée, même si ce n'est pas fréquent.



Genre *Symphalangus*

Distribution et effectif à l'état sauvage

Le siamang (*Symphalangus syndactylus*) se trouve dans plusieurs massifs forestiers d'Indonésie, de Malaisie et de Thaïlande (voir la figure AO2) ; de sérieuses menaces pèsent sur l'habitat de cette espèce dans l'ensemble de son aire de répartition. Il n'existe pas d'estimation précise de l'effectif total de la population. L'espèce est citée dans l'Annexe I de la CITES et classée dans la catégorie « En danger » de la Liste Rouge de l'UICN.

Physiologie

La taille du siamang est de 75 à 90 cm de la tête aux pieds, et le mâle adulte pèse 10,5 à 12,7 kg, tandis que le poids de la femelle adulte va de 9,1 à 11,5 kg. Le siamang ne présente qu'un très léger dimorphisme sexuel et son pelage noir est identique pour les deux sexes. Cette espèce est dotée d'un sac laryngien qui se gonfle.

Les figues composent le menu de base du siamang qui consomme aussi des feuilles, mais en moindre quantité – ce régime alimentaire fait qu'il est sympatrique avec les gibbons *Hylobates* en certains lieux, puisque ces derniers s'intéressent davantage aux fruits charnus. Le régime du siamang comporte aussi des fleurs et des insectes.

Organisation sociale

Grâce à leur sac laryngien, mâles et femelles poussent des cris pour défendre leur territoire ; les mâles font la chasse aux autres mâles des territoires voisins. Lorsqu'un groupe se met à crier, les autres groupes se taisent et ils s'expriment donc vocalement à tour de rôle. Les groupes sont en général organisés en couples monogames, bien qu'on ait aussi remarqué des groupes pratiquant la polyandrie. Les mâles s'occupent parfois des petits.

Sauf indication contraire, l'ensemble des informations provient du *Handbook of the Mammals of the World, Volume 3 : Primates* (Mittermeier, Rylands et Wilson, 2013).

* L'orang-outan de Bornéo est en plus victime des incendies de forêt et du fait que les habitants ignorent qu'ils sont protégés par la loi. Quant à l'orang-outan de Sumatra, le plus grave problème pour lui actuellement est un plan d'aménagement du territoire annoncé par les autorités d'Aceh en 2013. Ce plan ne reconnaît pas que l'écosystème Leuser est une zone stratégique nationale (National Strategic Area), dont le statut juridique interdit la mise en culture, le développement et d'autres activités qui dégraderaient les fonctions environnementales de l'écosystème (Singleton *et al.*, 2016).

Crédits photo : Bonobo : © Takeshi Furuichi, Wamba Committee for Bonobo Research ; Chimpanzé : © Fondation Arcus et Jabruson, 2014. Tous droits réservés. www.jabruson.photoshelter.com ; Gorille : © Annette Lanjouw ; Orang-outan : © Perry van Duijnhoven 2013 ; Gibbons : *Hoolock* : © Dr. Axel Gebauer/naturepl.com ; *Hylobates* : © International Primate Protection League (IPPL) ; *Nomascus* : © IPPL ; *Symphalangus* : © Pete Oxford/naturepl.com

Socioécologie des grands singes

Cette partie présente la socioécologie des sept grands singes : les bonobos, les chimpanzés, les gibbons (y compris les siamangs), les gorilles de l'Est, les gorilles de l'Ouest, et les orangs-outans de Sumatra et de Bornéo⁵.

Les gorilles, qui se répartissent sur dix pays d'Afrique centrale, représentent l'espèce de primates la plus corpulente et le grand singe passant le plus de temps au sol. Les chimpanzés constituent l'espèce de grands singes en Afrique avec l'aire de répartition la plus étendue, puisqu'elle couvre 21 pays (Humble *et al.*, 2016b). Les orangs-outans vivent sur le continent asiatique (en Indonésie et en Malaisie) et représentent la seule espèce de grands singes avec

deux types de mâles différents. C'est parmi les gibbons que l'on compte le plus grand nombre d'espèces : on en dénombre en effet 20 espèces en Asie (voir le tableau AO2).

Socioécologie des Hominidés

Organisation sociale

L'organisation sociale diffère considérablement selon les trois genres d'Hominidés.

Les chimpanzés et les bonobos forment des communautés dynamiques, fractionnées en plus petits groupes ou se rassemblant selon la disponibilité de nourriture et la présence de femelles fécondables (Wrangham, 1986). Les communautés de chimpanzés comptent environ 35 membres, avec un maximum recensé de 150 membres (Mitani,

ENCADRÉ AO1

Catégories et critères de la Liste Rouge de l'UICN - Annexes de la CITES

La Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN évalue le statut de conservation de chaque espèce et sous-espèce en s'appuyant sur les catégories et les critères de la Liste Rouge de l'organisme. Comme tous les grands singes hominidés et les gibbons sont inscrits parmi les espèces vulnérables, en danger ou en danger critique, cet encadré présente de façon détaillée une sélection de critères correspondant à ces trois catégories (voir le tableau AO1). Les catégories et critères de la Liste Rouge de l'UICN (en anglais, en français et en espagnol) sont consultables en détail et téléchargeables ici : <http://www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria>. Les directives y afférentes sont disponibles ici : <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.

Les Annexes I, II et III de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) constituent des listes d'espèces auxquelles correspondent différents niveaux ou types de protection par rapport à la surexploitation.

À part l'homme, tous les grands singes figurent à l'Annexe I, qui comprend les espèces les plus menacées parmi les plantes et les animaux inscrits par la CITES. Comme ils sont menacés d'extinction, la CITES interdit le commerce international de spécimens de ces espèces, sauf quand l'objectif de l'importation n'est pas commercial, par exemple quand il s'agit de recherche scientifique. Dans ces cas exceptionnels, il peut y avoir une

Tableau AO1

Critères de classement dans les catégories « Vulnérable », « En danger » et « En danger critique »

Catégorie de la Liste Rouge de l'UICN	Risque d'extinction dans la nature	Nombre d'individus matures dans la nature	Déclin de la population au cours des 10 dernières années ou 3 dernières générations en %
Vulnérable	Élevé	<10 000	>50 %
En danger	Très élevé	<2 500	>50 %
En danger critique	Extrêmement élevé	<250	>80 %

opération commerciale, dès lors qu'elle est autorisée par un permis d'exportation et un autre pour l'importation (ou un certificat de réexportation). L'article VII de la Convention prévoit un certain nombre d'exemptions à cette interdiction générale. Pour de plus amples renseignements, voir <https://www.cites.org/fra/disc/text.php#VII>.

