

V. Le chimpanzé nain du Zaïre : une synthèse bibliographique de son écologie et de son éthologie *

par
S. DECOSTER (1) et F. GILLEAU (2)

INTRODUCTION

La présente synthèse sur l'éthologie des chimpanzés nains (*Pan paniscus*) est basée sur une analyse de divers articles publiés à partir des années soixante-dix, et résultant d'enquêtes de terrain conduites au Zaïre par des équipes américaines et japonaises.

On sait depuis COOLIDGE (1933) que le chimpanzé nain, ou chimpanzé pygmée, espèce endémique au Zaïre, est confinée à la cuvette équatoriale, sur la rive gauche du fleuve Zaïre (Congo). L'aire d'habitation initialement estimée par COOLIDGE semble devoir s'étendre vers le sud-est. Les régions qui ont été prospectées par les éthologistes au cours des quinze dernières années sont les alentours des villages de WAMBA (fig. 1) et de YALOSIDI (fig. 2), la forêt de LOMAKO et la rive sud-ouest du lac TUMBA (voir KABONGO, 1987).

* Contribution du Séminaire d'Ethologie (Prof. RUWET), 1987.
Laboratoire d'Ethologie et Psychologie animale, Institut de Zoologie,
Université de Liège.

(1) Licence en Psychologie, groupe de Psychologie sociale, Université de Liège.

(2) Licenciée en Psychologie, groupe de Psychologie expérimentale, Université de Liège.

Manuscrit reçu le 29 mai 1987.

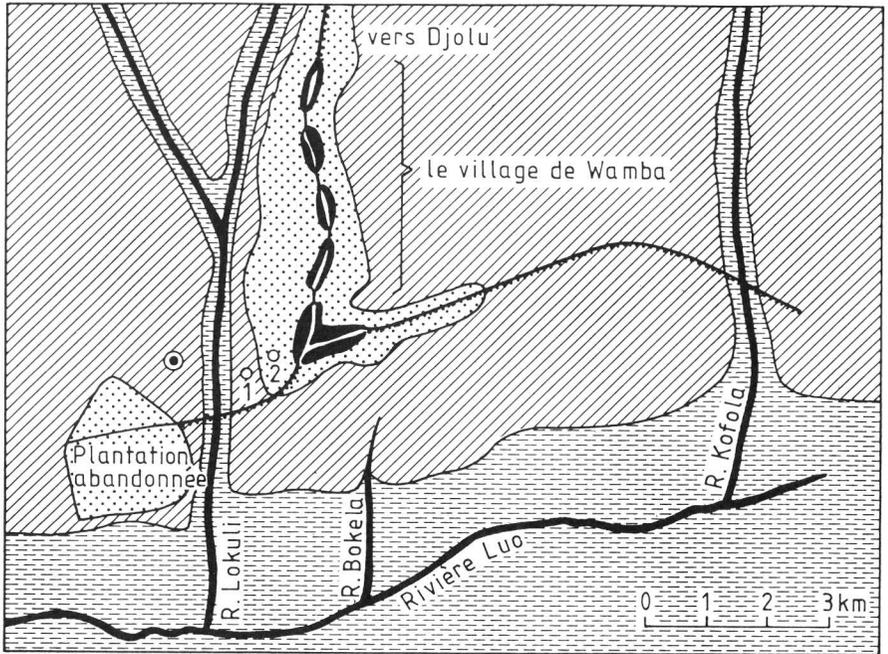


Fig. 1. L'aire d'étude de **Wamba** (d'après KANO, 1980).

- | | | | |
|-------------------|-------------------------|--|-------------------------------------|
| | hameaux de Wamba | | forêt primaire |
| | routes ou pistes | | forêt secondaire et champs cultivés |
| | rivières | | forêt marécageuse |
| $\circ_1 \circ_2$ | champs de canne à sucre | | site artificiel d'alimentation |

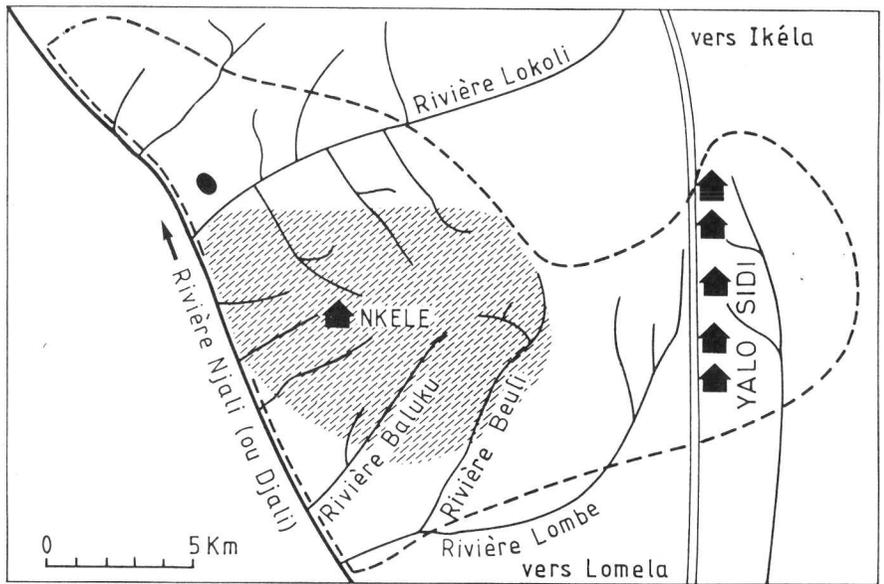


Fig. 2. L'aire d'étude de **Yalosidi** (d'après KANO, 1983).

- | | | | |
|--|-------------------------|--|--------------------------------------|
| | aire générale d'étude | | prairie marécageuse (appelée "yoku") |
| | aire principale d'étude | | hameaux de Yalosidi |

SITES D'ETUDE ET VEGETATION

Plusieurs types de végétation peuvent être rencontrés dans les différents sites où les chimpanzés nains ont été étudiés. On distingue classiquement les types suivants :

La forêt primaire comprend de nombreux grands arbres ainsi que des arbres de taille moyenne (15 à 25 m) sans qu'il y ait de réelle discontinuité entre ces tailles. La strate des arbres de petite taille (5 à 15 m) est également fournie mais les herbes et les broussailles y sont relativement éparées. Seuls les endroits où de grands arbres sont tombés - laissant ainsi la lumière du jour atteindre le sol - produisent une végétation dense de broussailles. Cette forêt fournit la majorité de l'alimentation des chimpanzés nains.

La jeune forêt secondaire : on appelle cette forêt "secondaire" parce qu'il s'agit d'une végétation qui s'est développée à nouveau après que l'homme l'eut éliminée. En région forestière en effet, l'agriculture africaine appartient au type "itinérant sur brûlis". Cette technique très répandue au Zaïre consiste à couper la végétation sur l'aire que l'on désire cultiver et ensuite à la brûler. Les agriculteurs maîtrisent parfaitement bien cette technique à tel point que le feu ne se répand que jusqu'à l'endroit désiré sans aller au-delà. A cette technique d'essartage s'ajoute un système de rotation des cultures autour des villages. Lorsque tout le tour est bouclé, on revient au point de départ sur les terres que l'on avait cultivées au début mais qui depuis lors se sont à nouveau couvertes de végétation.

La jeune forêt secondaire comprend donc des champs abandonnés contenant quelques grands arbres dispersés mais surtout une végétation très dense de petits arbres, de buissons et d'herbes géantes, notamment *Sarcophyrynium macrostachyum* dont les bourgeons sont très appréciés par les chimpanzés nains.

La forêt secondaire âgée est une forêt de transition qui peut être rencontrée entre les jeunes forêts secondaires et les forêts primaires. La densité des grands arbres (30-40 m) y est moindre que dans les forêts primaires mais la densité des arbres de petite et de moyenne taille y est plus importante.

Les forêts marécageuses s'étendent le long de tous les cours d'eau, même des plus petits. Ces forêts recèlent également des plantes importantes dans l'alimentation des chimpanzés. Du fait du sol spongieux, les très grands arbres (plus de 30 m) n'y sont pas présents en grand nombre mais les arbres moyens (15 à 25 m) et les petits arbres (5 à 15 m) forment une strate de végétation très dense tout comme la couche des herbes et des arbustes (moins de 5 m).

