

Présentation des grands singes

Index des grands singes

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



Le bonobo (*Pan paniscus*)

Distribution et effectifs 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 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 observée chez le bonobo est de 50 ans (Hohmann, Robbins et Boesch, 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. 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 d'une centaine d'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 individus.

Les bonobos mâles coopèrent entre eux et se tolèrent ; cependant, les liens durables entre mâles adultes sont rares, contrairement aux liens entre les femelles adultes, qui sont forts et peuvent se maintenir pendant des années. Un trait distinctif des femelles bonobos est qu'elles sont codominantes avec 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 effectifs 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 » ou « En danger critique ». Il existe environ 114 200 à 317 000 chimpanzés d'Afrique centrale (*Pan troglodytes troglodytes*), 17 600 à 96 700 chimpanzés d'Afrique occidentale (*Pan t. verus*), 170 000 à 250 000 chimpanzés d'Afrique orientale (*Pan t. schweinfurthii*) et probablement moins de 9 000 chimpanzés du Nigéria-

▶ Cameroun (*Pan t. ellioti*) (Heinicke *et al.*, 2019 ; Humle *et al.*, 2016a ; Maisels *et al.*, 2016 ; Oates *et al.*, 2016 ; Plumptre *et al.*, 2010, 2016a ; Strindberg *et al.*, 2018). Il est fort probable que toutes les populations déclinent, mais le taux de régression n'a pas encore été quantifié pour chacune d'elles (Humle *et al.*, 2016b). Une évaluation de l'évolution des effectifs de chimpanzés d'Afrique occidentale de 1990 à 2014 a révélé un déclin annuel de 6 %, ce qui correspond à un recul de la population de 80,2 % sur la période étudiée (Kühl *et al.*, 2017).

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 (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.

Le chimpanzé est principalement frugivore. Certaines communautés consomment 200 aliments différents dans un régime alimentaire composé de fruits et complété d'écorce, de fleurs, de champignons, de miel, de feuilles, de moelle des végétaux, de graines, de pousses, de tiges, 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 individus. Le groupe le plus important que l'on connaisse dépasse les 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 d'autres membres de 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.



Les gorilles (*Gorilla species (spp.)*)

Distribution et effectifs 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).

Trois des quatre taxons de gorilles sont considérés « En danger critique » sur la Liste rouge de l'UICN (Bergl *et al.*, 2016 ; Hickey *et al.*, 2018 ; Maisels *et al.*, 2018 ; Plumptre *et al.*, 2016b). S'il ne reste à l'état sauvage que 250 à 300 gorilles de

la rivière Cross, le premier bilan de la population du gorille des plaines de l'Ouest, entrepris en 2013 dans l'ensemble de son aire de répartition, fait état de près de 362 000 individus au total (Bergl *et al.*, 2016 ; Dunn *et al.*, 2014 ; Strindberg *et al.*, 2018). 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 *et al.*, 2016c). L'effectif des gorilles de montagne est estimé à 1 000 individus au moins (Granjon *et al.*, 2020 ; Hickey *et al.*, 2019). 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) (Maisels, Bergl et Williamson, 2018 ; Plumptre, Robbins et Williamson, 2019). Le gorille des plaines de l'Est est aussi confronté à la guerre civile (Plumptre, Robbins et Williamson, 2019). L'impact du changement climatique sur les habitats forestiers du gorille est une menace qui se dessine clairement (Maisels, Bergl et Williamson, 2018 ; Plumptre, Robbins et Williamson, 2019).

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 adultes sont dénommés « dos argentés » en raison de l'apparition avec l'âge d'une fourrure grise en 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, le gorille de l'Est, polygyne, peut aussi pratiquer la polygynandrie, ses communautés comprenant un ou plusieurs dos argentés, plusieurs femelles, leurs petits et d'autres subadultes de leur famille. 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.



Les orangs-outans (*Pongo spp.*)

Distribution et effectifs à l'état sauvage

L'aire des orangs-outans 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 14 000 orangs-outans de Sumatra (*Pongo abelii*) et environ 100 000 orangs-outans de Bornéo (*Pongo pygmaeus spp.*) (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; GRASP et UICN, 2018 ; Singleton *et al.*, 2017 ; Voigt *et al.*, 2018 ; 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.*, 2017). 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). 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.*, 2019). Il est classé en danger critique (Nowak *et al.*, 2017).

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 humains-singes, la chasse et le trafic inter-

national d'animaux vivants (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; Gaveau *et al.*, 2014 ; Singleton *et al.*, 2017 ; Wich *et al.*, 2008). L'orang-outan de Bornéo est aussi menacé par les feux de forêt et le fait que la population ignore qu'il est protégé par la loi (Ancrenaz *et al.*, 2016). Quant à l'orang-outan de Sumatra, le plus grand risque pour lui actuellement est le plan d'aménagement du territoire élaboré en 2013 par le gouvernement d'Aceh. Ce plan ne reconnaît pas l'écosystème de Leuser comme zone stratégique nationale, dont le statut juridique interdirait la mise en culture, l'aménagement et d'autres activités susceptibles de dégrader les fonctions environnementales de l'écosystème (Singleton *et al.*, 2017). L'orang-outan de Tapanuli, lui, est à la merci du développement industriel : permis de coupe qui existent déjà, exploitation de l'or et de l'argent, projets hydroélectriques envisagés (Nowak *et al.*, 2017 ; Wich *et al.*, 2019).

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 dont les mâles affichent 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 comme des termites et des fourmis. On observe aussi des comportements carnivores, peu fréquents (il peut jeter son dévolu sur des espèces comme le loris lent).

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, variable selon les populations et les taxons, est plus élevée chez les deux espèces de Sumatra que chez celles de Bornéo. 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, de Vries et Ancrenaz, 2009). Concernant les orangs-outans de Sumatra, ils sont généralement plus sociables que ceux de 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, de Vries et Ancrenaz, 2009). 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 : 7,6 ans en moyenne (van Noordwijk *et al.*, 2018).



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 trois 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 effectifs à l'état sauvage

Trois espèces composent le genre *Hoolock* : le hoolock d'Occident (*Hoolock hoolock*), le hoolock d'Orient (*Hoolock leuconedys*) et le hoolock de Gaoligong découvert dernièrement, aussi appelé Skywalker (*Hoolock tianxing*) (Fan *et al.*, 2017 ; Fan, Turvey et Bryant, 2019). Le *Hoolock h. mishmiensis*, qui est une sous-espèce de hoolock d'Occident découverte récemment, a reçu son nom officiel en 2013 (Choudhury, 2013).

L'aire de répartition du hoolock d'Occident recouvre le Bangladesh, l'Inde et le Myanmar. Quant au hoolock d'Orient, il vit en Chine, en Inde et au Myanmar (voir la figure AO2). À ce jour, le 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). On estime que le hoolock de Gaoligong comprend neuf sous-populations et environ 200 individus en Chine. Il n'existe pas d'estimation récente de la population au Myanmar (P.-F. Fan, communication personnelle, 2019).