Sources : CITES (s.d.-a); UICN (s.d.-a)

Tableau A02

Hominidés et gibbons

HOMINIDÉS		
Le genre <i>Pan</i>		
Bonobo (aussi appelé chimpanzé pygmée ou chimpanzé nain)	<i>Pan paniscus</i>	■ République démocratique du Congo (RDC)
Chimpanzé d'Afrique centrale	<i>Pan troglodytes troglodytes</i>	■ Angola ■ Cameroun ■ Gabon ■ Guinée équatoriale ■ RDC ■ République centrafricaine ■ République du Congo
Chimpanzé d'Afrique orientale (aussi appelé chimpanzé de Schweinfurth)	<i>Pan troglodytes schweinfurthii</i>	■ Burundi ■ Ouganda ■ RDC ■ République centrafricaine ■ Rwanda ■ Soudan ■ Tanzanie
Chimpanzé du Nigéria-Cameroun (aussi appelé chimpanzé d'Elliott)	<i>Pan troglodytes ellioti</i>	■ Cameroun ■ Nigéria
Chimpanzé d'Afrique occidentale	<i>Pan troglodytes verus</i>	■ Côte d'Ivoire ■ Ghana ■ Guinée ■ Guinée-Bissao ■ Libéria ■ Mali ■ Sénégal ■ Sierra Leone ⁶
Le genre <i>Gorilla</i>		
Gorille de la rivière Cross	<i>Gorilla gorilla diehli</i>	■ Cameroun ■ Nigéria
Gorille des plaines de l'Est (aussi appelé gorille de Grauer)	<i>Gorilla beringei graueri</i>	■ RDC
Gorille de montagne	<i>Gorilla beringei beringei</i>	■ Ouganda ■ RDC ■ Rwanda
Gorille des plaines de l'Ouest	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	■ Angola ■ Cameroun ■ Gabon ■ Guinée équatoriale ■ République centrafricaine ■ République du Congo
Le genre <i>Pongo</i>		
Orang-outan du Nord-Est de Bornéo	<i>Pongo pygmaeus morio</i>	■ Indonésie ■ Malaisie
Orang-outan du Nord-Ouest de Bornéo	<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>	■ Indonésie ■ Malaisie
Orang-outan du Sud-Ouest de Bornéo	<i>Pongo pygmaeus wurmbii</i>	■ Indonésie
Orang-outan de Sumatra	<i>Pongo abelii</i>	■ Indonésie
Orang-outan de Tapanuli ⁷	<i>Pongo tapanuliensis</i>	■ Indonésie
GIBBONS (Sauf les sous-espèces)		
Le genre <i>Hoolock</i>		
Gibbon hoolock d'Orient	<i>Hoolock leuconedys</i>	■ Chine ■ Inde ■ Myanmar
Gibbon hoolock de Gaoligong (aussi appelé « Skywalker hoolock »)	<i>Hoolock tianxing</i>	■ Chine ■ Myanmar
Gibbon hoolock d'Occident	<i>Hoolock hoolock</i>	■ Bangladesh ■ Inde ■ Myanmar

Tableau AO2

Suite de la page précédente

Le genre <i>Hylobates</i>		
Gibbon gris d'Abbott (aussi appelé gibbon de Mueller Abbott)	<i>Hylobates abbotti</i>	■ Indonésie ■ Malaisie
Gibbon agile	<i>Hylobates agilis</i>	■ Indonésie ■ Malaisie
Gibbon gris de Bornéo du Nord (aussi appelé Gibbon de Geoffroy)	<i>Hylobates funereus</i>	■ Brunei ■ Indonésie ■ Malaisie
Gibbon agile de Bornéo (aussi appelé gibbon à barbe blanche)	<i>Hylobates albibarbis</i>	■ Indonésie
Gibbon de Kloss	<i>Hylobates klossii</i>	■ Indonésie
Gibbon à mains blanches (aussi appelé gibbon lar)	<i>Hylobates lar</i>	■ Chine ■ Indonésie ■ Laos ■ Malaisie ■ Myanmar ■ Thaïlande
Gibbon cendré (aussi appelé gibbon Moloch)	<i>Hylobates moloch</i>	■ Indonésie
Gibbon de Müller (aussi appelé gibbon de Mueller)	<i>Hylobates muelleri</i>	■ Indonésie
Gibbon à bonnet (aussi appelé gibbon pileatus)	<i>Hylobates pileatus</i>	■ Cambodge ■ Laos ■ Thaïlande
Le genre <i>Nomascus</i>		
Gibbon de Cao Vit (aussi appelé gibbon à crête noire de l'Est)	<i>Nomascus nasutus</i>	■ Chine ■ Vietnam
Gibbon de Hainan	<i>Nomascus hainanus</i>	■ Chine (Île de Hainan)
Gibbon à joues blanches du Nord	<i>Nomascus leucogenys</i>	■ Laos ■ Vietnam
Gibbon à joues beiges du Nord	<i>Nomascus annamensis</i>	■ Cambodge ■ Laos ■ Vietnam
Gibbon à joues blanches du Sud	<i>Nomascus siki</i>	■ Laos ■ Vietnam
Gibbon à joues jaunes	<i>Nomascus gabriellae</i>	■ Cambodge ■ Laos ■ Vietnam
Gibbon noir	<i>Nomascus concolor</i>	■ Chine ■ Laos ■ Vietnam
Le genre <i>Symphalangus</i>		
Siamang	<i>Symphalangus syndactylus</i>	■ Indonésie ■ Malaisie ■ Thaïlande

Sources : Susan Cheyne, communication personnelle, 2017 ; Liz MacFie, communication personnelle, 2017 ; Mittermeier *et al.* (2013) ; Serge Wich, communication personnelle, 2017