Dans la région de Yalosidi (**fig. 2**) on rencontre aussi le long des routes et sur le site d'anciens villages des massifs de palmiers à huile poussant en parcelles ou en rangées. On y trouve quelques gros arbres mais aussi une végétation dense d'arbustes et d'herbes géantes.

A Yalosidi se trouvait également une prairie marécageuse qui couvrait plus ou moins 26 hectares. Cette prairie dénommée "yoku" était entourée de forêts marécageuses et recouverte de courts roseaux. La base de ces roseaux était immergée dans l'eau des innombrables petits cours d'eau qui parcouraient cette yoku (**fig. 2**).

A Wamba, depuis 1974, Takayoshi KANO ravitaillait régulièrement les chimpanzés nains en canne à sucre sur un site artificiel (fig. 1).

METHODES

Les considérations qui précèdent sur la nature et l'aspect de la végétation sont nécessaires pour comprendre le type d'observations effectuées par les chercheurs.

Dans la forêt primaire, la végétation dense des arbres de taille moyenne et de taille basse obligeait les chercheurs à se rapprocher très près des chimpanzés pour les voir. De plus, le sous-bois épars leur fournissant une piètre couverture, ils étaient presque toujours découverts par les chimpanzés avant d'avoir pu faire une observation valable. Par contre, dans la forêt secondaire où le sous-bois est plus dense, il leur était possible de s'en approcher à 50-100 mètres et de les observer aux jumelles ou au télescope tout en restant cachés dans les broussailles. Mais les meilleures observations ont été faites lorsque les chimpanzés se trouvaient au sol, dans des zones dégagées telles la prairie marécageuse, les champs de canne à sucre et le site artificiel de nourriture où la visibilité était excellente.

Ces différences dans les situations d'observation ont même créé des "guerres" d'écoles entre les chercheurs. Les Américains observent les chimpanzés en pleine forêt primaire, dans des conditions de survie indescriptibles. Les Japonais quant à eux travaillent surtout aux champs de canne à sucre et au site artificiel de nourriture. Les premiers reprochent aux seconds la situation artificielle de leurs études tandis que les Japonais reprochent aux Américains de ne pouvoir observer les chimpanzés que lorsqu'ils viennent se nourrir dans la forêt primaire au moment où la nourriture y est abondante. Quoiqu'il en soit, les travaux des uns et des autres nous sont fort utiles pour comprendre les grandes lignes du comportement de ces animaux.

A LA RECHERCHE DES CHIMPANZES NAINS

Malgré l'existence de cartes qui indiquent que les chimpanzés nains apparaissent dans toute la région forestière du Bassin Congolais, au sud du fleuve Zaïre (SCHWARTZ, 1929; COOLIDGE, 1933; HILL, 1969), il faut des semaines de reconnaissance pour localiser et isoler une zone forestière abritant une population de ces animaux. Cette remarque est surtout valable pour les recherches menées dans la forêt de Lomako.

De plus, lorsque les chercheurs découvraient des chimpanzés nains, ceux-ci se montraient très timides; les animaux solitaires et les petits groupes (2 à 4 membres) étaient particulièrement prudents. Habituellement les auteurs tentaient de rester cachés, mais une fois découverts, ils ont remarqué que les bonobos se calmaient plus rapidement s'ils sortaient de leur cachette et s'ils s'engageaient dans des activités telles que construire un nid, manger des feuilles ou s'autoépouiller. Ces méthodes de réassurance ont été utilisées par SCHALLER (1961, 1963), GOODALL (1965), FOSSEY (1970-1983) et Mc KINNON (1971) pour habituer d'autres grands singes à leur présence.

Normalement, dès que les chimpanzés nains descendent au niveau du sol dans les forêts, il n'est plus possible de les suivre tant à cause de leur vitesse de déplacement qu'à cause de la densité de végétation des sous-bois. Ainsi, la majorité des observations ont été faites sur les chimpanzés lorsqu'ils étaient dans les arbres ou dans les zones dégagées : champs de canne à sucre, site artificiel d'alimentation, prairie marécageuse.

Pour découvrir une petite population de chimpanzés, les chercheurs parcouraient durant des journées entières les sentiers à travers toute l'aire d'étude de chaque région et les localisaient soit en suivant le son de leurs vocalisations, soit en visitant des arbres fruitiers qu'ils avaient repérés. Les arbres portant des fruits mûrs peuvent être localisés par les cris bruyants des calaos et d'autres oiseaux frugivores. Ces arbres sont également visités par les chimpanzés nains.

ALIMENTATION

Les chimpanzés nains semblent passer le plus clair de leur temps à se nourrir et à se déplacer entre les différentes sources de nourriture. Ils se déplacent principalement sur le sol, mais parfois aussi à travers la voûte des arbres, en passant de l'un à l'autre.

Les deux moments de la journée où le comportement alimentaire est le plus présent sont l'un entre 6 h et 9 h, l'autre entre 15 h et 17 h (la lumière du jour allant approximativement de 5 h 30 à 17 h). Toutefois, par des matins très humides ou après une nuit de grosse pluie, les chimpanzés faisaient la "grasse matinée" en commençant leurs activités plus tard.

Les chimpanzés pygmées sont **omnivores** mais la plus grande partie de leur alimentation se compose de fruits (de 49 à 63 % selon BADRIAN, BADRIAN et SUSMAN, 1981; KANO, 1983), de feuilles (21 % selon BADRIAN et al., 1981), de tiges, de sève, de graines, de racines et de fleurs. On constate donc qu'ils sont surtout **frugivores**.

INFLUENCE DES SAISONS

Il est clair que la disponibilité en fruits varie au cours de l'année en fonction des saisons. Un exemple détaillé illustrera ceci (KANO, 1983).

Les chimpanzés rencontrés aux alentours de NKELE (voir **fig. 2**) en octobre 1973 étaient tous dans la forêt primaire; dans presque tous les cas, ils se nourrissaient des fruits du *Dialium corbisieri* et, en moindre mesure, du *Landolphia owariensis*. Les espèces végétales observées dans les déchets étaient les fruits du *Pachystela excelsa* et du *Gambeya lacourtiana* en forêt primaire et des bourgeons du *S. macrostachyum* et des fruits de l'espèce *Aframomum* en forêt secondaire.

A la place de ceux-ci, durant la période de fin novembre 1974 à mi-janvier 1975, les chimpanzés nains mangeaient principalement trois espèces pour leur nourriture de base dans la forêt secondaire (jeune et ancienne) : les fruits du *Croton haumanianus*, *Cleistopholis glauca*, et *Parinari excelsa* (**fig. 3**). Toutefois, durant cette période, les jeunes

pousses, les tiges herbacées et la sève des plantes poussant au sol dans la forêt secondaire (telles que *S. macrostachyum*, *Haumania liebrechtsiana*, *Aframomum* et *Palisota ambigua*) occupaient une place aussi importante dans la nourriture que les fruits.

Les jeunes pousses du *Sarcophyrynium macrostachyum* qui étaient consommés en quantités incroyablement grandes, et les trois sortes de fruits des arbres sus-mentionnés formaient la consommation de base, du moins durant la période s'étalant de fin octobre à la mi-janvier.

