

L'écologie sociale des chimpanzés

UNIVERSITÉ DE LILLE 1
NEUROSCIENCES-ENSEIGNEMENT
Bâtiment SN4.1
F-59655 VILLENEUVE D'ASCQ Cedex
Tél. 03 20 43 40 82 - Fax 03 20 43 46 02

La plupart des chercheurs ont approché et étudié les chimpanzés en liberté en leur offrant de la nourriture, ce qui modifie leur comportement social. L'étude en l'absence de tout approvisionnement, de ces grands singes montre que leur structure sociale n'est comparable qu'à celle des humains.

par Michael Ghiglieri

Les sociologues ont remarqué que parmi les espèces de mammifères étudiées avec soin, les chimpanzés ont une organisation sociale à part. Chaque communauté regroupe 50 individus ou plus, et occupe un territoire dont les autres mâles sont exclus. À l'intérieur de leur domaine les membres du groupe se déplacent constamment à la recherche de fruits et d'autres types de nourriture. Lorsque les fruits sont rares, les chimpanzés délaissent parfois leur communauté et poursuivent leur quête individuellement. En période d'abondance, ils ont tendance à se regrouper pour se nourrir, copuler, s'épouiller mutuellement, et se reposer. Or cette forme d'organisation, de type « fusion-fission », dans laquelle les communautés se fragmentent puis se rassemblent périodiquement est très rare chez les animaux sociaux.

Une autre caractéristique des groupes de chimpanzés est plus rare encore : les femelles sont exogames, c'est-à-dire qu'elles recherchent leurs partenaires sexuels hors de leur communauté. Lorsqu'elles atteignent leur maturité sexuelle, elles émigrent vers le territoire d'un autre groupe pour se reproduire, alors que les mâles restent, leur vie durant, dans leur domaine d'origine. Parvenus à l'âge adulte, ils participent avec d'autres mâles à la surveillance des frontières du domaine et engendrent la génération suivante. L'exogamie des femelles entraîne des différences génétiques entre les sexes : les mâles d'un même groupe sont tous étroitement apparentés tandis que les femelles ne le sont pas nécessairement.

Cette distinction entre des mâles étroitement apparentés et des femelles non apparentées au sein d'une même communauté nous renseigne sur l'évolution passée des chimpanzés et des êtres humains. Les chimpanzés sont les seuls

animaux présentant à la fois la structure sociale de fusion-fission, la territorialité et l'exogamie des femelles. Selon certaines recherches anthropologiques, cette forme d'organisation serait caractéristique des sociétés humaines du type « chasseurs-cueilleurs ». Les chimpanzés sont aussi les plus proches « cousins génétiques » de l'homme, puisque la structure de leur molécule d'ADN ne diffère que de 1,2 pour cent de celui de l'être humain. Aussi, l'étude des mécanismes évolutifs qui ont façonné la structure sociale des chimpanzés pourrait nous renseigner sur l'évolution des sociétés humaines de chasseurs-cueilleurs.

Les sociétés de chimpanzés en liberté

Si de nombreux travaux ont déjà porté sur les chimpanzés, ce n'est que très récemment que mes études de terrain et celles d'autres scientifiques ont apporté des informations détaillées sur l'organisation des sociétés de chimpanzés en liberté. Cette lenteur des recherches s'explique en partie par le caractère timide et sauvage des chimpanzés, qui s'enfuient dès qu'ils détectent une présence humaine. Longtemps, les chercheurs ont contourné cette difficulté en leur offrant de la nourriture, généralement du sucre de canne ou des bananes ; c'est le cas de deux importantes études à long terme, effectuées sur la rive Est du lac Tanganyika par Jane Goodall et ses collègues, dans le parc national de Gombe, ainsi que Toshisada Nishida et ses collègues de l'Université de Tokyo, dans les montagnes de Mahale. Ces études menées sans interruption pendant plus de 20 ans ont fourni des informations capitales sur le comportement des chim-

panzés, ainsi que des hypothèses séduisantes sur leur structure sociale et leur évolution.