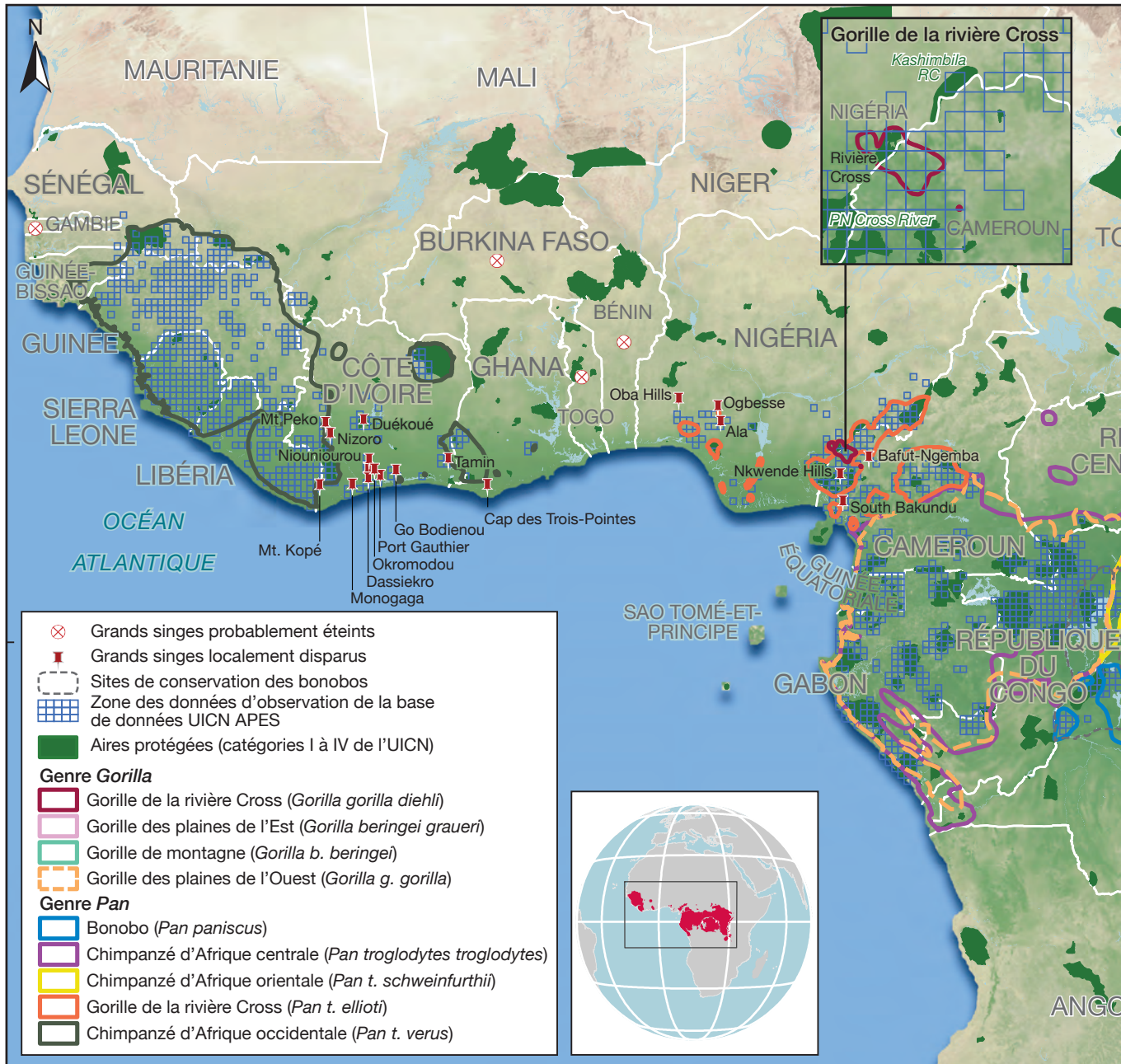
2009). Les communautés de bonobos comprennent généralement entre 30 et 80 individus (Fruth, Williamson et Richardson, 2013).

La cohésion sociale caractérise la vie des groupes de gorilles. Les groupes de gorilles

de l'Est ont une taille médiane de dix individus, avec des groupes composés d'un mâle au dos argenté ou plus, avec plusieurs femelles et leurs progénitures, même si la taille de certains groupes peut être bien plus

Figure AO1

Distribution des grands singes en Afrique⁸



importante. Les gorilles des plaines de l'Ouest diffèrent des gorilles de l'Est, avec des groupes comprenant en général plus de 20 individus et dont environ 40 % sont composés de plusieurs mâles. Leur corpulence et leur

régime en grande partie végétal leur permettent de vivre dans des milieux avec peu de fruits et de maintenir des groupes stables, en raison de l'absence de compétition pour des aliments très nutritifs.

Les communautés des orangs-outans ne sont pas figées. Les mâles à disque facial, caractérisés par des excroissances charnues sur leurs joues et leur grande taille, mènent une existence semi-solitaire (Emery Thompson, Zhou et Knott, 2012). Comparés aux mâles à disque facial, les mâles adultes sans disque facial, de plus petite taille, tolèrent plus les autres orangs-outans, et comme les femelles adultes, ils peuvent se déplacer ensemble pendant quelques heures, voire plusieurs jours. Les orangs-outans de Sumatra se rassemblent de temps à autre quand la nourriture est abondante (Wich *et al.*, 2006).

Habitat

La plupart des Hominidés vivent dans des forêts tropicales humides, mixtes et denses, de différents types : des forêts de plaine, des forêts marécageuses, des forêts inondées selon les saisons, des forêts-galeries, des forêts littorales, des forêts submontagnardes, des forêts de montagne et des recrûs forestiers. Certaines populations de bonobos, de chimpanzés d'Afrique orientale et de chimpanzés d'Afrique occidentale vivent aussi dans des mosaïques de forêt et de savane. On trouve les plus grandes populations d'Hominidés en dessous de 500 m d'altitude, dans les forêts de plaine de l'Asie et de l'Afrique (Morrogh-Bernard *et al.*, 2003 ; Stokes *et al.*, 2010). Les bonobos occupent une aire de répartition restreinte et discontinue en RDC, au sud du fleuve Congo (Fruth *et al.*, 2016). On peut trouver des chimpanzés d'Afrique orientale et des gorilles de l'Est au-dessus de 2 000 m d'altitude, et des orangs-outans bien au-dessus de 1 000 m à la fois à Sumatra et à Bornéo (Payne, 1988 ; Wich *et al.*, 2016).