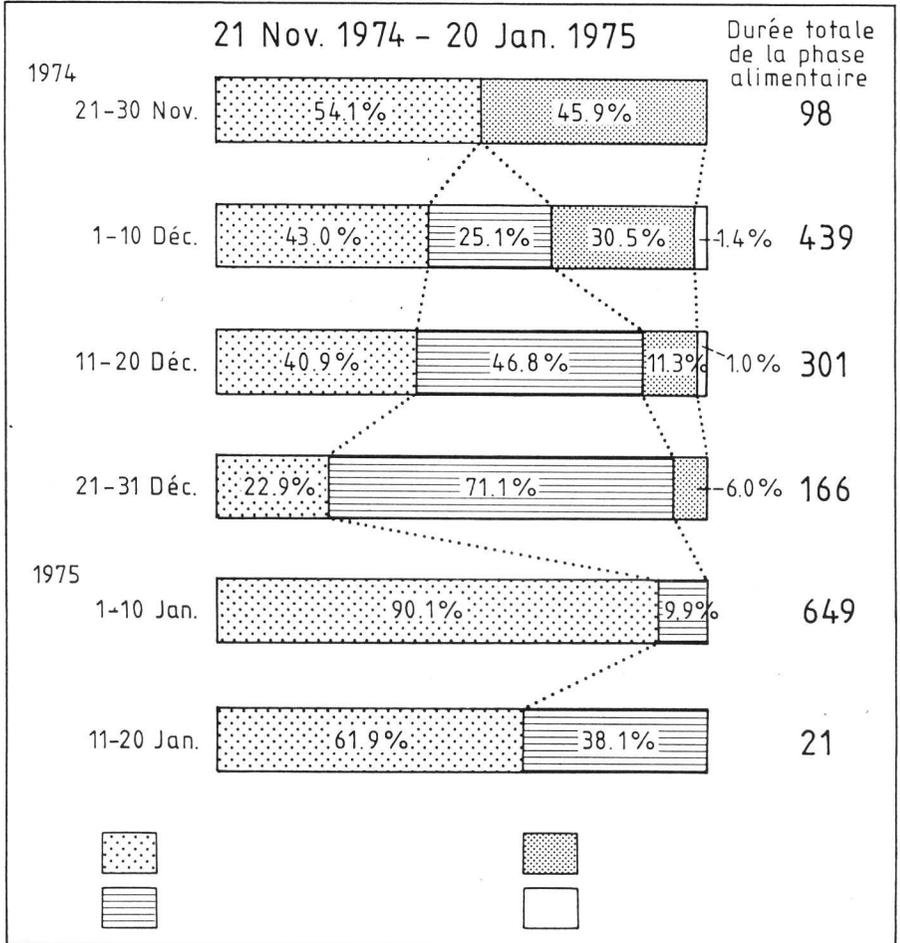


Fig. 3. Arbres fruitiers les plus importants de l'aire d'étude de Yalosidi du 21 novembre 1974 au 20 janvier 1975 (d'après KANO, 1983).

LA CUEILLETTE DES FRUITS

Lorsque les chimpanzés nains arrivaient sur un arbre fruitier, ils commençaient souvent par gaspiller les fruits en y mordant puis en les rejetant s'ils n'étaient pas mûrs. Après un moment, ils les testaient en les flairant et en les tâtant avant de les cueillir. Une fois rassasiés, ils se reposaient dans les arbres fruitiers et mâchaient des "pelottes" faites de peaux de fruits, de graines et de feuilles.

Les techniques utilisées par les chimpanzés nains pour cueillir et manger les fruits sont sensiblement les mêmes que celles utilisées par les chimpanzés communs (*Pan troglodytes*).

1. Les grands fruits étaient habituellement cueillis à la main et mangés en plusieurs coups de dents ou mis tout entiers dans la bouche.
2. Les fruits plus petits étaient soit cueillis à la main et transférés à la bouche séparément ou plusieurs à la fois, soit détachés directement de la branche avec les dents ou les lèvres. Les fleurs et les feuilles étaient manipulées de la même manière.
3. Les grandes cosses de graines de *Anthonotha fragens* et de *A. macrophylla* étaient ouvertes avec les incisives et les graines retirées à la main ou avec les lèvres.
4. Les fruits du *Pycnanthus angolensis* étaient ouverts à la main et le noyau nettoyé de la mince enveloppe de chair en le grattant avec les incisives ou les ongles. Les observations des fèces ont révélé que de grandes quantités de ces noyaux étaient avalés tout entiers.
5. Les énormes fruits du *Treculia africana* et de *Anonidium manni* dont certains étaient aussi gros que des ballons de football étaient mangés seulement après qu'ils soient tombés sur le sol. Ils étaient tenus en main et le fruit succulent était sucé et grignoté autour du noyau.

Pour obtenir ces fruits, les chimpanzés nains devaient attraper et tirer des branches, s'y pendre, s'y tenir debout ou parfois devaient les casser et les emporter ailleurs afin de déguster les fruits dans un endroit plus confortable. La position la plus commune des chimpanzés pygmées pour se nourrir est la position assise; viennent ensuite les positions pendue (à une main), puis quadrupède et enfin bipède.

Au niveau du sol, des aliments tels que des jeunes pousses ou des tiges contenant de la sève étaient également importants dans l'alimentation des chimpanzés.

Les tiges du *Megaphrynium macrostachyum* et du *Sarcophrynium schweinfurtii* étaient arrachées et ouvertes en utilisant les incisives ou les doigts. La moëlle tendre et les jeunes feuilles encore enroulées étaient alors extraites avec les doigts ou les lèvres et mangées. Les tiges pointues de *Haumania liebrechtsiana* ne contenaient pas de feuilles mais les chimpanzés en mangeaient souvent l'extrémité supérieure au-dessus de la dernière nodosité. Le reste de la tige est très dur et les chimpanzés la rejettent. Cet aliment, ainsi que les tiges de *Palisota ambigua*, étaient dépouillés de leur enveloppe vers le bas en utilisant les dents et/ou les mains, ou encore, ils étaient mordus ou coupés juste au-dessus de la nodosité et pelés en arrière.

Ces plantes herbacées étaient largement répandues en bouquets dans les fourrés de la végétation secondaire. Des restes de ces plantes pouvaient être découverts le long de traces laissées par les animaux et ce sur l'ensemble de l'aire d'étude, ce qui indique qu'elles formaient probablement un élément important de l'alimentation de base des chimpanzés nains.

LES AUTRES ALIMENTS

Les échantillons de fèces qui ont été analysés révèlent des restes d'espèces vertébrées et invertébrées. Les chimpanzés nains, tout comme les chimpanzés communs, se nourrissent aussi de larves de fourmis, de termites, de criquets, d'abeilles, de coléoptères, de mille-pattes géants, d'escargots, de vers de terre mais aussi de petits mammifères tels que des musaraignes ... et de la terre.

Concernant les termites, il est sûr qu'ils s'y attaquent dans le but de les manger vu le nombre important de termitières cassées qui ont été trouvées un peu partout sur les différents sites ainsi que les outils servant à les pêcher à même les galeries. Les termites sont portés en bouche soit par une prise fine entre le pouce et l'index, soit à l'aide de pailles et brindilles semi-flexibles qui sont introduites dans les orifices de la termitière et sur lesquelles les termites s'accrochent. Les auteurs ont également noté le caractère ludique de certains comportements autour des termitières lorsque celles-ci étaient détruites sans qu'il y ait un comportement alimentaire suivant cette destruction.

Concernant les vers de terre, on a trouvé à Yalosidi un grand nombre de surfaces creusées dans la forêt marécageuse par les chimpanzés nains. KANO (1982) appelle ces surfaces des "sites de bêchage". Ayant retrouvé des fragments de vers de terre dans plusieurs fèces de chimpanzés, il a associé les deux observations. Des indigènes ont également suggéré que les chimpanzés cherchaient des champignons appelés simokilo (*Langermannia fenzlii* ?). Cette explication pourrait être correcte puisque les sites de bêchage se trouvaient dans des endroits de la forêt où poussaient chaque fois les deux mêmes espèces d'arbres (*Gilbertiodendron dewevrei* et *Uapaca guineensis*). Or, tout le monde sait qu'un champignon est étroitement associé avec une ou quelques plantes spécifiques. Enfin, dernière hypothèse : les chimpanzés creuseraient la terre pour la manger. Ceci n'aurait rien d'étonnant puisque la géophagie a été observée souvent chez les chimpanzés communs (GOODALL, 1968; UEHARA, 1982).

En conclusion, la recherche alimentaire semble être influencée par la phénologie des arbres fruitiers principaux et l'abondance et la distribution des plantes herbacées. La dispersion de la nourriture influence également les mouvements des groupes sur le domaine vital. De même, la disponibilité en fruits détermine la taille des groupes : lorsque les fruits abondent, des petites unités sociales forment des groupes plus grands. La disponibilité en fruits se marque aussi dans les patrons de partage de la nourriture. Ce point sera abordé plus loin.

LES GROUPEMENTS

Les organisations sociales des grands singes présentent des différences précises. Ainsi, par exemple, la société des chimpanzés communs est flexible, celle des gorilles est cohésive, et celle des orang-outans est

composée d'individus solitaires. ITANI (1980) était d'avis que tous ces types sociaux provenaient en fait d'une société de type paire, composée d'un mâle, d'une femelle et de leur progéniture comme c'est le cas chez les gibbons.