D'après des estimations antérieures non confirmées (datant de l'époque où le hoolock de Gaoligong était toujours identifié comme hoolock d'Orient), le Myanmar peut avoir eu une population de 40 000 individus (Geissmann *et al.*, 2013).

Avec une population estimée à 15 000 individus, le hoolock d'Occident figure parmi les espèces en danger sur la Liste rouge de l'UICN (Brockelman, Molur et Geissmann, 2019). L'effectif du hoolock d'Orient est de 10 000 à 50 000 individus ; il est inscrit comme espèce vulnérable sur la Liste rouge de l'UICN (Brockelman et Geissmann, 2019). 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, pour le tourisme et pour les usages thérapeutiques. Le hoolock de Gaoligong figure dans la catégorie « En danger » de la Liste rouge de l'UICN (Fan, Turvey et Bryant, 2019).

Physiologie

Un 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 hoolock d'Occident, le hoolock d'Orient présente une touffe de poils blancs au niveau du prépuce et une fourrure sombre entre les marques blanches de son front.

Le régime alimentaire du 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 hoolock d'Orient, il est probable qu'elle ressemble beaucoup à celle de son cousin d'Occident.

► Organisation sociale

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



Le genre *Hylobates*

Distribution et effectifs 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 abbotti*), 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* est estimée au minimum à environ 400 000-480 000 individus. L'espèce la moins abondante est le gibbon cendré (*Hylobates*

moloch) et les plus abondantes, considérées ensemble, sont 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 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 (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 repoussent les autres femelles.



Le genre *Nomascus*

Distribution et effectifs à l'état sauvage

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

Un peu moins largement répandu que le genre *Hylobates*, le genre *Nomascus* 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 5 000 gibbons noirs (*Nomascus concolor*), environ 200 gibbons de Cao Vit (*Nomascus nasutus*) et 23 gibbons de Hainan (*Nomascus hainanus*). Des estimations des populations de gibbons à joues blanches (*Nomascus leucogenys* et *Nomascus siki*) sont disponibles pour certains sites ; et l'on sait que les effectifs sont globalement en fort recul. Les populations les plus nombreuses parmi les gibbons *Nomascus* se trouvent chez les gibbons à joues beiges du Nord et

les gibbons à joues jaunes (*Nomascus annamensis* et *Nomascus 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 (*Nomascus concolor*, *nasutus*, *hainanus* et *leucogenys*) et deux dans celle des espèces en danger (*Nomascus siki* et *N. gabriellae*), tandis qu'une espèce, le gibbon à joues beiges du Nord (*Nomascus annamensis*), n'a pas

encore été évaluée (UICN, 2019). 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 ou 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.



Le 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 (Nijman et Geissmann, 2008).

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 figes 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.

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 différents grands singes : les bonobos, les chimpanzés, les gorilles de l'Est et de l'Ouest, les gibbons (y compris le siamang), et les orangs-outans de Bornéo, de Sumatra et de Tapanuli. Les informations fournies dans cette section sont en grande partie extraites d'Emery Thompson et Wrangham (2013), Mittermeier, Rylands et Wilson (2013), Reinartz, Ingmanson et Vervaecke (2013), Robbins (2011), Robbins et Robbins (2018), Wich *et al.* (2009), Williamson et Butynski (2013a, 2013b), et Williamson, Maisels et Groves (2013).

Les gorilles vivent dans dix pays d'Afrique centrale (Maisels, Bergl et Williamson, 2018 ;

Plumptre, Robbins et Williamson, 2019). Les chimpanzés constituent l'espèce de grands singes d'Afrique ayant l'aire de répartition la plus étendue, puisqu'elle couvre 21 pays, tandis que les bonobos vivent exclusivement en République démocratique du Congo (RDC) (Fruth *et al.*, 2016 ; Humle *et al.*, 2016b). Les orangs-outans vivent sur le continent asiatique (en Indonésie et en Malaisie) et représentent la seule espèce de grand singe avec deux types de mâles différents (Ancrenaz *et al.*, 2016 ; Nowak *et al.*, 2017 ; Singleton *et al.*, 2017). Les gibbons sont géographiquement les plus répandus. Actuellement, 20 espèces de gibbons appartenant à quatre genres sont connues en Asie : 9 espèces d'*Hylobates*, 7 espèces de *Nomascus*, 3 espèces de *Hoolock* et la seule espèce de *Symphalangus* (Fan *et al.*, 2017 ; UICN, 2019 ; Thinh *et al.*, 2010).

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). Un résumé des cinq critères est fourni à l'Annexe 1. 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 : <https://www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria>. Les directives y afférentes sont disponibles ici : <https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines>.

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. La CITES interdit le commerce international d'espèces menacées d'extinction, sauf dans des cas précis, notamment pour certaines recherches scientifiques. Pour ce commerce exceptionnel, deux permis sont exigés, l'un pour l'importation et l'autre pour l'exportation (ou un certificat pour la réexportation). Ces permis sont accordés

Tableau AO1

Principaux critères des catégories de la Liste rouge : Vulnérable, en danger, 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 des 3 dernières générations en % (la période la plus longue étant retenue)
Vulnerable	High	<10,000	>30%
Endangered	Very high	<2,500	>50%
Critically Endangered	Extremely high	<250	>80%

par les autorités uniquement si les spécimens concernés ont été acquis légalement, si le transfert n'affecte pas la survie des espèces dans la nature et n'est pas à but commercial, et ceci dans la mesure où il ne constitue pas une infraction à la loi du pays (voir les chapitres 6 et 8). L'article VII de la Convention prévoit un certain nombre de dérogations à cette interdiction générale. Pour de plus amples renseignements, voir <https://www.cites.org/eng/disc/text.php#VII>.

Tableau AO2

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 du Sud ■ 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
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	<i>Pongo tapanuliensis</i>	■ Indonésie
GIBBONS (sous-espèces non listées)		
Le genre <i>Hoolock</i>		
Hoolock d'Orient	<i>Hoolock leuconedys</i>	■ Chine ■ Myanmar
Hoolock de Gaoligong (aussi appelé « Skywalker hoolock »)	<i>Hoolock tianxing</i>	■ Chine ■ Myanmar
Hoolock d'Occident	<i>Hoolock hoolock</i>	■ Bangladesh ■ Inde ■ Myanmar
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>	■ Indonésie ■ Laos ■ Malaisie ■ Myanmar ■ Thaïlande

Organisation sociale

L'organisation sociale des grands singes est très variée. Si les orangs-outans mènent une vie semi-solitaire, certains gibbons constituent des groupes familiaux avec des couples monogames et les grands singes hominidés d'Afrique (bonobos, chimpanzés et gorilles) vivent en communautés plus importantes.