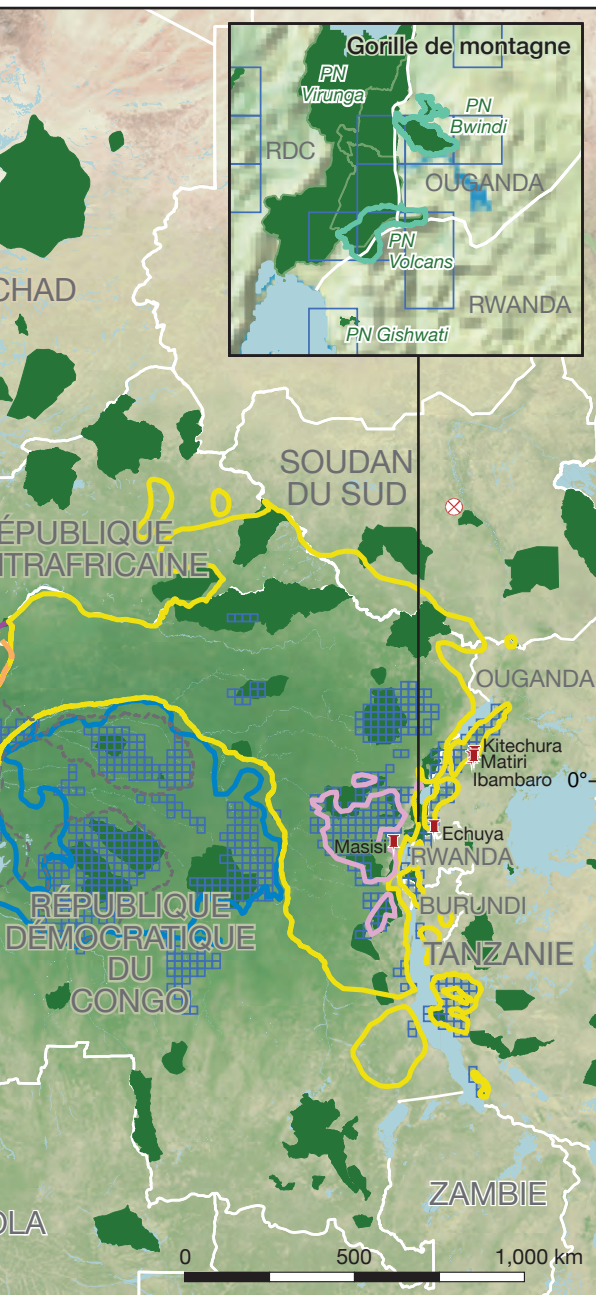
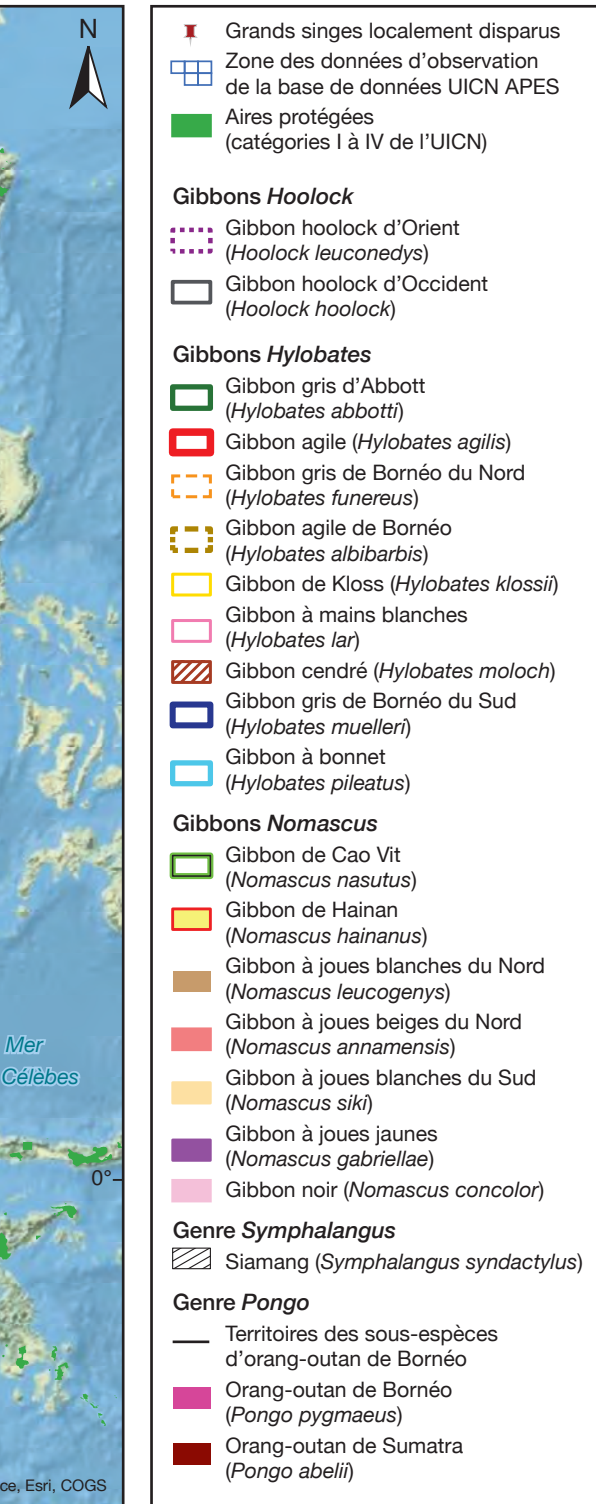


Figure A02Distribution des grands singes en Asie⁹



La plupart des chimpanzés et des bonobos habitent dans des forêts sempervirentes, mais certaines populations sont présentes dans des habitats dominés par des forêts de feuillus et des ensembles de forêt et de savane plus arides, reliés entre eux par des forêts-galeries. Même si de nombreuses populations habitent des aires protégées, un grand nombre de communautés de chimpanzés, surtout sur les côtes orientale et occidentale de l'Afrique, vivent en dehors de celles-ci ; c'est le cas de la majorité des individus dans des pays comme la Guinée, le Libéria et la Sierra Leone (Brncic, Amarasekaran et McKenna, 2010 ; Kormos *et al.*, 2003 ; Tweh *et al.*, 2014). Dans la partie indonésienne de Bornéo, plus de la moitié des populations restantes d'orangs-outans se trouvent actuellement à l'extérieur des aires protégées et de nombreux orangs-outans de Sumatra résident également hors des aires protégées (Wich *et al.*, 2011, 2012b).

Habitudes comportementales

Les Hominidés sont adaptés à un régime alimentaire à base de plantes, mais toutes les espèces consomment des insectes, et certaines tuent des petits mammifères pour les manger. Les fruits juteux constituent la principale source de nutrition des bonobos, des chimpanzés et des orangs-outans, sauf aux altitudes où les fruits charnus se font plus rares (Wright *et al.*, 2015). Les gorilles dépendent largement de végétation herbacée, mais les fruits comptent également pour une grande partie de leur régime dans presque tous les sites (Robbins, 2011). Pendant certaines périodes, les grands singes africains se concentrent sur les herbes au sol ou la végétation ligneuse, comme l'écorce. De même, en Asie, les orangs-outans mangent de l'écorce et des jeunes feuilles quand les fruits sont peu abondants. Les orangs-outans de Sumatra sont plus frugivores que leurs parents de Bornéo (Russon *et al.*, 2009).

On désigne par domaine vital la zone utilisée habituellement par un individu, un groupe ou une communauté d'une espèce. L'occupation d'un domaine vital permet de se réserver l'accès aux ressources présentes (Delgado, 2010). La cueillette dans des milieux forestiers complexes nécessite une mémoire spatiale et une cartographie mentale. Les quêtes quotidiennes de nourriture des Hominidés se limitent généralement à un lieu en particulier, une zone de la forêt que le groupe ou l'individu connaît bien. Au fil des ans, les chimpanzés sont capables de mémoriser la position de milliers d'arbres (Normand et Boesch, 2009) ; les autres espèces d'Hominidés sont susceptibles de disposer de capacités mentales similaires.

Pour la plupart des Hominidés, les arbres ne constituent pas seulement leur garde-manger, mais c'est aussi le lieu de la vie sociale et l'endroit où ils se reposent et dorment (les gorilles, pour leur part, vivent en grande partie au sol). Étant des mammifères très intelligents, dotés d'un gros cerveau, ils nécessitent de longues périodes de sommeil. À l'exception des gorilles qui font leurs nids principalement sur la terre ferme, les Hominidés ont tendance à passer la nuit dans des nids confectionnés entre 10 et 30 m de hauteur dans les arbres (Morgan *et al.*, 2006). Les grands singes africains sont semi-terrestres et durant la journée, ils se reposent sur la terre ferme, mais les orangs-outans sont presque exclusivement arboricoles.