Il est intéressant dès lors de voir comment s'articule la structure sociale des chimpanzés nains. Après avoir identifié des individus (travail laborieux qui consiste à différencier chaque sujet sur base d'une caractéristique physique parfois minime mais objectivable), il est possible de dresser une carte du site d'étude qui reprend les divers endroits où chaque individu a été rencontré avec son groupe de pairs. Puisque, comme chez les chimpanzés communs, tout individu s'associe avec n'importe quel autre membre du groupe auquel il appartient, mais jamais avec celui d'un autre groupe, il fut relativement simple de délimiter l'appartenance des individus à leur groupe respectif. Le plan de la **fig. 4** reprend les petites troupes qui appartiennent respectivement aux groupes E, B, P et K de la région de Wamba. (? = petite troupe non identifiée). Les chiffres indiquent le nombre de petites troupes rencontrées dans l'habitat naturel. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de rencontres dans les champs de canne à sucre (▲) ou dans l'aire artificielle de nourriture (●).

A partir de là, il fut possible de dresser une carte du domaine vital occupé par chaque groupe (**fig. 5**). Une telle carte ne peut être que schématique et établie pour une période donnée. On ne peut en effet prédire quels seront les mouvements futurs de chacun de ces groupes. Cependant, comme il a été dit plus haut, tout individu ne s'associant qu'avec des membres du groupe auquel il appartient (mises à part deux femelles adolescentes instables entre les groupes P et E), on peut donc admettre que ces groupes constituent des unités sociales définies et indépendantes.

Grosso modo, les nombres d'individus par groupes étaient les suivants : le groupe E comprenait 65 individus et occupait un domaine de 40 à 50 km², le groupe P 50 à 60 individus sur 50 km² et le groupe K de 90 à 120 membres sur \pm 60 km². Mis à part le groupe E pour lequel KANO (1982) est sûr qu'il comprend 65 membres, les estimations des autres groupes se basent surtout sur le nombre moyen d'individus que comprenaient les petites troupes rencontrées çà et là.

Ainsi chaque groupe [que d'autres auteurs nomment aussi "groupe unité" (NISHIDA, 1968), "communauté" (GOODALL, 1968) et "population régionale" (SUGIYAMA, 1968)] comprend des "troupes" qui sont des associations temporaires d'individus appartenant au même groupe.

LES DOMAINES VITAUX DES GROUPES

La **fig. 6** montre clairement que les domaines vitaux des différents groupes se chevauchent l'un l'autre. Dans ces aires de recouvrement se trouvait en général une nourriture abondante et les groupes se partageaient ces zones en les occupant à des moments différents.

Par exemple, la zone occupée par les groupes B et P était utilisée par B en haute saison des fruits et par P avant et après cette haute saison. Pendant ce temps, les membres du groupe E restaient dans leur aire exclusive au-dessus de la rivière **Lokuli** ou bien dans l'aire qu'ils partagent avec le groupe P.

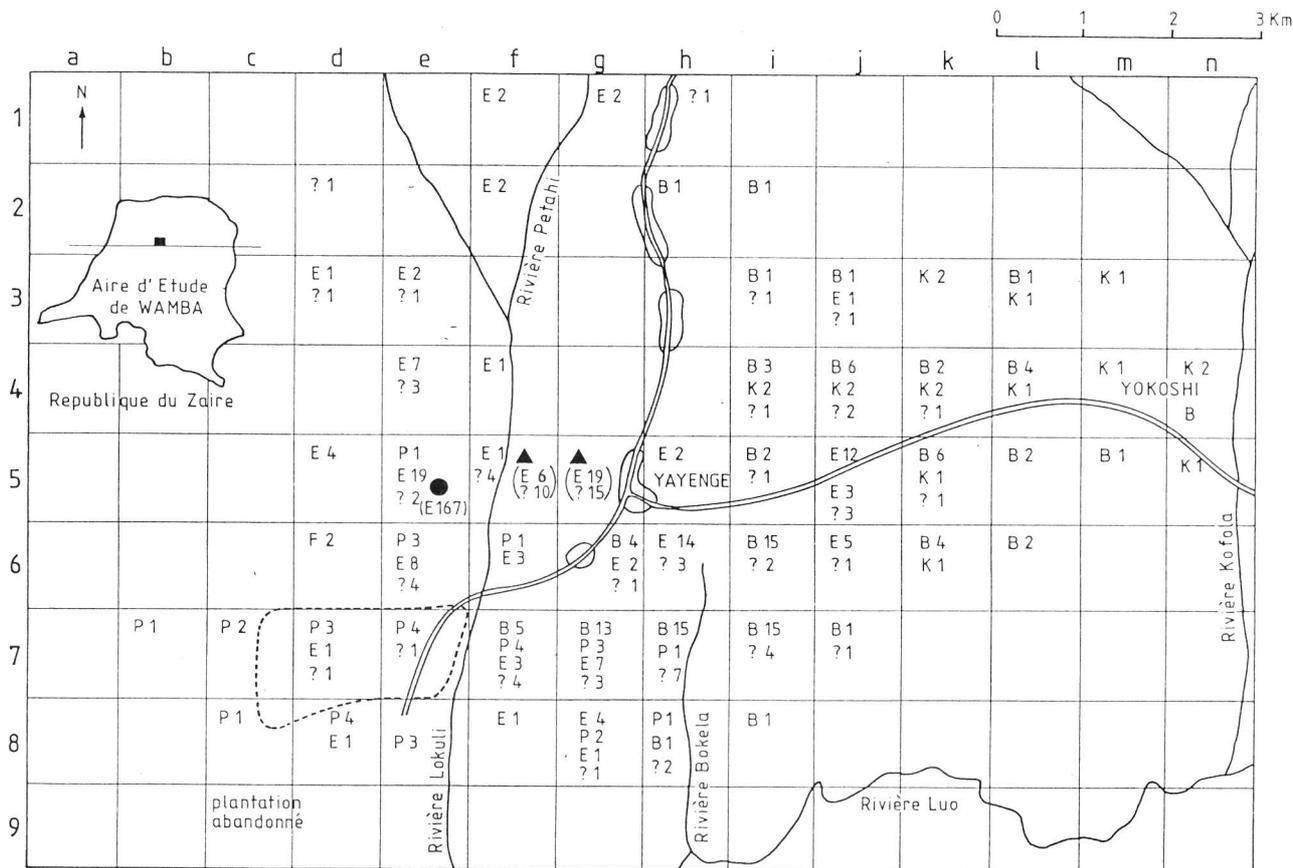


Fig. 4. Division du territoire de Wamba en sections d'1 km² et recensement des troupes appartenant à leur groupe respectif (E, B, P ou K) (d'après KANO, 1982).