Les bonobos et les chimpanzés forment des communautés ou groupes dynamiques composés de mâles et de femelles pouvant se scinder en sous-groupes ou bien fusionner pour constituer une communauté plus importante. La taille de ces sous-groupes est variable tout au long de la journée, selon

la nourriture disponible et la présence de femelles fécondables (Wrangham, 1986). Les sous-groupes, surtout chez les chimpanzés, sont en général plus modestes pendant la période de pénurie de fruits (Furuichi, 2009). Chez les chimpanzés, les femelles adultes passent souvent du temps seules avec leur progéniture ou dans un sous-groupe avec d'autres femelles, tandis que, chez les bonobos, elles tendent à être très proches de leurs fils adultes. Les communautés de chimpanzés comptent en moyenne 35 membres, quelques-unes dépassant même les 150 individus (Mitani, 2009 ; Mittermeier, Rylands et Wilson, 2013). Les communautés de bonobos comprennent habituellement

▶ Gibbon cendré (aussi appelé gibbon Moloch)	<i>Hylobates moloch</i>	■ Indonésie
Gibbon gris de Bornéo du Sud (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 ■ Vietnam
Gibbon noir	<i>Nomascus concolor</i>	■ Chine ■ Laos ■ Vietnam
Le genre <i>Symphalangus</i>		
Siamang	<i>Symphalangus syndactylus</i>	■ Indonésie ■ Malaisie ■ Thaïlande

Sources : Mittermeier, Rylands et Wilson (2013) ; communication personnelle en 2019 avec Susan Cheyne, Serge Wich et Elizabeth A. Williamson

30 à 80 individus (Fruth, Williamson et Richardson, 2013). Chez ces deux espèces, les femelles sont en général les individus dispersants, car elles partent de leur communauté d'origine pour émigrer chez les voisins lorsqu'elles atteignent la maturité sexuelle, ce qui se produit pour les bonobos entre l'âge de 6 et de 13 ans, et pour les chimpanzés entre 8 et 14 ans (Furuichi *et al.*, 1998 ; Walker *et al.*, 2018).

La cohésion sociale et la stabilité caractérisent la vie des groupes de gorilles, dont l'effectif médian est de 10 individus. La plupart des groupes comprennent au moins un mâle « dos argenté » et plusieurs femelles et leur progéniture. L'organisation de la société

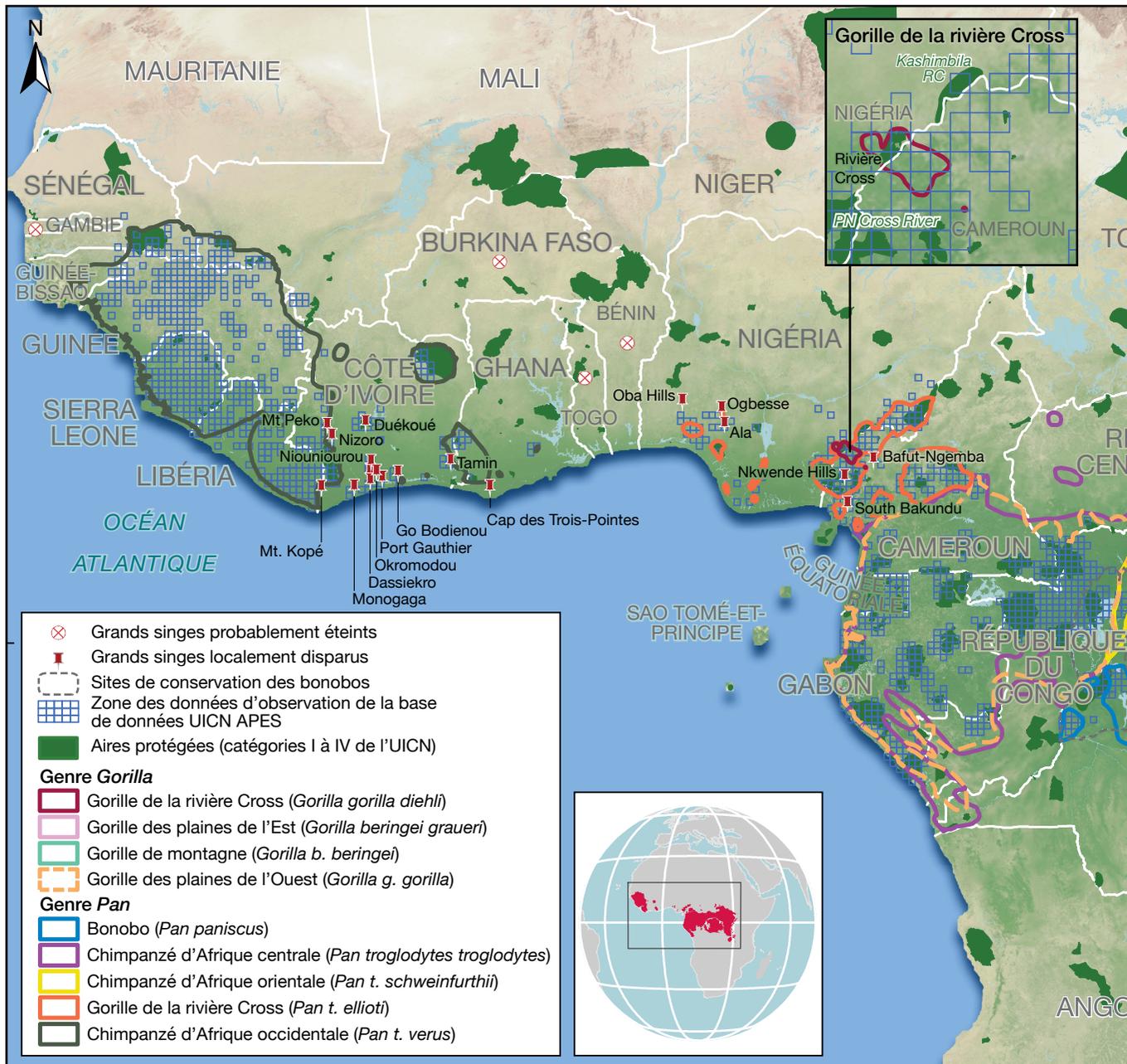
des gorilles de montagne est différente : on y observe fréquemment des groupes de plus de 20 individus, avec plusieurs mâles (Robbins et Robbins, 2018). Leur régime en grande partie végétal leur permet de vivre dans des milieux pauvres en fruits et de maintenir la stabilité des groupes. Chez les gorilles de l'Ouest, on trouve en général des groupes avec un seul mâle « dos argenté », même si l'on peut rencontrer parfois des groupes à plusieurs mâles ou uniquement composés de mâles (c'est-à-dire des groupes non reproducteurs puisqu'il n'y a aucune femelle). Les groupes à plusieurs mâles présentent rarement plus de deux dos argentés.