Plus ou moins dépendants de la canopée, les orangs-outans ne parcourent généralement pas de grandes distances. Les mâles adultes à disque facial et les femelles adultes de Bornéo couvrent 200 m par jour, les mâles adultes sans disque facial vont en général deux fois plus loin. Les orangs-outans de Sumatra se déplacent plus loin, mais toujours moins d'un kilomètre par jour en moyenne (Singleton *et al.*, 2009). Les grands singes semi-terrestres d'Afrique parcourent des distances considérablement plus grandes,

et les plus frugivores d'entre eux arpentent plusieurs kilomètres chaque jour : les bonobos et les gorilles des plaines de l'Ouest font en moyenne 2 km, mais quelquefois 5 à 6 km, tandis que les chimpanzés se déplacent 2 à 3 km, avec des excursions occasionnelles pouvant atteindre jusqu'à 8 km. Les chimpanzés qui habitent la savane s'aventurent chaque jour généralement plus loin que leurs congénères forestiers.

Reproduction

Chez les grands singes, les mâles atteignent la maturité sexuelle entre 8 et 18 ans : les chimpanzés deviennent adultes entre 8 et 15 ans, les bonobos à 10 ans, les gorilles de l'Est entre 12 et 15 ans et les gorilles de l'Ouest à 18 ans. Les orangs-outans mâles parviennent à la maturité entre 8 et 16 ans, mais ils peuvent encore attendre 20 années avant que se développe leur disque facial (Wich *et al.*, 2004). Chez les Hominidés, les femelles deviennent aptes à la reproduction entre 6 et 12 ans : les gorilles entre 6 et 7 ans, les chimpanzés entre 7 et 8 ans, les bonobos entre 9 et 12 ans et les orangs-outans entre 10 et 11 ans. Elles tendent à donner naissance à leur premier-né entre 8 et 16 ans : les gorilles à 10 ans (avec une fourchette de 8 à 14 ans), les chimpanzés à 13 ans et demi (avec une moyenne entre 9,5 et 15,4 ans sur des sites différents), les bonobos entre 13 et 15 ans et les orangs-outans entre 15 et 16 ans.

La période de gestation chez les gorilles et les orangs-outans est à peu près la même que chez les humains ; chez les chimpanzés et les bonobos, elle est légèrement plus courte, entre 7,5 et 8 mois. Les grands singes donnent généralement naissance à un seul petit, même si la naissance de jumeaux existe (Goossens *et al.*, 2011). Les naissances ne sont pas saisonnières, toutefois, la conception nécessite une bonne santé de la femelle. Les chimpanzés et les bonobos

sont plus susceptibles d'ovuler en période d'abondance des fruits, ainsi chez certaines populations, il existe des pics saisonniers du nombre de femelles fécondées entraînant des pics du taux de natalité à certains mois (Anderson, Nordheim et Boesch, 2006 ; Emery Thompson et Wrangham, 2008). Les orangs-outans de Bornéo qui vivent dans les forêts de diptérocarpes, soumises à un rythme très saisonnier, sont plus susceptibles de concevoir au plus fort de la production des fruits, quand les graines riches en matières grasses abondent (Knott, 2005). Les orangs-outans de Sumatra ne sont pas confrontés à de lourdes contraintes de la sorte (Marshall *et al.*, 2009 ; Wich *et al.*, 2006). Les gorilles quant à eux, ne montrent aucun signe de saisonnalité dans leur reproduction, puisqu'ils dépendent moins de nourriture saisonnière.

Tous les Hominidés ont un taux de reproduction lent, en raison du fort investissement de la mère dans un seul petit à la fois, ainsi que de la lenteur du développement du jeune primate qui devient adulte très tard. Les petits dorment avec leurs mères jusqu'au sevrage (entre 4 et 5 ans chez les grands singes africains ; entre 5 et 6 ans chez les orangs-outans de Bornéo ; 7 ans chez les orangs-outans de Sumatra) ou jusqu'à la naissance suivante. Le sevrage marque la fin de l'enfance chez les grands singes africains, mais les petits orangs-outans restent dépendants de leur mère jusqu'à ce qu'ils atteignent entre 7 et 9 ans (van Noordwijk *et al.*, 2009). Les femelles ne sont pas fécondes pendant la période d'allaitement qui inhibe le cycle reproductif (Stewart, 1988 ; van Noordwijk *et al.*, 2013). Par conséquent, les naissances sont fortement espacées, se produisant en moyenne tous les 4 à 7 ans chez les grands singes africains, tous les 6 à 8 ans chez les orangs-outans de Bornéo et tous les 9 ans chez les orangs-outans de Sumatra. Les intervalles entre les naissances peuvent

être réduits par le décès ou la mise à mort du petit allaité. L'infanticide, commis généralement par un mâle adulte extérieur à la cellule familiale, a été observé chez les gorilles (Harcourt et Greenberg, 2001 ; Watts, 1989). On n'a pas observé de cas d'infanticide chez les orangs-outans ou les bonobos, mais si une femelle chimpanzé avec son petit change de groupe, un mâle de ce nouvel environnement peut très bien tuer le jeune chimpanzé, ce qui provoquera la reprise de son cycle reproductif (Wilson et Wrangham, 2003).

Des recherches à long terme sur les gorilles de montagne et les chimpanzés ont permis d'évaluer le succès reproducteur de la femelle sur toute une vie. Le taux de natalité moyen est entre 0,2 et 0,3 naissance par femelle adulte par an, soit une naissance par femelle adulte toutes les 3,3 à 5 années. Les femelles des gorilles de montagne ont en général 3,6 petits au cours de leur vie (Robbins *et al.*, 2011). Même si les chimpanzés femelles donnent quelquefois naissance à des jumeaux, elles ont habituellement, tous les 5 ou 6 ans environ, un seul petit qui survit. Toutefois, au cours de leur vie, les chimpanzés femelles mettent généralement au monde 1 à 4 petits qui survivront jusqu'à l'âge de se reproduire (Thompson, 2013).

Les considérations essentielles à retenir sont (1) que l'étude de la biologie des espèces longévives nécessite des décennies de recherches en raison d'un taux de reproduction lent, et (2) qu'il faudra sans doute plusieurs générations aux populations d'Hominidés dont les effectifs ont chuté pour se restaurer (une génération chez les Hominidés représente entre 20 et 25 années) (UICN, 2014b). Ces facteurs rendent les Hominidés bien plus vulnérables que les petites espèces capables de se reproduire plus rapidement. Les orangs-outans détiennent le cycle de vie le plus lent parmi tous les mammifères, avec une première naissance à un âge le plus avancé, les intervalles les

plus longs entre les naissances et une durée plus longue de génération que les grands singes africains (Wich *et al.*, 2009a, 2009b) ; ils sont par conséquent les plus menacés d'extinction.

Les gorilles

Les gorilles vivent dans un large éventail d'habitats sur le continent africain. En raison de leur régime alimentaire, ils sont limités à des habitats forestiers humides (à des altitudes variant du niveau de la mer à plus de 3 000 m) et ils ne sont pas présents dans les mosaïques forêt-savane ou les forêts-galeries qui sont, elles, occupées par des chimpanzés et des bonobos.