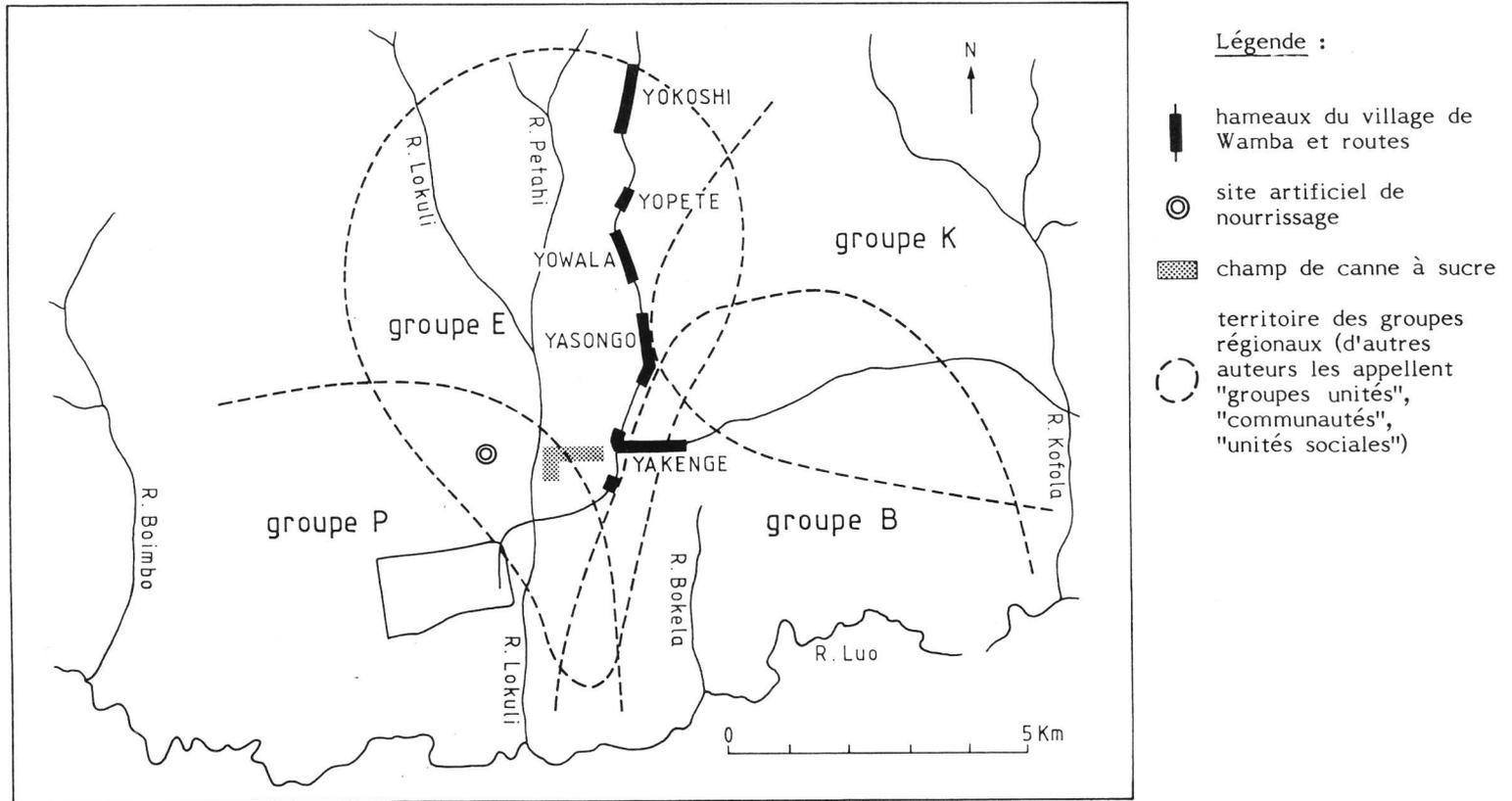


Fig. 5. L'aire d'étude de Wamba et les territoires des groupes régionaux (d'après KITAMURA, 1983).

	Mâle	Femelle (+ enfant)
Adultes	Kuma Yasu Ude Hachi Yubi Kake Ibo Kuro Ika Hata Kurodush Mopaya Koshi Hanajiro Masu Jesu'	Kame + E ₂ Sen Mitsu + E ₂ Halu + E ₁ Shiro + E ₁ Nami Chiyo + E ₂ Suzu + E ₁ Kagi + E ₁ Tale + E ₁ Aki + E ₁ Fuji + E ₁ Yuno + E ₂ Yasa + E ₁ Fuyu + E ₁ — Mayu Bihi Mugi Lan
Subadultes	Mon Futa Goro Koguma	
Juvéniles	Ten J-Fuyu J-Tale	J-Yasa Iku Junko J-Fuji

Fig. 6. Les membres du groupe E de Wamba (d'après KITAMURA, 1983).

D'autre part, les auteurs ont également remarqué que les groupes avec un effectif numérique supérieur avaient une priorité dans l'utilisation de ces aires de recouvrement. Deux exemples illustreront ceci :

1. Le groupe B qui se dirigeait vers le nord, vers une région riche en fruits du *Dialium*, dans la partie recouvrante entre B et K, prit conscience à un certain moment de la présence du groupe K qui était numériquement supérieur ... Ce qui fit changer le groupe B de direction.

2. Une relation dominant-dominé peut également être observée entre deux troupes. Une troupe du groupe E composée de 9 individus occupait le site artificiel de nourriture à Wamba. A un moment, un grand nombre de voix se firent entendre en provenance de l'ouest. Pendant tout le temps que cette autre troupe s'approchait, il y eut des échanges de cris entre les deux troupes. Celle qui se trouvait sur le site artificiel montrait une insécurité grandissante puis, tout à coup, elle se tut et disparut vers le nord-ouest. Juste après cette fuite, une vingtaine de chimpanzés débarquèrent sur le site du côté ouest. A ce moment, les auteurs ont pu identifier les individus comme membres du groupe P. Cette troupe descendit des arbres pour traverser le site et ses membres s'orientèrent ensuite vers le nord-est. Plus tard, la troupe du groupe E est revenue avec des membres supplémentaires...

Les chercheurs ont également observé des rencontres **intra**-groupes, c'est-à-dire entre des troupes appartenant au même groupe. Lorsque deux troupes du même groupe vont se rencontrer, l'excitation initiale est similaire à celle que l'on peut observer dans les rencontres **inter**-groupes. Cette excitation est caractérisée par des échanges de voix (des cris perçants) et par le fait que certains membres (surtout des mâles) courent dans la direction d'où proviennent les voix. Cependant, contrairement aux rencontres inter-groupes où l'évitement est de mise, les rencontres intra-groupes résultent inmanquablement en une fusion des deux troupes, et ce dans les dix minutes qui suivent le contact visuel.

Les échanges vocaux semblent donc être le facteur décisif pour déterminer si oui ou non la troupe qui s'approche appartient au même groupe mais également pour déterminer quelle est la troupe dominante.

LES TRANSFERTS INTER-GROUPES

Il arrive parfois que les individus appartenant à un groupe déterminé s'associent avec les membres d'un groupe voisin.

C'est ainsi que KANO (1982) a découvert deux femelles adolescentes qui se sont associées avec les membres de deux groupes voisins : l'une est passée du groupe P au groupe E; l'autre est passée à plusieurs reprises du groupe E au groupe P et inversement.

En général, ces transferts surviennent lorsqu'un groupe (ou une troupe d'un groupe "x") est "chassée" par un autre (ou une autre d'un groupe "y"). La jeune femelle reste alors toute seule en arrière des membres de sa troupe d'origine et se joint au groupe des nouveaux venus. Il semble que ces cas de transferts ne concernent que des jeunes femelles, l'affiliation des mâles et des femelles adultes apparaissant comme beaucoup plus stable.

LES TYPES DE TROUPES ET LEUR TAILLE

On vient de le voir, les troupes appartenant à un même groupe s'échangent variablement des membres par la fusion et la fission (voir plus loin). Toutefois, malgré ces échanges, presque toutes les troupes sont de type mixte, c'est-à-dire comprennent simultanément des individus de toutes les classes d'âge et de sexe.

La taille moyenne des troupes mixtes est de 19 membres (avec un écart allant de 5 à 37 membres). On a remarqué que malgré cette

variation dans le nombre d'individus composant la troupe mixte, il y avait toujours une proportion plus ou moins égale de mâles adultes, de femelles adultes et d'individus immatures. De plus, dans 98 % de ces groupes mixtes se trouvait au moins une femelle en oestrus et, en général, la proportion des femelles en oestrus s'approchait de 25 % du total des membres de la troupe. Cette mixité au niveau des troupes se reflète bien évidemment au niveau du groupe tout entier (fig. 6).

LA "SUBUNITE MATRIFOCALE"

Les chimpanzés pygmées immatures deviennent complètement indépendants à la fin de la période juvénile, c'est-à-dire à l'âge de 7 ans. Cependant, même pendant cette période, les mâles (immatures) restent en association étroite avec leur mère même après l'entrée dans l'adolescence et parfois jusqu'à un âge fort avancé (16 ans). Les jeunes femelles par contre rompent plus vite d'avec le lien maternel.

LES MODELES DE FUSION ET DE FISSION

Le groupe E de Wamba dont il a déjà été question plus haut pouvait être divisé en quatre sous-unités (ou sous-groupes ou troupes principales) en fonction de l'association étroite des membres principaux (on entend par là ceux qui ne passaient jamais dans une autre troupe et ce même temporairement). Ces quatre sous-unités - bien que voyageant chacune sur l'ensemble du domaine du groupe E - étaient cependant toutes (sauf une) plus attachées soit au nord, soit au centre ou encore au sud de ce domaine. La sous-unité restante qui n'était pas particulièrement attachée à l'une de ces trois régions circulait constamment de l'une à l'autre, visitant ainsi les trois autres sous-unités.