Malheureusement ces travaux ne permettent pas d'analyser complètement la société des chimpanzés : s'il est plus facile d'approcher ces animaux en leur fournissant une nourriture abondante, on sait que ce procédé modifie leurs relations avec leur environnement ainsi que leurs interactions sociales. Ces distorsions ne sont pas, en elles-mêmes, dépourvues d'intérêt, mais si l'on veut étudier l'organisation normale des chimpanzés, il faut s'abstenir de les approvisionner. C'est dans cette intention que j'ai entrepris une étude qui a duré deux ans dans la réserve forestière de Kibale, à l'Ouest de l'Ouganda. Pour habituer les chimpanzés à ma présence, j'apparaissais régulièrement en divers points où la nourriture était naturellement disponible.

La partie centrale de cette réserve forestière a été peu affectée par la présence humaine. Elle constitue donc un excellent site pour l'observation de *Pan troglodytes schweinfurthii*, une sous-espèce de chimpanzés à longs poils de l'Est africain. Ma zone d'étude était Ngogo, au centre de la réserve. Thomas Struhsaker et William Freeland, de la Société zoologique de New York, y avaient entrepris, en 1977, des recherches sur trois espèces de singes : les Colobes bais, les Cercocèbes à collier blanc et les petits Cercopithecques (*C. ascanius*). Ces chercheurs avaient construit un réseau de pistes, pour observer les singes et mesurer les distances qu'ils parcourent à l'intérieur d'une zone d'environ six kilomètres carrés ; cette infrastructure a été précieuse pour une étude quantitative sur les chimpanzés de Ngogo ; je l'ai utilisée à mon tour, en agrandissant sa superficie dans tous les endroits où il le fallait.