Les gorilles figurent parmi les rares espèces de primates où les mâles comme les femelles quittent le groupe où ils sont nés. Les mâles émigrent pour vivre seuls quand ils sont des noirs ou jeunes des argentés (vers

l'âge de 13 à 15 ans environ). Ils peuvent être solitaires pendant plusieurs années avant de former un groupe. Le gorille de l'Ouest mâle tend à s'entourer d'un groupe vers l'âge de 18 ans, quelques années plus tard que le

Figure AO1

Distribution des grands singes en Afrique¹

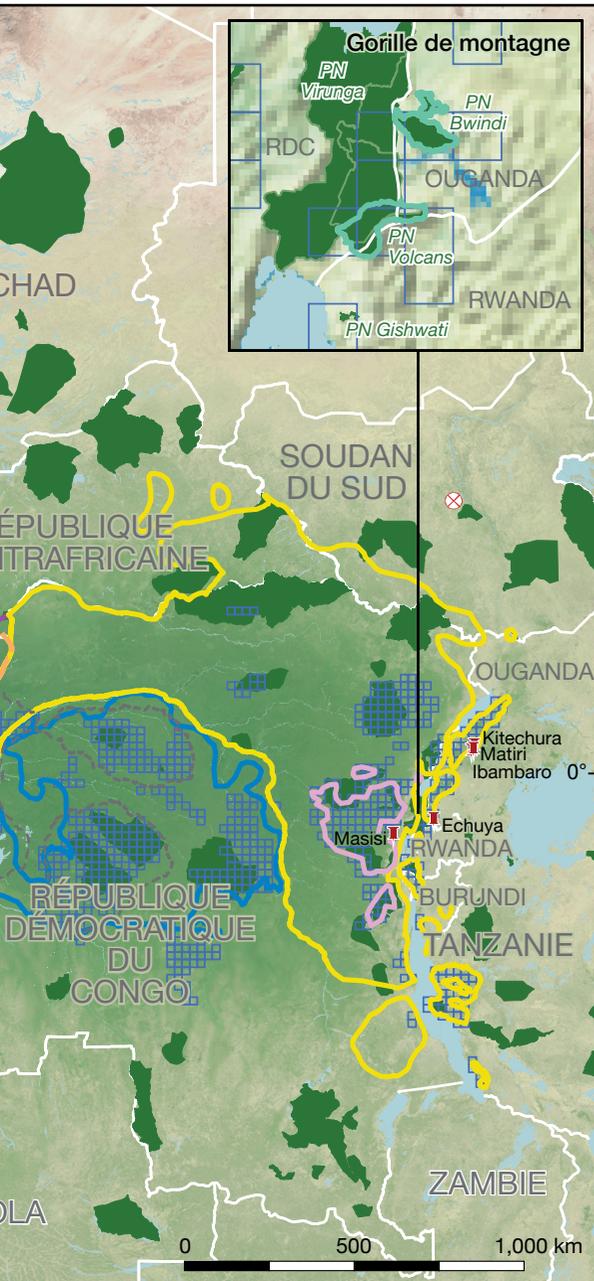


gorille de montagne, qui devient dominant vers l'âge de 15 ans. Le mode de vie du gorille de l'Ouest mâle l'amène presque exclusivement à vivre en solitaire avant de former un nouveau groupe quand des femelles le

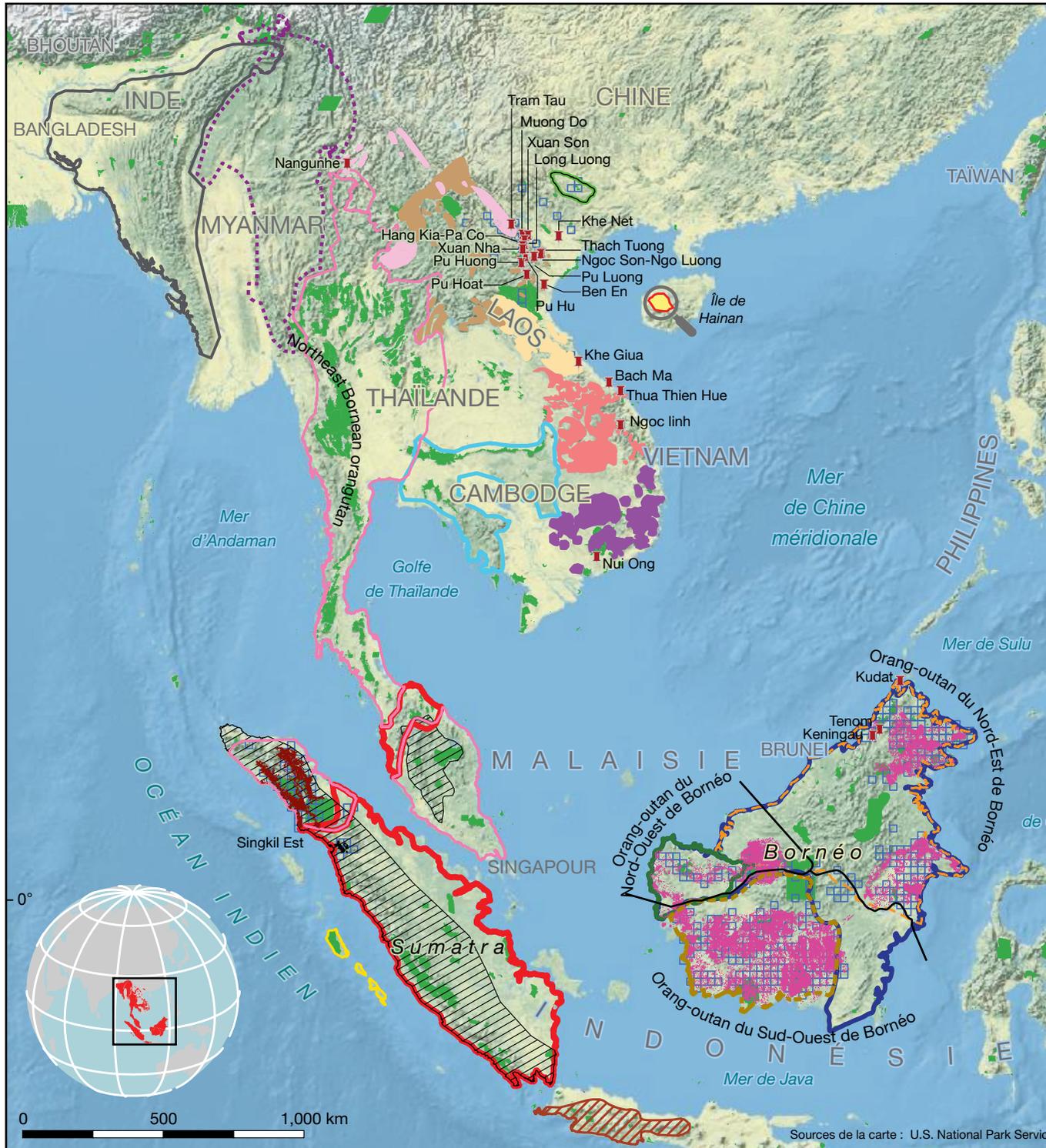
rejoignent. Un mâle adulte n'intègre jamais un groupe déjà constitué et les groupes à plusieurs mâles sont donc extrêmement rares chez le gorille de l'Ouest. Lors de la mort d'un dos argenté, son groupe se désintègre s'il en est le seul mâle, les femelles adultes et les jeunes rejoignant alors un mâle solitaire ou un autre groupe. Contrairement aux sociétés de gorilles de l'Ouest, environ 40 % des groupes de gorilles de montagne comprennent plusieurs mâles. Chez les gorilles de montagne, le mâle a deux stratégies pour devenir chef de groupe : soit il reste dans son groupe en tentant de s'imposer, ou bien il émigre pour vivre en solitaire et constituer ensuite un nouveau groupe (Robbins et Robbins, 2018).