Cette sous-unité avait donc le rôle important d'unification et d'intégration de tout le groupe E. Certains auteurs l'ont en conséquence appelée la "troupe-noyau".

Lorsque cette troupe-noyau rencontrait une autre troupe (du même groupe), les mâles des deux troupes saisissaient l'occasion pour s'accoupler avec les femelles de la troupe rencontrée... bien qu'ils ne négligeaient pas pour autant les femelles de leur propre troupe. Après la rencontre, certains membres de la troupe-noyau restaient en compagnie de l'autre troupe alors que certains de cette dernière accompagnaient la troupe-noyau dans ses voyages.

CONCLUSIONS SUR LES GROUPEMENTS

Bien que la société des chimpanzés pygmées soit flexible, elle n'est cependant pas complètement ouverte mais établie sur des limites au niveau de la composition. La composition d'un groupe varie en effet de quelques dizaines de membres à plus d'une centaine. En ce sens, elle correspond à l'unité sociale des chimpanzés communs.

On distingue donc deux niveaux dans la structure sociale des chimpanzés nains :

- les **groupes** définis et limités tant sur le plan de la composition que sur celui du domaine occupé;
- les **troupes** qui sont des associations temporaires d'individus appartenant à un même groupe.

Entre les groupes, l'étanchéité n'est pas totale puisque les jeunes femelles adolescentes peuvent passer d'un groupe à l'autre. Toutefois, le maintien de l'unité du groupe et sa séparation d'avec les autres semblent assurés par les mâles et probablement les femelles adultes.

Chez les chimpanzés communs, on a pu observer des combats entre troupes de groupes différents (inter-groupes). Cela ne s'est jamais vu chez les chimpanzés nains où la fuite est très prisée par le groupe minoritaire, dominé. Toutefois, dans les rencontres intra-groupes, le comportement est identique chez les deux espèces.

Chez les chimpanzés nains, le rapport sociométrique sexuel est proche de 0,5 : cela signifie qu'il y a une femelle pour un mâle. Dans le cas des chimpanzés communs, le nombre de femelles est en général largement supérieur à celui des mâles. Des auteurs tels que NISHIDA et UEHARA ont émis l'hypothèse que ce déséquilibre proviendrait du plus haut niveau de mortalité des mâles dû principalement aux combats inter-groupes.

De façon très générale, les troupes des chimpanzés nains comptent beaucoup plus de membres que celles des chimpanzés communs.

Exemple :

Les chimpanzés communs à Gombe (Tanzanie) : les troupes de six membres et moins totalisaient 82 % des cas.

Les chimpanzés pygmées à Wamba : les troupes de six membres et plus totalisaient 94 % des troupes rencontrées.

Quant à la composition des troupes, celle des chimpanzés nains est mixte avec une proportion d'un mâle pour une femelle et, de plus, au moins un quart des membres de la troupe sont des femelles en oestrus. Ces troupes assurent donc autant les fonctions de reproduction que de maternage. Par opposition, les troupes des chimpanzés communs sont plus souvent monosexes que mixtes. En effet, les femelles qui ont une progéniture à charge sont soit isolées, soit dans des troupes de maternage. Quant à la "troupe-noyau", elle n'est constituée que de mâles chez les chimpanzés communs alors qu'elle est mixte chez les chimpanzés nains.

Du point de vue de la réceptivité, les femelles adolescentes des chimpanzés nains sont réceptives et attrayantes pour les mâles pendant une longue période de leur cycle sexuel. Quant aux mères, elles reprennent leur cycle au cours de l'année qui suit une naissance et sont également en oestrus pendant la plus grande partie de leur cycle. Il semble que cette haute capacité sexuelle des femelles s'est traduite par une forte union entre mâle et femelle, et donc par une tendance à former et maintenir des groupes mixtes.

Enfin, concernant les liens unissant la mère à sa progéniture, les comportements chez les chimpanzés pygmées sont inversés par rapport à ceux des chimpanzés communs.

Chez les chimpanzés pygmées :

- la jeune femelle rompt le lien maternel dès la maturité sexuelle;
- le jeune mâle reste auprès de sa mère parfois jusqu'à la fin de l'adolescence.

Chez les chimpanzés communs :

- la jeune femelle reste auprès de sa mère parfois même après avoir enfanté elle-même;
- le jeune mâle rejoint le cercle des mâles adultes vers l'âge de 12 ans.

LES COMPORTEMENTS SOCIAUX

Dans certains contextes, les chimpanzés exhibent des patrons comportementaux très différents de ceux des chimpanzés communs. L'étude de leurs interactions sociales révèle des liens d'attachement très forts entre mâles et femelles, ainsi qu'une haute sociabilité femelle par opposition aux chimpanzés communs où les liens forts unissent les mâles entre eux et où les femelles sont relativement non sociables.

LE PARTAGE DE NOURRITURE

Un partage de nourriture a lieu lorsqu'un individu possédant manifestement un aliment dans la main, le pied ou la bouche en transfère une partie ou l'entièreté à un autre individu sans antagonisme évident.

Le **fig. 7** montre qu'à Wamba (d'après KANO, 1980) la nourriture était distribuée par toutes les classes d'âge et de sexe à l'exception des enfants. Parmi les adultes, la nourriture était le plus souvent partagée dans l'ordre suivant :

1. entre femelles;
2. d'un mâle à une femelle;
3. entre mâles;
4. d'une femelle à un mâle.

Le partage de nourriture était habituellement précédé d'une variété de comportements de sollicitation. En général, les femelles sollicitaient plus fréquemment que ne le faisaient les mâles. Le "mendiant" pouvait soit :

- toucher de la main ou du pied le fruit si celui-ci était gros;
- mettre une main sur la bouche du possesseur juste après que celui-ci avait mis la nourriture en bouche;
- enfoncer les doigts dans la bouche du possesseur et en sortir la nourriture;
- tendre la main;
- placer la bouche sur le morceau de nourriture qui se trouvait dans la main du possesseur.

En général, le mendiant s'assied en face du possesseur et le fixe dans les yeux. Le possesseur pouvait alors donner une réponse négative par ces différents comportements :

- mordre la main tendue du mendiant (rejet hostile très rare);
- lui tourner le dos;
- cacher la nourriture;
- se déplacer et aller plus loin avec la nourriture;
- si le mendiant était un enfant, tenir son bras ou sa tête afin de le neutraliser.

Lorsqu'il donnait une réponse positive, le possesseur cassait un morceau, le tendait ou le laissait prendre par le mendiant. Toutefois, un tel partage positif était tout à fait exceptionnel. La nourriture était généralement partagée à "contre-cœur" mais sans pour autant susciter une grande hostilité.

Tout individu qui parvenait à obtenir un gros fruit rare et apprécié était directement entouré par un cercle de mendiants qui le fixaient dans les yeux et dont les mains se tendaient vers lui ou vers le bien convoité. Parfois, le fruit était passé en "tournée" mais le plus souvent, l'individu harcelé de toute part cassait un bout du fruit et laissait le reste aux autres pour qu'ils se le partagent.

Puisque la canne à sucre devait être pelée avant de pouvoir être mangée, c'étaient les jeunes chimpanzés qui sollicitaient le plus des cannes pelées de leur propre mère ou des autres femelles adultes.

Donneur \ Receveur	Mâle adulte	Femelle adulte	Adolescent	Juvénile	Enfant	Non identifié	Total
(a) Premier groupe de prises alimentaires							
Mâle adulte	7	15	6	1		1	30
Femelle adulte	3	52					59
Adolescent		1					1
Juvénile							
Enfant							
Total partiel	10	68	6	5		1	90
(b) Second groupe de prises alimentaires							
Mâle adulte	1	7	8	3			19
Femelle adulte	2	2	24	31	5		64
Adolescent				1			1
Juvénile		2					2
Enfant							
Total partiel	3	11	32	35	5		86
(c) Troisième groupe de prises alimentaires							
Mâle adulte				1			1
Femelle adulte				50	34		84
Adolescent							
Juvénile							
Enfant							
Total partiel				51	34		85
(d) Total							
Mâle adulte	8	22	14	5		1	50
Femelle adulte	5	54	24	85	39		207
Adolescent		1		1			2
Juvénile		2					2
Enfant							
Total	13	79	38	91	39	1	261

Fig. 7. Interactions de partage de nourriture à Wamba (d'après KANO, 1980).

(a) = plantes difficilement trouvables et hautement appréciées.