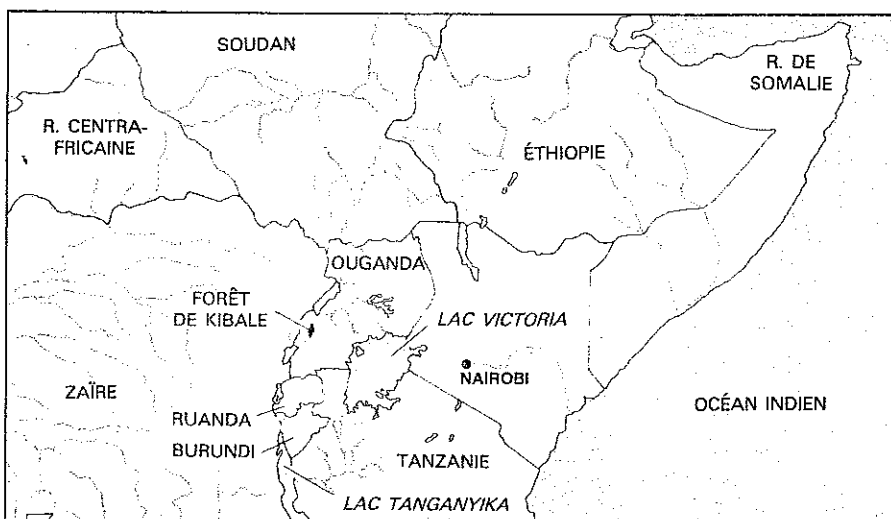
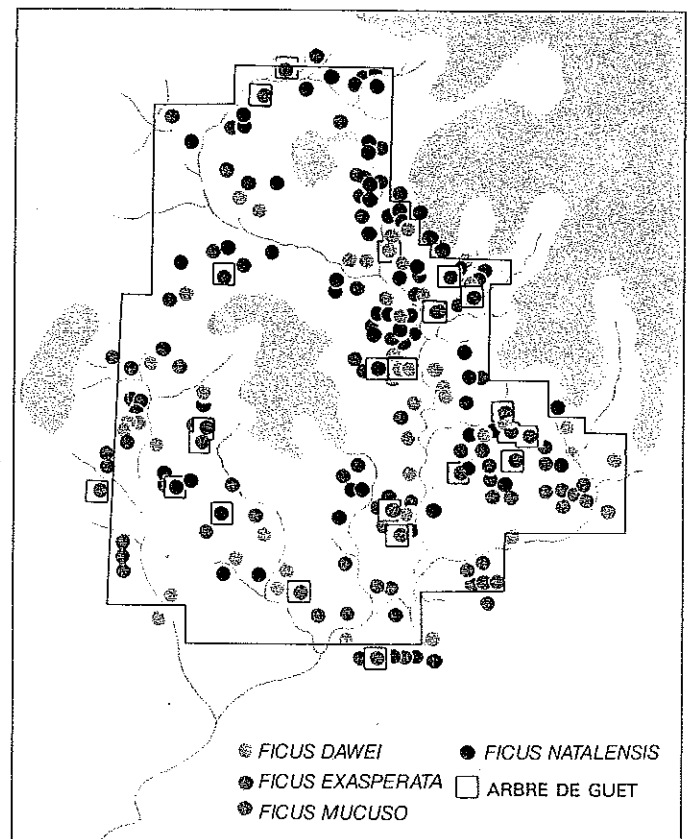
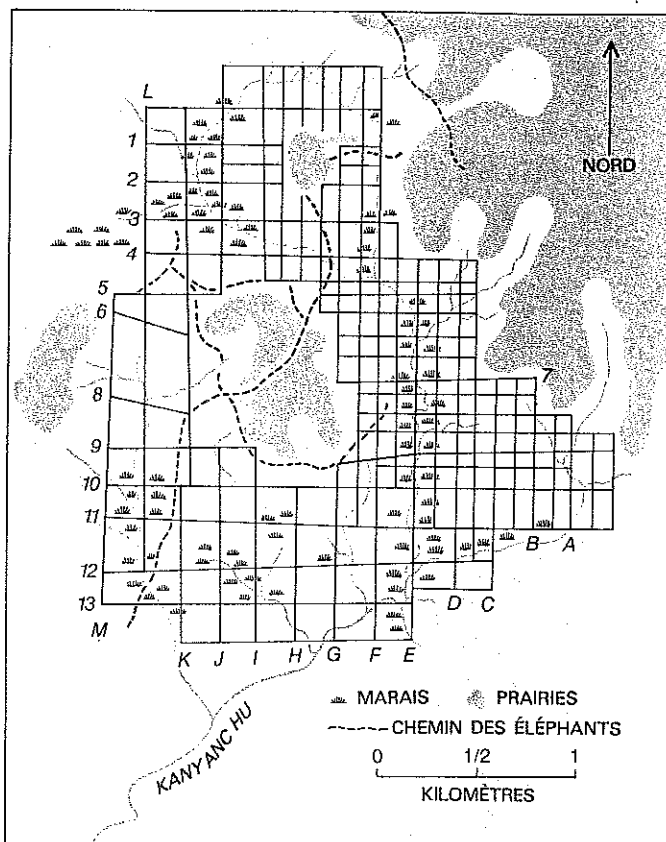
pour observer les activités quotidiennes de la communauté de 55 chimpanzés.

Pour comprendre l'écologie sociale d'un groupe d'animaux, il faut identifier les bases de leurs ressources et observer comment le groupe les exploite. Les fruits constituent la base alimentaire des chimpanzés : ceux de Ngogo consacrent 78 pour cent du temps qu'ils passent à s'alimenter à la consommation de fruits ou de graines. Cette moyenne a été également observée dans d'autres sites, mais le pourcentage est très variable et, au voisinage des frontières de leur aire géographique de répartition, peut être très nettement inférieur. Les chimpanzés mangent également des insectes

et chassent certains mammifères, dont des petits singes ; ils consomment également différentes parties des végétaux : écorce, moelle, fleurs des arbres et jeunes pousses. Ce sont toutefois les fruits qu'ils préfèrent : les singes de Ngogo en cueillent des dizaines de sortes, notamment plusieurs espèces de figues sauvages, riches en protéines.