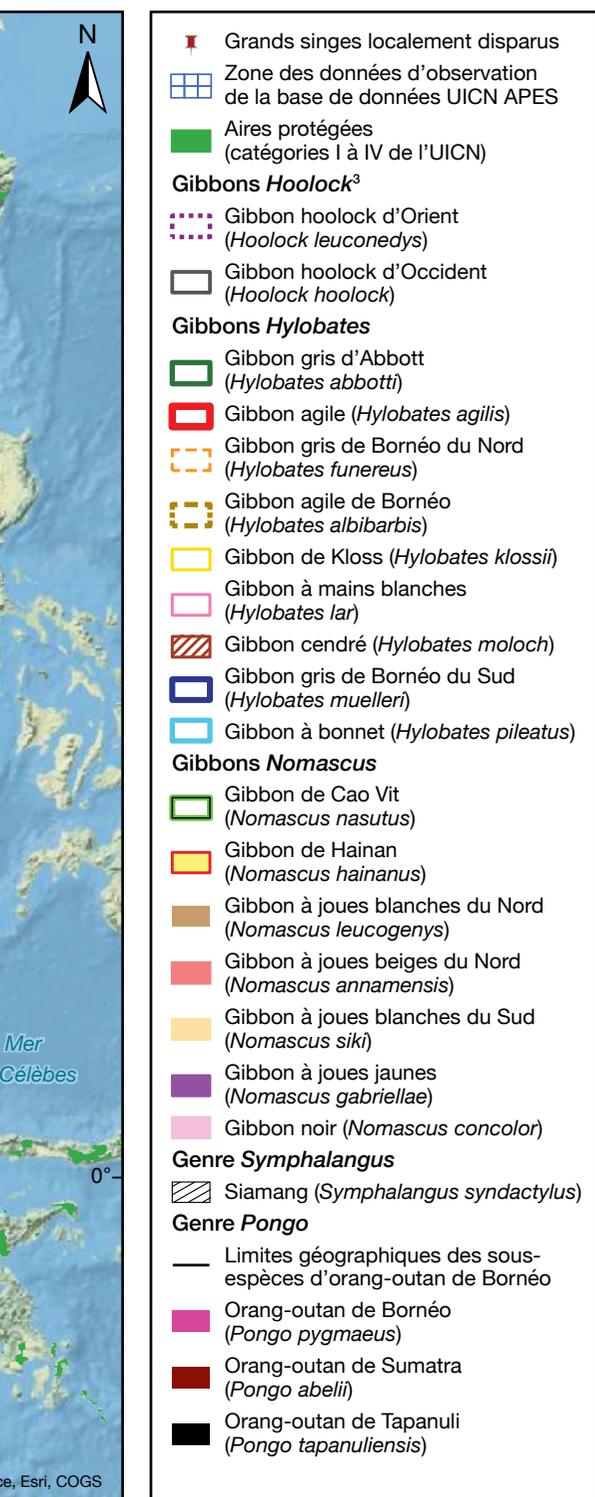
Les orangs-outans sont semi-solitaires et leurs communautés ne sont pas figées. L'unité sociale de base est un individu unique, même si les femelles adultes vivent habituellement avec un bébé ou un bébé et un adolescent. Les mâles adultes à disque facial, caractérisés par des excroissances charnues sur leurs joues et leur grande taille, mènent une existence semi-solitaire et sont plutôt intolérants vis-à-vis des autres mâles à disque facial et, dans une moindre mesure, de ceux qui n'en sont pas pourvus (Emery Thompson, Zhou et Knott, 2012 ; Utami-Atmoko *et al.*, 2009b). Les mâles adultes sans disque facial, de plus petite taille, tolèrent davantage les autres orangs-outans. Les femelles adultes sont les plus sociables et se déplacent parfois ensemble pendant quelques heures ou plusieurs jours, surtout à Sumatra, où les orangs-outans se rassemblent à l'occasion quand la nourriture est abondante (Wich *et al.*, 2006). 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.

Les gibbons sont des animaux très territoriaux, ils vivent au sein de groupes familiaux semi-permanents et défendent leur territoire en excluant tous les autres gibbons.



Note : Une collecte de données sur les populations de grands singes est actuellement en cours en divers lieux de l'ensemble de leur aire de répartition. Des informations à jour sont disponibles sur le portail A.P.E.S. (CSE de l'UICN, s.d.).

Figure A02Distribution des grands singes en Asie²



Les mâles et les femelles quittent le groupe de gibbons où ils sont nés pour établir leur propre territoire (Leighton, 1987). La caractéristique de leur société est la formation de groupes familiaux monogames. Toutefois, certaines études révèlent qu'ils ne sont pas nécessairement sexuellement monogames (Palombit, 1994). Les exceptions suivantes sont à signaler : copulations en dehors du couple, départ du territoire d'origine pour s'installer avec d'autres gibbons du voisinage et des mâles qui s'occupent des petits (Lappan, 2008 ; Palombit, 1994 ; Reichard, 1995). Des recherches indiquent également que les gibbons de Cao Vit, de Hainan et le gibbon noir, vivant plus au nord, forment généralement des groupes polygynes (Fan et Jiang, 2010 ; Fan *et al.*, 2010 ; Zhou *et al.*, 2008). Il n'existe pas de consensus à l'égard des raisons pouvant expliquer la variété de ces structures sociales et pratiques d'accouplement ; elles peuvent être naturelles ou la conséquence de petites populations, de la réduction de l'habitat ou d'un habitat sous-optimal. La démographie du groupe se modifie seulement en cas de mort 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 mettre en péril la pérennité de ces populations à long terme. Il n'existe pas suffisamment d'informations sur les distances de dispersion des gibbons subadultes pour déterminer les distances maximales qu'ils peuvent parcourir pour se disperser (peut-être grâce aux ponts de canopée).