Sur l'ensemble de leur aire de répartition, les gorilles sont beaucoup plus tributaires que les autres espèces de grands singes de la végétation herbacée, comme les feuilles, les tiges et la moelle des végétaux de sous-bois, ainsi que les feuilles des arbustes et des arbres (Doran-Sheehy *et al.*, 2009 ; Ganas *et al.*, 2004 ; Masi, Cipolletta et Robbins, 2009 ; Wright *et al.*, 2015 ; Yamagiwa et Basabose, 2009). Les premières recherches indiquaient que les gorilles consommaient très peu de fruits, information que l'on peut rattacher au fait que les premières études de leur régime alimentaire ont été menées dans les volcans des Virunga, le seul habitat où les gorilles ne s'alimentent presque pas de fruits en raison de leur quasi-absence. (Watts, 1984). Ces conclusions ont été modifiées après des études plus approfondies sur des gorilles vivant dans des habitats à plus basse altitude (Doran-Sheehy *et al.*, 2009 ; Masi *et al.*, 2015 ; Rogers *et al.*, 2004 ; Wright *et al.*, 2015 ; Yamagiwa *et al.*, 2003).

Même si les gorilles incorporent dans leur régime une quantité non négligeable de fruits quand ils sont disponibles, cette espèce demeure moins frugivore que les bonobos et les chimpanzés, préférant les

matières végétales même lors de la haute saison des fruits (Head *et al.*, 2011 ; Morgan et Sanz, 2006 ; Yamagiwa et Basabose, 2009). Ils dépendent fortement de la végétation herbacée terrestre, qui souvent est plus abondante dans des milieux perturbés, comme des champs ou des plantations abandonnés, des parcelles après un abattage sélectif, et des zones en bordure d'habitations humaines.

Les gorilles de montagne sont principalement terrestres. Bien que les gorilles de l'Ouest soient plus arboricoles, ils se déplacent toujours principalement à terre et non au niveau de la canopée. Les distances journalières parcourues par les gorilles diminuent en fonction de la disponibilité croissante de la végétation de sous-bois, variant entre environ 500 m et 3 km par jour (Robbins, 2011).

Le domaine vital des gorilles de l'Est correspond à des superficies comprises entre 6 et 34 km² (600 et 3 400 ha) (Robbins, 2011 ; Williamson et Butynski, 2013a) ; celui des gorilles de l'Ouest varie entre 10 et 20 km² (1 000 ha et 2 000 ha), et parfois jusqu'à 50 km² (5 000 ha) (Head *et al.*, 2013). Les gorilles sont territoriaux, mais ont des domaines vitaux qui se chevauchent et qu'ils ne défendent pas activement. Toutefois, il est bien établi qu'ils ont un espace privilégié exclusif (c'est-à-dire la zone utilisée le plus par un groupe) qui ne déborde pas sur un autre, ce qui indiquerait que les groupes divisent leur habitat (Seiler *et al.*, 2017).

À mesure que la densité des gorilles s'accroît, la superficie commune à plusieurs domaines vitaux peut considérablement augmenter, ainsi que la fréquence des rencontres inter-groupes (Caillaud *et al.*, 2014), avec comme conséquence plus de combats, de blessures et de mortalité. Les rencontres entre groupes peuvent se dérouler sans contact visuel, puisque les dos argentés peuvent communiquer par des vocalises et des martèlements de poitrine jusqu'à ce que

l'un des deux groupes se retire, ou les deux. Certaines confrontations entre les groupes peuvent cependant dépasser le stade du contact auditif, et aller jusqu'à des manifestations d'agressivité ou des combats (Bradley *et al.*, 2004 ; Robbins et Sawyer, 2007). L'agression physique est rare, mais si la dispute dégénère, la lutte entre les dos argentés peut être intense. Certains gorilles sont d'ailleurs décédés des suites de blessures infligées lors de ces affrontements (Williamson, 2014).

Les chimpanzés et les bonobos

Les chimpanzés se nourrissent principalement de fruits, bien que leur régime alimentaire soit omnivore : moelle de plantes, écorce, fleurs, feuilles et graines, ainsi que champignons, miel, insectes et mammifères, en fonction de l'habitat et de la communauté ; certains groupes peuvent consommer jusqu'à 200 espèces de plantes (Humle, 2011). À la fois terrestres et arboricoles, les chimpanzés vivent dans des communautés multi-mâles et multi-femelles de fission-fusion. Selon la disponibilité des ressources et selon l'activité (alimentation et accès aux femelles reproductrices), la configuration de la communauté peut évoluer par une division en petits groupes. Les groupes ont ainsi tendance à être plus petits en période de pénurie de fruits. Chez les chimpanzés, les femelles adultes passent souvent du temps seules avec leur progéniture ou avec un groupe composé de femelles.

Le domaine vital des chimpanzés couvre entre 7 et 41 km² (700 et 4 100 ha) dans les habitats forestiers et plus de 65 km² (6 500 ha) dans la savane (Emery Thompson et Wrangham, 2013 ; Pruett et Bertolani, 2009). Les chimpanzés mâles sont très territoriaux et surveillent les frontières de leur domaine vital. Des groupes de mâles peuvent attaquer des communautés voisines et certaines populations sont réputées

pour leur agressivité (Williams *et al.*, 2008). Après une attaque, les vainqueurs peuvent se saisir des femelles ou du territoire des perdants.

Les communautés de bonobos partagent un domaine vital d'une superficie comprise entre 20 et 60 km² (2 000 et 6 000 ha) (Fruth *et al.*, 2013). Les bonobos ne défendent pas leur territoire et ne s'allient pas pour faire des patrouilles ; les rencontres entre les membres de différentes communautés suscitent plutôt de l'excitation que des conflits (Hohmann *et al.*, 1999).

Les chimpanzés et les bonobos vivent dans des groupes multi-mâles et multi-femelles et sont semi-terrestres. L'étendue de leur domaine vital varie en fonction de la taille du groupe, de la qualité de l'habitat et de l'abondance de la nourriture qui peut varier au fil des saisons. Les bonobos ne sont pas territoriaux, alors que les chimpanzés sont habituellement très intolérants vis-à-vis des groupes voisins ; les confrontations entre les groupes peuvent engendrer des attaques virulentes et meurtrières, particulièrement entre les mâles. La fréquence de tels affrontements peut s'intensifier par suite de la modification de leurs domaines vitaux : perte ou changements de qualité de leur habitat et bouleversements de leur milieu (par exemple, des routes, l'exploitation forestière) (Watts *et al.*, 2006 ; Wilson *et al.*, 2014b).

Les bonobos sont généralement frugivores, mais dépendent plus que les chimpanzés de la végétation herbacée au sol, y compris des plantes aquatiques (Fruth *et al.*, 2016).

Là où les gorilles et les chimpanzés sont sympatriques, les différences de régime alimentaire entre les espèces limitent la compétition directe pour la nourriture (Head *et al.*, 2011). Cependant, si la surface de l'habitat disponible est réduite, cela compromet ces mécanismes prévus pour limiter la compétition (Morgan et Sanz, 2006).