Cette consommation prioritaire de fruits et la dispersion spatiale et temporelle des espèces d'arbres, imposent des contraintes sur la structure sociale. Sur les 10 à 30 kilomètres carrés que couvre le territoire des chimpanzés, il existe plus de 100 espèces d'arbres, dont seulement un quart produisent des fruits

comestibles. À Ngogo, l'analyse de la répartition des 12 principaux éléments de l'alimentation a montré que les chimpanzés recherchent surtout les espèces rares qui poussent en îlots, plutôt que celles disséminées uniformément. La découverte d'une telle « oasis fruitière » ne garantit pas une nourriture suffisante car la fructification des arbres tropicaux est irrégulière : certains produisent des fruits à des moments imprévisibles, tandis que d'autres, comme les figuiers sauvages, fructifient deux fois par an, mais à des périodes très variables. À l'intérieur d'un territoire, les fruits d'une certaine espèce mûrissent et disparaissent en



2. LA FORÊT DE KIBALE fait partie de la forêt équatoriale humide de l'Est africain (à gauche). Plusieurs études à long terme sur les chimpanzés ont été réalisées sur la rive Est du lac Tanganyika. L'auteur a effectué ses recherches dans une zone de la forêt de Kibale appelée Ngogo, où réside un groupe d'environ 55 chimpanzés. Pour les observer, il a utilisé un quadrillage de pistes (en haut et à gauche). Parmi les 13 espèces de figuiers sauvages poussant à Ngogo, les quatre principales se regroupent en agrégats (en haut et à droite). Les arbres inscrits dans des carrés sont les « arbres de guet », d'où l'auteur observait le comportement des primates lors de la collecte des fruits. La répartition inégale des arbres fruitiers dans la forêt et l'irrégularité des périodes de fructification, font que la quantité de fruits disponible est très variable ; ce phénomène a de profondes répercussions sur l'organisation sociale des chimpanzés.

quelques jours seulement. La quantité totale de fruits comestibles varie ainsi d'un facteur huit entre la saison sèche et la saison humide.

La compétition entre singes

Les chimpanzés ne sont pas les seuls animaux à rechercher ces denrées périssables au sommet des arbres. Pendant les heures du jour, j'ai souvent vu les chimpanzés de Ngogo disputer leur nourriture aux oiseaux et aux différents singes. La compétition était particulièrement rude avec les sept autres espèces de singes qui, d'après mes calculs, sont environ 200 fois plus nombreux que les chimpanzés. Bien qu'aucun de ces singes ne soit aussi frugivore que le chimpanzé, toutes ces espèces se trouvent au moins partiellement en compétition. Lors de ces confrontations sur les arbres fruitiers, les chimpanzés parvenaient souvent à chasser tous les singes à l'exception des Colobes bais ; ils devaient même souvent s'enfuir devant les attaques en règle d'un grand nombre de mâles de cette espèce. La supériorité de ces singes provient en partie de leur plus grande agilité dans les arbres : on a vu des chimpanzés mâles tomber et se blesser grièvement, voire mortellement. Ceci explique qu'ils battent en retraite devant les Colobes bais lorsqu'ils se trouvent en haut des arbres, alors qu'il les chassent et les tuent, tout comme les autres espèces, lorsqu'ils les surprennent au sol ou sur les branches basses.