Type d'habitat et état de conservation

La plupart des grands singes vivent dans des forêts tropicales humides, mixtes et denses, de différents types : des forêts de plaine, des forêts marécageuses, des forêts inondées selon

Note : Une collecte de données sur les populations de grands singes est actuellement en cours en divers lieux de l'ensemble de leur aire de répartition. Des informations à jour sont disponibles sur le portail A.P.E.S. (CSE de l'UICN, s.d.).

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 vastes forêts marécageuses d'Asie et d'Afrique (Williamson *et al.*, 2013). Les bonobos sont éparpillés en RDC au sud du fleuve Congo, dans des milieux vallonnés à 300-700 m d'altitude (Fruth *et al.*, 2016; Fruth, Williamson et Richardson, 2013). Les chimpanzés d'Afrique orientale et les gorilles de l'Est peuvent vivre à plus de 2 000 m d'altitude ; il est possible de rencontrer des orangs-outans au-dessus de 1 000 m à Sumatra comme à Bornéo (Payne, 1988 ; Wich *et al.*, 2016 ; Williamson *et al.*, 2013).

La plupart des chimpanzés et des bonobos habitent dans des forêts sempervirentes, mais certaines populations sont présentes dans des habitats dominés par des forêts caducifoliées et dans des savanes plus arides, reliées entre elles par des forêts-galeries. Même si de nombreuses populations habitent des aires protégées, un grand nombre de communautés de chimpanzés vivent en dehors de celles-ci. En effet, en Afrique occidentale (dans des pays comme la Guinée, le Libéria et la Sierra Leone), la majorité des chimpanzés sont présents hors des aires protégées, et en Afrique centrale, environ 80 % des chimpanzés d'Afrique centrale et des gorilles de l'Ouest vivent aussi hors des aires protégées (Brncic, Amarasekaran et McKenna, 2010 ; Kormos *et al.*, 2003 ; Strindberg *et al.*, 2018 ; Tweh *et al.*, 2015). Actuellement, dans la partie indonésienne de Bornéo, la moitié de la population d'orangs-outans sauvages survit hors des forêts de protection, dans des zones que l'homme a l'intention d'aménager et de transformer (Wich *et al.*, 2012b). Les gibbons évoluent dans des habitats allant des

tourbières de plaine à la montagne, jusqu'à 1 700 m d'altitude (Guan *et al.*, 2018). On trouve de nombreux gibbons hors des aires protégées (Cheyne *et al.*, 2016 ; Geissmann *et al.*, 2013 ; Sarma, Krishna et Kumar, 2015).

Régime alimentaire

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. Tous les grands singes sont également friands de cultures dans les champs, de fruits des vergers et d'arbres de plantations, surtout lorsque se raréfient les plantes sauvages comestibles, mais aussi par préférence, en raison de leurs qualités nutritionnelles et de leur facilité d'accès. Les fruits juteux constituent la principale source de nutrition de tous les grands singes hominidés, sauf pour les gorilles de montagne qui vivent à une altitude où les fruits charnus sont rares. Bien qu'ils soient avant tout frugivores, les bonobos consomment, plus que les chimpanzés, la végétation herbacée au sol, ainsi que des plantes aquatiques (Fruth *et al.*, 2016). 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 du sous-étage, ainsi que les feuilles des arbustes et des arbres (Doran-Sheehy *et al.*, 2009 ; Ganas *et al.*, 2004 ; Masi, Cicolletta et Robbins, 2009 ; Wright *et al.*, 2015 ; Yamagiwa et Basabose, 2009). D'anciennes 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 ; ces conclusions ont été révisées après des études plus approfondies sur des gorilles vivant dans

des habitats de basse altitude (Doran-Sheehy *et al.*, 2009 ; Masi, Cipolletta et Robbins, 2009 ; Watts, 1984 ; Wright *et al.*, 2015). Si les gorilles ne dédaignent pas une quantité non négligeable de fruits lorsqu'ils en ont à disposition, ils sont cependant moins frugivores que les chimpanzés, car ils consomment des végétaux même lors de la haute saison des fruits (Head *et al.*, 2011 ; Morgan et Sanz, 2006 ; Yamagiwa et Basabose, 2009).

Les gorilles de montagne sont principalement des animaux terrestres. Bien que les gorilles de l'Ouest soient plus arboricoles, ils se déplacent toujours principalement au sol et non au niveau de la canopée. Là où les gorilles et les chimpanzés sont sympatriques, les différences de régime alimentaire entre ces espèces limitent la compétition directe pour la nourriture (Head *et al.*, 2011). En revanche, en cas d'habitat restreint, une concurrence entre ces espèces n'est pas impossible (Morgan et Sanz, 2006). Pendant certaines périodes de pénurie de fruits, les grands singes africains se concentrent sur la végétation herbacée, les feuilles ou les écorces.

De même, en Asie, les orangs-outans se nourrissent surtout de fruits, mais ils consomment plus d'écorce et de jeunes feuilles lorsque les fruits se raréfient et adaptent leur régime à ce qu'ils trouvent dans la forêt. Les orangs-outans de Sumatra sont plus frugivores que leurs cousins de Bornéo. À Bornéo, on sait qu'ils mangent plus de 1 500 espèces de plantes appartenant à 453 genres et à 131 familles (Russon *et al.*, 2009). Et cette liste continue de s'étoffer au fur et à mesure que les données s'accumulent. La résilience de cette espèce et sa capacité à s'adapter au changement radical d'habitat sont illustrées par sa présence observée dans des plantations d'acacia dans l'Est du Kalimantan (Meijaard *et al.*, 2010), dans une mosaïque de cultures mixtes à Sumatra (Campbell-Smith *et al.*, 2011), dans des plantations de palmiers à huile à Bornéo (Ancrenaz *et al.*, 2015) et dans des forêts exploitées pour le bois (Ancrenaz *et*

al., 2010 ; Wich *et al.*, 2016). Dans ces paysages perturbés plus que dans la forêt primaire, les orangs-outans de Bornéo sont davantage dépendants des jeunes pousses et feuilles.

Les gibbons dépendent de l'écosystème de la forêt pour se nourrir. Leur régime alimentaire 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, même si les gibbons sont moins folivores que les siamangs (Bartlett, 2007 ; Cheyne, 2008 ; Elder, 2009 ; 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 de leur régime alimentaire évolue en fonction des saisons et du type d'habitat ; les forêts tourbeuses regorgent de fleurs et de jeunes feuilles pendant la saison sèche, tandis que les forêts de diptérocarpes sont très riches en figues (Cheyne, 2010 ; Fan et Jiang, 2008 ; Lappan, 2009 ; Marshall et Leighton, 2006). Si l'on n'a pas encore observé de gibbon en train de se nourrir dans les cultures (plantations ou petites exploitations agricoles), il n'est pas impossible qu'ils exploitent ces espaces perturbés en cas de besoin.