Les orangs-outans

Chez les orangs-outans, ce sont les mâles qui se dispersent : quand ils atteignent la maturité sexuelle, ils quittent la zone où ils sont nés pour établir leur propre domaine vital. Le domaine vital d'un orang-outan mâle englobe les domaines, plus petits, de plusieurs femelles. Les mâles à disque facial de haut rang sont capables dans une certaine mesure de monopoliser à la fois des femelles et de la nourriture et peuvent par conséquent habiter momentanément dans une zone relativement petite (généralement de 4 à 8 km² [400 à 800 ha] pour les mâles de Bornéo) (Mittermeier *et al.*, 2013). Les zones de chevauchement entre les domaines vitaux des orangs-outans sont vastes de manière générale, mais les orangs-outans à disque facial imposent leur espace personnel en émettant de longs cris. Tant que la distance est conservée, les conflits physiques restent rares ; toutefois, des rencontres rapprochées entre mâles adultes déclenchent des manifestations d'agressivité qui quelquefois dégénèrent en combats. Si un orang-outan blesse gravement son adversaire, ce dernier peut mourir des suites de l'infection de ses blessures (Knott, 1998).

Même si les orangs-outans sont principalement frugivores, ils sont capables d'adapter leur régime en fonction de ce qu'ils trouvent dans la forêt. À Bornéo, ils se nourrissent de plus de 500 espèces de plantes différentes (Russon *et al.*, 2009). La résilience des orangs-outans et leur capacité d'adaptation, bien que temporaire, face aux changements radicaux affectant leur habitat sont illustrées par de récentes observations de leur présence dans : des plantations d'acacia dans l'Est du Kalimantan (Meijaard *et al.*, 2010a) ; une mosaïque d'exploitations agricoles mixtes à Sumatra (Campbell-Smith *et al.*, 2011a) ; des plantations de palmiers à huile à Bornéo (Ancrenaz *et al.*, 2015b) ; et dans des forêts exploitées pour le bois de construction (Ancrenaz *et al.*, 2010 ; Wich *et al.*, 2016).

Il convient de préciser que la présence d'orangs-outans dans ces paysages modifiés par l'homme ne signifie pas pour autant la survie de l'espèce à long terme, qui reste tributaire d'un paysage en mosaïque doté d'îlots forestiers leur permettant de se nourrir, de s'abriter et de subvenir à leurs autres besoins. Actuellement, la moitié des populations sauvages d'orangs-outans survit en dehors des forêts protégées, dans des zones exposées aux transformations et aux aménagements humains (Wich *et al.*, 2012b).

Les orangs-outans sont les plus grands mammifères arboricoles au monde, mais de récentes études ont montré qu'ils marchent également sur la terre ferme sur des distances considérables dans toutes sortes d'habitats naturels ou façonnés par l'homme (Ancrenaz *et al.*, 2014 ; Loken, Boer et Kasyanto, 2015 ; Loken, Spehar et Rayadin, 2013). Par conséquent, les orangs-outans sont capables, dans une certaine mesure, de traverser des infrastructures artificielles. Par exemple à Sabah, la partie malaisienne de Bornéo, des orangs-outans ont été observés en train de franchir des routes goudronnées ou des chemins de terre quand la circulation n'est pas trop importante. Des périodes au sol plus longues augmentent le risque de contracter des maladies auxquelles les animaux ne sont pas normalement exposés quand ils vivent dans la canopée ; toutefois, il existe un manque d'informations sur ces nouveaux dangers. Quand le territoire d'individus résidents est détruit, il leur est difficile d'établir un nouveau territoire si d'autres animaux occupent déjà les zones adjacentes. En réalité, s'ils ont perdu leur territoire et ne peuvent pas trouver facilement un nouveau domaine vital, les résidents dépérissent lentement. Cependant, les mâles sans disque facial ne possèdent pas de territoire et peuvent ainsi s'éloigner d'une zone perturbée et revenir après l'élimination de la source de nuisance (Ancrenaz *et al.*, 2010).

Socioécologie des gibbons

Les gibbons constituent le groupe de grands singes le plus diversifié et le plus étendu géographiquement. Actuellement, on reconnaît 20 espèces de gibbons réparties sur quatre genres : 9 espèces d'*Hylobates*, 7 espèces de *Nomascus*, 3 espèces de *Hoolock* et l'espèce unique de *Symphalangus* (Fan *et al.*, 2017 ; UICN, 2017). Les gibbons occupent une vaste diversité d'habitats, en grande partie dans des forêts de feuillus sempervirentes et semi-sempervirentes à faible altitude, sub-montagnardes et de montagne, ainsi que dans des forêts caducifoliées, soit des forêts décidues mixtes, soit des forêts dominées par les diptérocarpes. Certains *Nomascus* vivent également dans les forêts des zones karstiques et certaines populations d'*Hylobates* vivent dans des forêts tourbeuses (Cheyne, 2010). Les gibbons se trouvent à partir du niveau de la mer jusqu'à des altitudes comprises entre 1 500 m et 2 000 m, même si leur distribution dépend de leur taxon et de leur région ; le *Nomascus concolor* par exemple, a été recensé à plus de 2 900 m d'altitude en Chine (Fan, Jiang et Tian, 2009).

Tous les gibbons sont fortement impactés par les dimensions et la qualité de la forêt puisqu'ils sont arboricoles. Ce n'est que très rarement qu'ils se déplacent au sol en marchant sur deux pattes, pour traverser les trouées entre les arbres ou pour accéder à des arbres isolés en fructification dans des habitats plus dégradés et fragmentés (Bartlett, 2007).

Les gibbons dépendent de l'écosystème de la forêt pour se nourrir. Le régime alimentaire des gibbons se caractérise par une consommation importante de fruits, avec une forte proportion de figues, complétée par de jeunes feuilles, des feuilles plus matures et des fleurs (Bartlett, 2007 ; Cheyne, 2008 ; Elder, 2009). Les siamangs sont plus phyllophages que les autres gibbons (Palombit,

1997). Le recours à d'autres sources de protéines, comme les insectes, les œufs d'oiseaux et les petits vertébrés, est probablement insuffisamment évoqué dans les publications. La composition du régime alimentaire évolue en fonction des saisons et du type d'habitat, avec une dominance des fleurs et des jeunes feuilles pendant la saison sèche dans les forêts tourbeuses et une prépondérance des figues dans les forêts de diptérocarpes (Cheyne, 2010 ; Fan et Jiang, 2008 ; Lappan, 2009 ; Marshall et Leighton, 2006). Dans la mesure où les gibbons constituent d'importants disséminateurs de graines, leur frugivorisme est indispensable au maintien de la diversité forestière (McConkey, 2000, 2005 ; McConkey et Chivers, 2007).

Les gibbons sont des animaux très territoriaux, ils vivent au sein de groupes familiaux semi-permanents et défendent leur domaine vital en excluant tous les autres gibbons. Leur territoire mesure en moyenne 0,42 km² (42 ha) (Bartlett, 2007) ; cependant, les superficies sont très variables et il semblerait que les taxons *Nomascus* vivant plus au nord disposent de plus grands territoires, associés peut-être à des ressources moins abondantes à certaines périodes de l'année dans ces forêts plus saisonnières.