Les chimpanzés doivent donc devancer des concurrents beaucoup plus nombreux pour trouver une nourriture rare et périssable. Au cours de l'évolution, ils se sont adaptés à survivre individuellement et collectivement à ces conditions précaires grâce à leur intelligence, considérée comme un de leurs avantages évolutifs : des expériences en laboratoire ont montré qu'ils sont capables de prouesses étonnantes pour obtenir leur nourriture, par exemple apprendre des tâches grâce à leur perspicacité et leur connaissance de l'arithmétique. Ces travaux ont également révélé qu'ils font preuve de discrimination, qu'ils savent communiquer au moyen de symboles, établir à l'avance un itinéraire de collecte de nourriture et indiquer à des congénères l'emplacement d'une cachette de nourriture.

Parmi les différentes formes de l'intelligence des chimpanzés, leur sens aigu des relations spatiales et leur mémoire précise de ces relations sont un atout très précieux pour la collecte de nourriture. Richard Wrangham, de l'Université du Wisconsin, qui a étudié les chimpanzés à Gombe, a remarqué qu'ils sont également « d'excellents botanistes ». Ils savent reconnaître un certain type de plante porteuse de fruits parmi toutes les plantes environnantes,

et recherchent systématiquement les plantes de cette sorte, pour constituer ensuite leur stock de fruits mûrs. Les chimpanzés surpassent les autres singes dans tous les tests d'intelligence et sont incontestablement plus efficaces pour trouver des fruits. De plus, ils se déplacent aussi au sol, ce qui leur donne une plus grande mobilité que les singes arboricoles, et leur permet de rechercher leur nourriture sur une beaucoup plus grande surface.

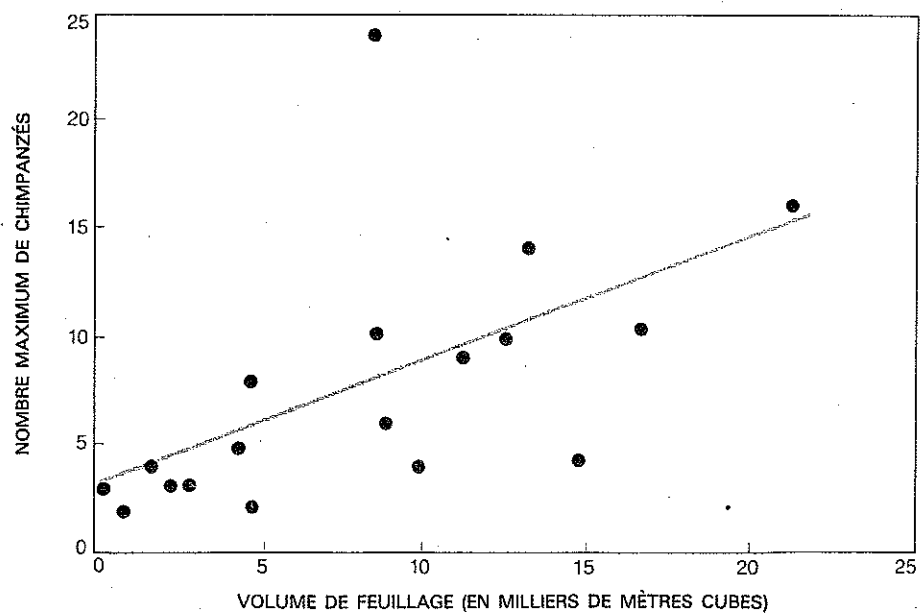
Grâce à ses aptitudes physiques et mentales, un chimpanzé seul peut assurer sa survie malgré la concurrence des autres espèces. La souplesse de la structure sociale de fusion-fission est primordiale, car la plupart des agrégats d'arbres fruitiers ne suffisent pas isolément pour ravitailler le groupe des 55 chimpanzés de Ngogo : ces animaux doivent donc se répartir en petits groupes, car il est peu probable qu'un seul massif d'arbres fruitiers puisse les nourrir tous. Le nombre moyen d'arbres qu'il faut explorer est proportionnel à la taille du groupe : pour nourrir 30 adultes avec des arbres qui en nourrissent trois, le groupe réuni devrait parcourir un chemin dix fois plus long qu'en se divisant par bandes de trois. Non seulement ces déplacements supplémentaires augmenteraient les dépenses métaboliques, mais ils nécessiteraient 100 pour cent ou plus des heures de jour, c'est-à-dire tout le temps disponible, au lieu des 10 à 12 pour cent qu'ils consacrent à cette activité habituellement.