(b) = canne à sucre : difficile à manipuler.

(c) = plantes qui ne sont ni difficiles à obtenir, ni difficiles à manipuler.

Nous concluerons en suggérant que le partage de nourriture chez les adultes n'est pas uniquement un comportement amical mais que ce comportement semble s'inscrire dans un ensemble de dépendances mutuelles. Entre la mère et sa progéniture, l'échange est décontracté mais entre adultes, les hurlements et les grimaces du mendiant et du possesseur indiquent une tension évidente. Toutefois, ce comportement présente plus d'aspects amicaux qu'antagonistes. Ainsi, on peut conclure que les femelles ont entre elles plus d'affinités que les mâles entre eux.

L'EPOUILLAGE SOCIAL

L'épouillage social débute généralement immédiatement après l'entrée dans la période de repos qui suit la phase de nutrition. L'épouillage commence lorsqu'un individu s'approche d'un autre individu, mais celui qui approche peut devenir soit l'épouilleur, soit l'épouillé. De toute façon, au cours de la même séance d'épouillage, les deux partenaires remplissent les deux rôles.

Parmi les adultes, l'épouillage entre mâle et femelle est le plus fréquent, suivi par l'épouillage entre femelles (**fig. 8**). Il faut noter que les épouillages entre mâles adultes sont rares (les auteurs en ont relevé à Wamba mais aucun à Yalosidi). Les épouillages entre la mère et son rejeton sont nombreux mais de courte durée (de 1 à 6 minutes), alors que l'épouillage entre adultes dure de 6 à 20 minutes, pouvant parfois se prolonger jusqu'à 40 minutes et plus. Les épouillages les plus longs concernaient les dyades mixtes (1 mâle et 1 femelle). Ceci peut signifier que l'épouillage joue un rôle important dans la sociabilité adulte.

Classe d'âge et de sexe	A Fréquence des séances d'épouillage (%)	B Fréquence totale des "reprises" (%)	C Durée en minutes de l'épouillage (%)	C/A	B/A
(Adulte-adulte)					
MA-MA	19 (6)	76 (9)	485 (12)	26	4,0
MA-FA	84 (29)	372 (46)	1922 (48)	23	4,4
FA-FA	32 (18)	149 (18)	839 (21)	16	2,9
(Adulte-immature)					
MA-AD	4 (1)	6 (1)	17 (0)	4	1,5
MA-JE	24 (8)	25 (3)	93 (2)	4	1,0
FA-AD	7 (2)	40 (5)	131 (3)	19	5,7
FA-JE	102 (35)	143 (18)	532 (13)	5	1,4
(Immature-immature)					
AD-AD	- (-)	- (-)	- (-)	-	-
AD-JE	3 (1)	5 (1)	26 (1)	9	1,7
JE-JE	- (-)	- (-)	- (-)	-	-
Total	295 (100)	816 (101)	4045 (100)		

Fig. 8. Interactions d'épouillage à Wamba (d'après KANO, 1980).

Enfin, il faut mentionner qu'aucun épouillage n'a été observé dans le contexte de la parade amoureuse, pas plus d'ailleurs que des contextes de "salutation" (de rencontre). L'épouillage n'est donc pas coloré sexuellement et ne recèle aucune tension entre les partenaires. L'épouillage social peut donc être considéré comme un comportement social entièrement amical apparaissant dans des conditions et des situations paisibles de relaxation. C'est pourquoi, il est sans doute le meilleur indice des affinités inter-individuelles. Ainsi, l'affinité est la plus grande entre les mâles et femelles puis entre femelles. Cet ordre est inversé chez les chimpanzés communs.

LES FROTTEMENTS GENITAUX ENTRE FEMELLES

Un patron comportemental propre aux chimpanzés nains est ce que les auteurs ont appelé "génétaux rubbing" et que nous pouvons traduire par "frottements ou frictions des organes génitaux".

Ce comportement était amorcé et accompli de la manière suivante : une femelle A s'approche d'une femelle B, se tient debout ou s'assied près d'elle et cherche à la fixer dans les yeux. Si B ne donne aucun signe de réponse, A peut attirer l'attention en touchant de la main ou du pied la jambe ou le pied de B. B peut alors répondre par un petit geste tel que se retourner pour rencontrer le regard de A. Ensuite, chacune d'elle peut inviter l'autre en tombant sur le dos ou en se pendant à une branche. Elles s'étreignent face à face et commencent à se frotter mutuellement les parties génitales (probablement le clitoris) de façon rythmique et rapide en mouvant leur bassin latéralement.

Les frottements génitaux durent en général de quelques secondes à une vingtaine de secondes. En de rares occasions, ils peuvent durer plus d'une minute. Ce comportement se déroulait normalement dans le silence. Parfois, il y avait quelques vocalisations qui ressemblaient aux cris émis lors de l'accouplement. Aucun signe de relation de dominance n'était enregistré. Les participantes ne montraient habituellement pas d'expressions, de postures ou de gestes de combat (fig. 9).

	Nombre de cas observés	(%)
Toutes les deux en oestrus *	17	(35)
L'une en oestrus; l'autre non	16	(33)
L'une en oestrus; l'autre non-identifiée	1	(2)
L'une hors oestrus; l'autre non-identifiée	4	(8)
Les deux hors oestrus	11	(22)
Total	49	(100)

* Une femelle montrant une tumescence maximale était considérée comme étant en oestrus.

Fig. 9. Etat sexuel des femelles participant à des frottements d'organes génitaux externes à Wamba (d'après KANO, 1980).

Toutes les fois où ce comportement a été observé, seules des femelles étaient concernées. La majorité des cas mettait en scène des femelles en oestrus avec des gonflements génitaux apparents. Parfois cependant, aucune des deux partenaires n'était en oestrus. Cette observation suggère que ce comportement n'apparaît donc pas exclusivement dans un contexte sexuel, mais qu'il possède quelque autre signification ou utilité sociale.

Les frottements génitaux étaient plus fréquemment observés durant les périodes de nutrition, spécialement dans les cinq minutes suivant l'arrivée d'une femelle dans un arbre fruitier déjà occupé par d'autres individus (fig. 10). Dans les troupes de "mendiants", les femelles ont aussi été observées assez souvent frottant leurs organes génitaux. Lorsqu'une nouvelle femelle se joignait au groupe de sollicitants, elle invitait ou était invitée à frotter ses organes génitaux externes avec plusieurs femelles d'affilée.

Activités du groupe	Nombre de frottements génitaux observés	
Nutrition	49	dont 18 endéans les 5 minutes 8 entre 5 et 10 4 entre 10 et 20 1 au-delà de 20 18 dans un cercle de "mendiants"
Déplacements	2	[après arrivée dans un arbre fruitier
Repos	2	
Non enregistré	2	
Total	55	

Fig. 10. Situations dans lesquelles apparaissent les frottements d'organes génitaux externes chez les femelles à Wamba (d'après KANO, 1980).

Dans les situations où ce comportement fut observé, les individus étaient anormalement serrés, entassés et la tension inter-individuelle devait être plus élevée que la normale. L'entassement était plus intense dans les groupes de sollicitants, dans lesquels les distances inter-individuelles étaient réduites jusqu'au contact physique. Le frottement des organes génitaux avait peut-être l'effet de diminuer la tension causée par l'encaquement des individus. Cette hypothèse émise par KANO (1980) devrait être vérifiée car on peut se demander comment une excitation sexuelle créant une tension pourrait diminuer une tension existant à cause d'une proximité trop grande entre les individus. Si on peut prouver que les protagonistes atteignent l'orgasme à l'issue de ce comportement, l'hypothèse de KANO pourrait être exacte. Ainsi, selon KANO, ce comportement peut être considéré comme une forme de comportement de "salutation" ou de reconnaissance plutôt que comme un comportement (strictement ?) éroticosexuel. Le fait que ce comportement soit très rare durant les périodes de repos et de déplacement (où les distances entre les individus peuvent être ajustées à volonté et où la tension était donc minimale) pourrait corroborer la supposition de l'auteur.