Domaine vital et distance journalière parcourue

La recherche de nourriture dans des milieux forestiers complexes nécessite une mémoire spatiale et une cartographie mentale. Les quêtes quotidiennes de nourriture 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 de grands singes sont susceptibles de disposer de capacités

mentales similaires. On désigne par domaine vital la zone utilisée habituellement par un individu, un groupe ou une communauté de la même espèce. L'occupation d'un domaine vital permet de se réserver l'accès aux ressources présentes (Delgado, 2010 ; Mittermeier, Rylands et Wilson, 2013).

Les domaines vitaux des chimpanzés présentent une grande variété, pouvant couvrir de 10 à 90 km² (1 000 à 9 000 ha), selon l'habitat et la répartition des ressources ; les populations vivant dans des habitats plus arides et plus ouverts ont des domaines vitaux plus étendus (Herbinger, Boesch et Rothe, 2001 ; Pruett et Herzog, 2017). Les chimpanzés mâles sont en général très territoriaux et surveillent les frontières de leur domaine vital. Des sous-groupes de mâles peuvent attaquer des communautés voisines et certaines populations sont réputées pour leur agressivité (Williams *et al.*, 2008). Les vainqueurs en profitent pour s'entourer d'autres femelles ou pour accroître la superficie de leur domaine vital. Les chimpanzés sont habituellement très intolérants vis-à-vis des groupes voisins et les confrontations entre groupes peuvent engendrer des attaques meurtrières en particulier entre les mâles (Mitani, Watts et Amsler, 2010 ; Watts *et al.*, 2006 ; Wilson *et al.*, 2014). 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, construction de routes ou exploitation forestière).

Le domaine vital des bonobos a aussi une superficie très variable, entre 20 et 60 km² (2 000 à 6 000 ha), en général avec un chevauchement important avec le domaine vital de différentes communautés (Fruth, Williamson et Richardson, 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 plus l'excitation que le conflit (Hohmann *et al.*, 1999).

Le domaine vital des gorilles de l'Est correspond à des superficies comprises entre 6 et 34 km² (600 à 3 400 ha), tandis que celui des gorilles de l'Ouest varie en moyenne entre 10 et 20 km² (1 000 à 2 000 ha), atteignant même parfois 50 km² (5 000 ha) (Caillaud *et al.*, 2014 ; Head *et al.*, 2013 ; Robbins, 2011 ; Seiler *et al.*, 2018 ; Williamson et Butynski, 2013a, 2013b). Les gorilles ne sont pas territoriaux ; leurs domaines vitaux se chevauchent, mais ils ne les défendent pas activement. Toutefois, il est bien établi qu'ils ont un espace privilégié exclusif (celui qu'un groupe utilise le plus, appelé zone noyau) 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 intergroupes, avec comme conséquence plus de combats, de blessures et de mortalité (Caillaud *et al.*, 2014). 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 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 une dispute dégénère, la lutte entre les dos argentés peut être intense. Dans certains cas, les blessures infligées au cours d'une bagarre peuvent s'infecter et entraîner la mort (Rosenbaum, Vecellio et Stoinski, 2016 ; Williamson, 2014).

Le domaine vital d'un orang-outan mâle englobe ceux de plusieurs femelles, qui sont plus petits. 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 (de 4 à 8 km² [400 à 800 ha] pour les mâles de Bornéo) même si la superficie réelle de leur domaine vital peut dépasser les 10 km² (1 000 ha). 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).

Les grands singes africains sont semi-terrestres et se reposent souvent sur le sol pendant la journée ; en revanche, les orangs-outans sont presque exclusivement arboricoles, mais les espèces présentes à Bornéo se déplacent au sol plus souvent que ce que l'on pensait jusqu'ici (Ancrenaz *et al.*, 2014). Les mâles adultes à disque facial et les femelles adultes de Bornéo couvrent en moyenne 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 orangs-outans peuvent marcher sur la terre ferme sur des distances considérables dans toutes sortes d'habitats naturels ou façonnés par l'homme, surtout à Bornéo (Ancrenaz *et al.*, 2014 ; Loken, Boer and Kasyanto, 2015 ; Loken, Spehar and Rayadin, 2013). Par conséquent, ils sont capables, dans une certaine mesure, de traverser des infrastructures artificielles. Par exemple à Sabah, 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 les problèmes sanitaires et le risque de

contracter des maladies auxquelles les orangs-outans ne sont pas normalement exposés quand ils vivent dans la canopée. Mais pour le moment, il existe un manque d'informations sur ces risques sanitaires.

Les grands singes territoriaux dont l'habitat est détruit éprouvent de grandes difficultés à établir un nouveau territoire à proximité, lorsque d'autres animaux l'occupent déjà. En réalité, les animaux privés de leur territoire dépérissent lentement.

Les mâles adultes sans disque facial ne semblent pas disposer d'un territoire bien défini et se déplacent sur de longues distances (Ancrenaz *et al.*, 2010).

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 : environ 500 m à 1 km pour les gorilles de montagne, en moyenne 2 km, mais parfois 5 à 6 km, pour les bonobos et les gorilles des plaines de l'Ouest, et 2 à 3 km pour les chimpanzés, avec des excursions occasionnelles pouvant atteindre 10 km. En général, les chimpanzés qui habitent la savane s'aventurent chaque jour plus loin que leurs congénères forestiers. Les distances journalières parcourues par les gorilles diminuent en fonction de la disponibilité croissante de la végétation du sous-étage, variant entre environ 500 m et 3 km. En raison de leur régime alimentaire, ils se limitent aux habitats forestiers humides (à des altitudes variant du niveau de la mer à plus de 3 000 m) et sont absents des mosaïques forêt-savane ou des forêts-galeries occupées par des chimpanzés et des bonobos (Robbins, 2011).

Le territoire des gibbons *Hylobates* présente une superficie moyenne de 0,42 km² (42 ha), mais avec une grande variabilité. Les taxons de *Nomascus* vivant plus au nord évoluent sur de plus vastes territoires, d'environ 0,13 à 0,72 km² (13 à 72 ha), peut-être en raison de ressources moins abondantes à certaines périodes de l'année dans ces forêts

Photo : Les gibbons sont arboricoles et la déforestation est particulièrement dramatique pour eux.
© Lincoln Park Zoo

plus saisonnières (Bartlett, 2007 ; Fan *et al.*, 2013). Les forêts moins saisonnières offrent des ressources plus abondantes, mais la densité de gibbons et la superficie de leur territoire ne sont peut-être pas pour autant corrélées à ces facteurs (Bryant *et al.*, 2015 ; Hamard, Cheyne et Nijman, 2010 ; Zhang *et al.*, 2014).