On a caractérisé les gibbons comme des primates formant des groupes familiaux monogames. Toutefois, certaines études révèlent qu'ils ne sont pas nécessairement sexuellement monogames (Palombit, 1994). Des exceptions notables incluent des copulations en dehors du couple, des individus quittant leur territoire pour s'installer avec d'autres gibbons du voisinage et des mâles qui s'occupent des petits (Lappan, 2008 ; Palombit, 1994 ; Reichard, 1995). Les recherches indiquent également que les gibbons de Cao-Vit, de Hainan et le gibbon noir, vivant plus au nord, forment généralement des groupes polygynes avec plus d'une femelle reproductrice (Fan et Jiang, 2010 ; Fan *et*

al., 2010 ; Zhou *et al.*, 2008). Il n'existe pas de thèse probante relative à cette variation d'appariement et de structures sociales, elles peuvent être naturelles ou la conséquence de petites populations, de réduction de leur habitat ou d'habitats sous-optimaux.

Les mâles et les femelles quittent le groupe où ils sont nés pour établir leur propre territoire (Leighton, 1987) ; les femelles ont leur premier petit à environ 9 ans. Les données enregistrées en captivité indiquent que les gibbons atteignent la maturité sexuelle dès 5 ans et demi (Geissmann, 1991). Les intervalles entre les naissances varient entre 2 à 4 ans, avec 7 mois de gestation (Bartlett, 2001 ; Geissmann, 1991). Des individus en captivité ont vécu jusqu'à 40 ans ; on ne connaît pas la longévité des gibbons sauvages, mais on l'estime bien plus courte. Compte tenu d'une maturité à un âge relativement tardif et de longs intervalles entre les naissances, leur période de fécondité peut durer seulement de 10 à 20 ans (Palombit, 1992). Le renouvellement de la population chez les gibbons est par conséquent relativement lent.

La démographie du groupe se modifie seulement en cas de perte d'un des adultes, car il n'existe pas d'immigration ou d'émigration régulières dans ces groupes sociaux. Dans les habitats morcelés, les gibbons sont isolés des autres groupes, ce qui ne facilite pas leur dispersion et peut engendrer à long terme des problèmes relatifs à la pérennité de ces populations. Il n'existe pas suffisamment d'informations sur les distances de dispersion des gibbons subadultes pour déterminer les distances maximales qu'ils pourraient parcourir pour se disperser (peut-être grâce aux ponts de canopée). Les gibbons n'ont pas été observés en train de piller les cultures (que ce soient des plantations ou des petites exploitations agricoles), mais ce manque d'informations ne signifie pas pour autant que les gibbons n'exploiteront pas les zones perturbées en cas de nécessité.

Remerciements

Auteurs principaux : Annette Lanjouw, Helga Rainer et Alison White

Partie socioécologie : Marc Ancrenaz, Susan M. Cheyne, Tatyana Humle, Benjamin M. Rawson, Martha M. Robbins et Elizabeth A. Williamson

Relecteurs : Liz Macfie et Serge Wich

Notes de fin de chapitre

- 1 Cette estimation des orangs-outans de Sumatra est supérieure au chiffre d'environ 6 500 individus annoncé dans le précédent volume de *La Planète des grands singes* parce qu'elle prend en compte trois facteurs nouveaux : « a) Des orangs-outans ont été découverts à des altitudes plus élevées que ce qu'on pensait auparavant (c.-à-d. à 1 500 m d'altitude, et non pas seulement jusqu'à 1 000 m), b) ils sont plus abondants dans les forêts exploitées de manière sélective que ce qui était supposé précédemment, et c) des orangs-outans ont été découverts dans certaines parcelles forestières n'ayant pas fait l'objet d'une reconnaissance de terrain. Cette nouvelle estimation ne correspond donc pas à une véritable augmentation de l'effectif des orangs-outans de Sumatra. En revanche, elle témoigne du perfectionnement des techniques d'observation et de recensement sur le terrain et du fait que la superficie étudiée est plus étendue, ce qui permet de disposer de données plus précises. Il est donc extrêmement important de noter que, globalement, les chiffres continuent de chuter dramatiquement » (Singleton *et al.*, 2016).
- 2 Cette estimation des orangs-outans de Bornéo est supérieure aux chiffres cités dans le précédent volume de *La Planète des grands singes*, qui indiquait qu'environ 54 000 individus habitaient 82 000 km² (8,2 millions ha) de forêt (Wich *et al.*, 2008). La carte de la répartition actuelle des orangs-outans de Bornéo a été révisée grâce à la modélisation et aux dernières données de terrain disponibles pour cette île ; selon les estimations, leur domaine couvre maintenant 155 000 km² (15,5 millions ha), soit 21 % de la superficie de Bornéo (Gaveau *et al.*, 2014 ; Wich *et al.*, 2012b). Comme l'expliquent Ancrenaz *et al.* (2016) : « Si la densité moyenne enregistrée en 2004 pour les populations d'orang-outans (0,67 individu/km²) est appliquée à l'aire de répartition actualisée, la population totale estimée serait de 104 700 individus. Puisqu'en 1973 on estimait qu'il existait

288 500 individus, cela représente un déclin qui devrait se poursuivre, les prévisions pour 2025 étant de 47 000 individus. [...] de nombreuses populations seront très réduites ou auront disparu dans les 50 prochaines années (Abram *et al.*, 2015).»

- 3 L'orang-outan de Tapanuli a été distingué de l'orang-outan de Sumatra et décrit au moment même où ce volume de *La Planète des grands singes* était finalisé en vue de sa publication. Par conséquent, cette nouvelle espèce n'est mentionnée que dans l'index des grands singes, le tableau AO2 de cette présentation et l'étude de cas 6.4, sans apparaître dans le reste du volume.
- 4 L'estimation de la répartition et de la population des orangs-outans de Tapanuli est fondée sur des observations précédemment effectuées dans la zone où vit l'espèce. Comme ces individus étaient toujours identifiés comme des orangs-outans de Sumatra au moment de ces observations de terrain, la référence citée ne fait pas état de l'orang-outan de Tapanuli.
- 5 Pour de plus amples informations, se reporter à Emery Thompson et Wrangham (2013), Reinartz, Ingmanson et Vervaecke (2013), Robbins (2011), Wich *et al.* (2009b), Williamson et Butynski (2013a, 2013b), et Williamson *et al.* (2013).
- 6 Certains de ces pays ont été omis par inadvertance dans le précédent volume de *La Planète des grands singes*. Le Bénin, le Burkina Faso, la Gambie et le Togo sont sortis de cette liste, car l'espèce *Pan troglodytes verus* est éteinte dans ces pays, ou probablement en voie de l'être.
- 7 Voir la note de fin 3.
- 8 La Fondation Arcus a fait réaliser ces cartes représentant la distribution des grands singes (Figures AO1 et AO2) pour cette publication afin d'illustrer les données les plus récentes et précises possible sur les aires de répartition. Ce volume comprend également des cartes créées par nos coauteurs qui ont utilisé des données provenant de sources différentes sur les aires de répartition de grands singes. Par conséquent, les cartes peuvent ne pas exactement se correspondre.
- 9 Voir note de fin 8.