LA MONTE ET LE CONTACT CROUPIER ("RUMP CONTACT") ENTRE MALES

Ces deux comportements survenaient de la façon décrite ci-dessous : tout à coup, un mâle A fonce sur un mâle B ... qui s'enfuit en poussant des cris perçants. Si B réussit dans sa fuite, plus rien ne survient après. Cependant, si A rattrape B, ce dernier se couche ventralement tandis que A l'étreint par derrière : il s'agit de "la monte". Autre possibilité si B se fait attrapper : A place sa région anale contre celle de B. Il s'agit alors du "contact croupier". Dans ce cas, B continue souvent de crier tandis que A est silencieux. Occasionnellement, l'un des individus ou les deux se poussent rapidement avec force ... sinon, ils restent "gelés" dans cette position pendant 10 à 20 secondes (l'écart allant de quelques secondes à peine jusqu'à une centaine de secondes). Lorsque cela prend fin, B s'en va à grands pas, sans courir, alors que A reste au même endroit. Pendant et après cette interaction, le pénis de A peut être en érection.

Proportionnellement, il y a environ quatre fois plus de "montes" que de "contacts croupiers". Ces deux comportements ont été le plus souvent observés durant l'alimentation. L'entrée prudente d'un mâle dans un arbre fruitier était souvent suivie d'une attaque de l'un des occupants. La monte ou le contact croupier avait pour effet immédiat de calmer l'attaquant. Quelques cas ont été observés durant des phases de repos ou de déplacement et certains le matin, lorsque les mâles en rencontraient d'autres pour la première fois.

Ainsi, monte et contact croupier peuvent être considérés comme relevant du registre d'apaisement entre les mâles et correspondent aux frottements des organes génitaux chez les femelles. On pourrait toutefois faire la même remarque concernant le "soulagement d'une tension par une autre tension". Il existe cependant une différence majeure : alors que le frottement des organes génitaux n'est pas associé à des relations du type "dominance-subordination", la monte et le contact croupier mâle le sont très nettement.

L'ACCOUPEMENT

Les accouplements apparaissent dans tous les contextes de l'activité de groupe : alimentation, repos, déplacements.

Les chimpanzés nains ont deux positions d'accouplement : dorso-ventrale et ventro-ventrale. Toutefois, la position dorso-ventrale est utilisée deux fois plus souvent que la seconde.

Dans le cas de la position dorso-ventrale, la femelle s'approche du mâle à reculons tout en présentant ses organes génitaux. La femelle se tient sur les quatre pattes, couchée sur le ventre ou encore assise tandis que le mâle se tient sur les deux pattes postérieures ou est également assis.

Dans le cas de la position ventro-ventrale, la femelle s'assied devant le mâle et le fixe dans les yeux. Lorsque le mâle répond à son invitation, elle tombe sur le dos et élève les fesses afin de présenter ses organes génitaux. Ce type d'accouplement se passait en général sur le sol. Lorsqu'ils copulaient ventro-ventralement dans un arbre, un des partenaires ou les deux se supportaient en s'agrippant à des branches situées au-dessus de leur tête.

Les accouplements ne duraient en moyenne que de 15 à 20 secondes et s'accompagnaient, dans la moitié des cas, de cris perçants émis par la femelle. Après l'accouplement, les mâles restaient sur place tandis que les femelles soit restaient aussi au même endroit, soit se déplaçaient sur une courte distance, soit s'enfuyaient très loin (jeunes femelles).

Des individus immatures (juvéniles et enfants) sont aussi impliqués dans des accouplements. Dans tous les cas, le partenaire de l'accouplement était un adulte. Lorsque l'individu immature est une femelle, l'intromission du pénis n'a pas lieu et lorsque l'individu immature est un mâle, l'intromission a lieu mais la femelle adulte n'émet jamais les cris caractéristiques de l'accouplement.

Certains accouplements semblaient avoir une signification qui n'était pas simplement la reproduction. On a en effet observé des femelles se présenter et s'accoupler avec des mâles qui possédaient des fruits. Les femelles restaient près d'eux après l'accouplement et commençaient à mendier ... elles étaient immédiatement récompensées. Ces femelles avaient manifestement une plus grande priorité sur la nourriture que les autres femelles hors-oestrus qui se trouvaient également présentes dans le groupe des mendiants. Il est clair que de tels accouplements avaient l'effet de flatter et d'apaiser les mâles. Ainsi, l'accouplement peut fonctionner dans certains contextes comme une sorte de comportement de "complimentation" entre les femelles et les mâles, comme la contrepartie des frottements génitaux entre femelles et des montes ou contacts croupiers entre mâles.

CONCLUSIONS SUR LES COMPORTEMENTS SOCIAUX

Au delà des ressemblances, les *Pan paniscus* exhibent dans de nombreux cas des traits comportementaux qui les distinguent de leurs proches parents : les *Pan troglodytes*.

Chez les chimpanzés nains, le partage de nourriture apparaît dans toutes les classes d'âge et de sexe, comme c'est aussi le cas chez les chimpanzés communs. Ce partage semble affecter les relations inter-individuelles de plusieurs façons mais des études plus systématiques et détaillées devraient être menées afin de comprendre ses fonctions sociales et son importance spécifique. Les patrons de distribution de nourriture entre les mères et leur progéniture sont, dans l'ensemble, les mêmes chez les deux espèces, bien que les mères des chimpanzés pygmées semblent partager leur nourriture de façon moins sélective que les mères chez les chimpanzés communs. Des différences claires entre les deux espèces ont été observées quant à la distribution entre les adultes. Chez les chimpanzés communs de Gombe (Tanzanie), la direction du transfert de nourriture se faisait surtout des mâles adultes vers les femelles adultes (Mc GREW, 1975). Une observation similaire fut relatée pour les chimpanzés communs de Kasoge (NISHIDA, 1970, 1977). Par contre, chez les chimpanzés nains de Wamba, les donneurs les plus fréquents étaient des femelles. La fréquence des partages de nourriture entre femelles adultes dépassait la fréquence observée entre mâles et femelles adultes ou entre mâles. Si l'on ne considère que les partages entre mâles et femelles, les tendances étaient les mêmes que chez les chimpanzés communs à savoir que les mâles adultes donnaient de la nourriture aux femelles plus souvent que l'inverse.

L'épouillage social chez les chimpanzés communs adultes est plus fréquent entre mâles, ensuite entre mâles et femelles et enfin entre femelles (SUGIYAMA, 1969; NISHIDA, 1970, 1977). Au contraire, les chimpanzés nains s'épouillent plus souvent entre mâles et femelles puis entre femelles et enfin entre mâles.

Parmi les patrons de "salutation" ("greeting behavior"), tous ceux qui semblent avoir pour origine le comportement d'accouplement sont différenciés par la classe sexuelle. Les "frottements d'organes génitaux" apparaissent exclusivement entre femelles; la "monte" et le "contact croupier" entre mâles; et l'accouplement entre mâles et femelles. Quelques accouplements peuvent apparaître dans le contexte de mendicité.

Les auteurs s'accordent pour conclure que les femelles des chimpanzés pygmées sont hautement sociables. En effet, elles interagissent avec les mâles ou avec d'autres femelles plus souvent que ne le font les mâles. Les seules exceptions à cette généralisation sont les interactions agressives qui concernent plus souvent les mâles adultes. Les chimpanzés pygmées femelles se démarquent donc nettement des chimpanzés communs chez qui les femelles sont plutôt farouches.

De nombreuses observations de terrain indiquent que les femelles des chimpanzés communs ayant une progéniture à charge sont mises hors cycle sexuel (ITANI, 1972). Elles s'associent rarement avec des non-parents et voyagent en petites "bandes maternelles" à l'intérieur d'une petite portion du domaine vital, tandis que les femelles cyclées se déplacent sur une vaste région en compagnie des mâles adultes (SUSUKI, 1976; WRANGHAM, 1979). Les chimpanzés pygmées femelles se dispersent rarement en groupes maternels. Au contraire, elles s'associent avec d'autres femelles cyclées et particulièrement avec des mâles adultes. Ceci suggère évidemment que les femelles des chimpanzés nains ont une période d'oestrus plus longue et recommencent à être réglées plus tôt après une naissance que les femelles des chimpanzés communs. De ce point de vue, les femelles des chimpanzés nains semblent être plus proches des femelles des humains que les femelles des chimpanzés communs. Des périodes oestrales prolongées peuvent être un des traits primitifs de la lignée Hominidés-Pongidés.



Chimpanzé nain *Pan paniscus* de sexe féminin élevé à Mabali en 1952-60.
Photo J. MOUREAU