Construction de nid

Pour la plupart des grands singes, sauf les gorilles qui vivent en grande partie au sol, 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. Mammifères très intelligents, dotés d'un gros cerveau, ils nécessitent de longues périodes de sommeil. Tous les grands singes hominidés se confectionnent un nid ou une couche pour la nuit ; les bonobos et les chimpanzés peuvent aussi se faire un nid dans un arbre ou sur le sol dans la journée pour se reposer, tandis que les gorilles préparent le leur principalement sur la terre ferme. Tous les grands singes hominidés sevrés se fabriquent un nid pour dormir la nuit. Ces nids sont habituellement construits entre 10 et 20 m de hauteur dans les arbres (Fruth, Tagg et Stewart, 2018). La hauteur du nid dépend de variables environnementales comme les précipitations, la température, la structure de l'habitat, la disponibilité de matériaux, la présence de prédateurs, et de paramètres démographiques, tels que le sexe ou l'âge de l'individu, ainsi que de facteurs sociaux comme les habitudes transmises (Fruth et Hohmann, 1996). Tous les grands singes hominidés sont susceptibles de réutiliser un nid, et la réutilisation peut être fréquente s'il y a peu d'endroits où s'installer pour dormir et peu ou pas de matériaux de construction (Fruth, Tagg et Stewart, 2018). Les bonobos préfèrent préparer leur nid dans les lieux où la nourriture abonde, tandis que les chimpanzés n'installent pas forcément le

leur près des arbres en fructification (Fruth, Tagg et Stewart, 2018 ; Serckx *et al.*, 2014). Cependant, les chimpanzés comme les bonobos préfèrent certains arbres pour y faire leur nid (Fruth, Tagg et Stewart, 2018).

Reproduction

Chez les grands singes hominidés, 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 16 ans et les gorilles de l'Ouest à 18 ans (Williamson *et al.*, 2013). Les orangs-outans mâles parviennent à la maturité entre 8 et 16 ans, mais ils peuvent encore attendre 20 années avant le développement de leur disque facial (Utami-Atmoko *et al.*, 2009a). Chez les grands singes, 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 moyenne de 8 à 14 ans), les chimpanzés à 13 ans et demi (avec une moyenne entre 9,5 et 15,4 ans sur différents sites), les bonobos entre 13 et 15 ans et les orangs-outans entre 15 et 16 ans (van Noordwijk *et al.*, 2018).

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 (van Noordwijk *et al.*, 2018 ; Wallis, 1997). Les grands singes donnent généralement le jour à un seul petit, même si les naissances gémellaires existent (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 étant plus susceptibles d'ovuler en période d'abondance des fruits, il existe chez certaines populations 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). Les gorilles, quant à eux, dépendent moins de la nourriture saisonnière et ne montrent aucun signe de saisonnalité dans leur reproduction.

Les femelles gibbons ont leur premier petit vers l'âge de 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 et 4 ans, avec 7 mois de gestation (Bartlett, 2007). Certains individus en captivité ont vécu jusqu'à 40 ans ; on ne connaît pas la longévité des gibbons dans la nature, mais on l'estime bien plus courte. Compte tenu d'une maturité relativement tardive et de longs intervalles entre les naissances, leur période de fécondité n'est peut-être que de 10 à 20 ans (Palombit, 1992). Le renouvellement de la population chez les gibbons est par conséquent relativement lent.

Tous les grands singes ont un taux de reproduction lent ; les mères investissent un temps considérable par petit et les jeunes primates se développent lentement, devenant adultes très tard. Les petits dorment avec leur mère 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. Vers l'âge de 3 à 6 ans, 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 7 à

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. L'intervalle entre les naissances peut être raccourci si un membre de la même espèce (en général un mâle adulte qui n'est pas de la même famille) tue un petit allaité (Harcourt et Greenberg, 2001 ; Hrdy, 1979). On n'a pas observé de cas d'infanticide chez les orangs-outans ou les bonobos, mais si un gorille ou un chimpanzé femelle avec son petit change de groupe, ce rejeton sera probablement tué par un mâle de ce nouvel environnement, ce qui provoquera la reprise de son cycle reproductif (Knott *et al.*, 2019 ; Watts, 1989).

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 de 0,2 à 0,3 naissance par femelle adulte par an, soit une naissance par femelle adulte tous les 3,3 à 5 ans. Les femelles des gorilles de montagne ont en général 3,6 petits au cours de leur vie ; quant aux chimpanzés femelles, elles donnent naissance de 1 à 4,3 petits qui parviennent à l'âge adulte (Emery Thompson, 2013 ; Robbins *et al.*, 2011).

Les points essentiels à retenir sont les suivants : (1) l'étude de la biologie des espèces longévives nécessite des décennies de recherches en raison de la lenteur de leur cycle de reproduction, et (2) il faudra sans doute plusieurs générations aux populations de grands singes dont les effectifs ont chuté pour se rétablir (une génération chez ces primates représentant 18 à 25 ans) (UICN, 2019). Ces facteurs rendent les grands singes bien plus vulnérables que les espèces de petite taille capables de se reproduire plus

rapidement. Les orangs-outans présentent le cycle de vie le plus lent de tous les mammifères, avec une première naissance à un âge très avancé, l'intervalle le plus espacé entre les naissances et une durée plus longue de génération que les grands singes africains ; ils sont par conséquent les plus menacés d'extinction (Wich, de Vries et Ancrenaz, 2009 ; Wich *et al.*, 2009).

Remerciements

Auteurs principaux : Annette Lanjouw⁴, Helga Rainer⁵ et Alison White⁶

Section Socioécologie : Marc Ancrenaz⁷, Susan M. Cheyne⁸, Tatyana Humle⁹, Benjamin M. Rawson¹⁰, Martha M. Robbins¹¹ et Elizabeth A. Williamson¹²

Notes de fin de chapitre

- 1 La Fondation Arcus a fait réaliser ces cartes de distribution des grands singes (voir les figures AO1 and AO2) pour *La Planète des grands singes*, afin de présenter sous une forme visuelle les données, précises et actualisées, relatives à leur aire 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.
- 2 Voir la note de fin 1.
- 3 Le hoolock de Gaoligong, aussi appelé Skywalker hoolock (*Hoolock tianxing*), découvert récemment, n'apparaît pas sur la carte, car il n'existe pas de données détaillées sur la distribution de l'espèce. À ce jour, il n'a été observé que dans l'Est du Myanmar et dans le Sud-Ouest de la Chine.
- 4 Fondation Arcus (<https://www.arcusfoundation.org/>).
- 5 Fondation Arcus (<https://www.arcusfoundation.org/>).
- 6 Consultante indépendante.
- 7 Kinabatangan Orang-utan Conservation Programme de l'ONG HUTAN (<http://www.hutan.org.my>).
- 8 Borneo Nature Foundation (<http://www.borneonaturefoundation.org>).
- 9 Université du Kent (<https://www.kent.ac.uk/sac>).
- 10 WWF-Vietnam (<http://vietnam.panda.org/>).
- 11 Institut Max-Planck d'anthropologie évolutionniste (<https://www.eva.mpg.de>).
- 12 Université de Stirling (<https://www.stir.ac.uk/about/faculties/natural-sciences/>).