Les chimpanzés recherchent donc généralement leur nourriture en petits groupes : d'après de nombreuses heures

d'observations à Ngogo un groupe de cueillette comprend en moyenne 3,6 unités. Les effectifs sont toutefois très variables, et j'ai souvent vu des collecteurs solitaires, aussi bien que des groupes de 24 membres. Pour expliquer la variabilité des effectifs de ces sous-groupes de collecte, j'ai évalué le volume de feuillage de plusieurs arbres fruitiers, et compté les chimpanzés qui s'y trouvaient : l'effectif des groupes augmente proportionnellement au volume du feuillage de l'arbre sélectionné ; de plus, non seulement les singes sont plus nombreux dans les grands arbres, mais ils y vont plus souvent et les fouillent avec plus de minutie.

Chimpanzé et orang-outang

Ceux qui trouvent que ces résultats sont évidents, voire triviaux seront surpris d'apprendre qu'ils ne s'appliquent pas à l'orang-outang, un cousin frugivore du chimpanzé. Ces deux espèces d'anthropoïdes sont génétiquement très proches l'une de l'autre, puisque leur ADN ne diffère que de 2,2 pour cent. Ils occupent des niches écologiques comparables, et les femelles des deux espèces ont à peu près la même taille. Pourtant leurs structures sociales sont très différentes ; cela est dû, en partie, à la plus grande spécialisation anatomique des orangs-outangs pour la vie arboricole : ils possèdent l'équivalent de quatre mains, et les os de leurs doigts sont recourbés pour mieux agripper les branches. Lorsqu'ils sont à terre, ils enroulent leurs pieds comme des poings pour s'y appuyer, démarche inadaptée



3. LA TAILLE DES GROUPES DE CUEILLETTE dépend étroitement de la quantité de fruits portée par un arbre donné. Le volume du feuillage (axe horizontal) est supposé proportionnel à la quantité de fruits. Le nombre maximal de chimpanzés sur un arbre et pratiquant la cueillette (axe vertical) augmente avec ce volume. La capacité des chimpanzés à se déplacer par groupes de un à vingt ou même davantage, leur permet à la fois de maintenir des liens sociaux et de rechercher efficacement des fruits parfois très dispersés.

aux longues distances. Il serait donc difficile à un groupe d'orangs-outangs de parcourir les distances nécessaires à la subsistance de tous, c'est pourquoi l'orang-outang mène une vie solitaire. Le mâle, de stature massive, occupe un territoire superposé à celui de deux femelles ou plus, et en interdit l'accès à tous ses rivaux en les effrayant par des cris prolongés, ou en les combattant : il s'assure ainsi l'exclusivité de la reproduction.

Alors que la structure sociale de l'orang-outang est très répandue chez les autres espèces de mammifères, celle du chimpanzé est unique. Cette différence, clairement liée à la forme des mains et des pieds, est amplifiée par des différences psychologiques : les chimpanzés établissent des liens sociaux chaque fois qu'ils le peuvent. Nous avons vu précédemment que l'approvisionnement offert par Jane Goodall et ses collègues, à Gombe, modifiait de façon significative leur comportement social ; libérés des contraintes habituelles grâce à cette nourriture abondante, les chimpanzés formaient des groupes plus importants. J'ai d'ailleurs constaté à Ngogo que les interactions entre chimpanzés étaient dix fois plus souvent amicales qu'hostiles.

La vie coopérative des chimpanzés

Ces observations montrent que les chimpanzés apprécient la compagnie de leurs congénères, même s'ils doivent généralement rechercher leur nourriture par petits groupes. La structure adapta-

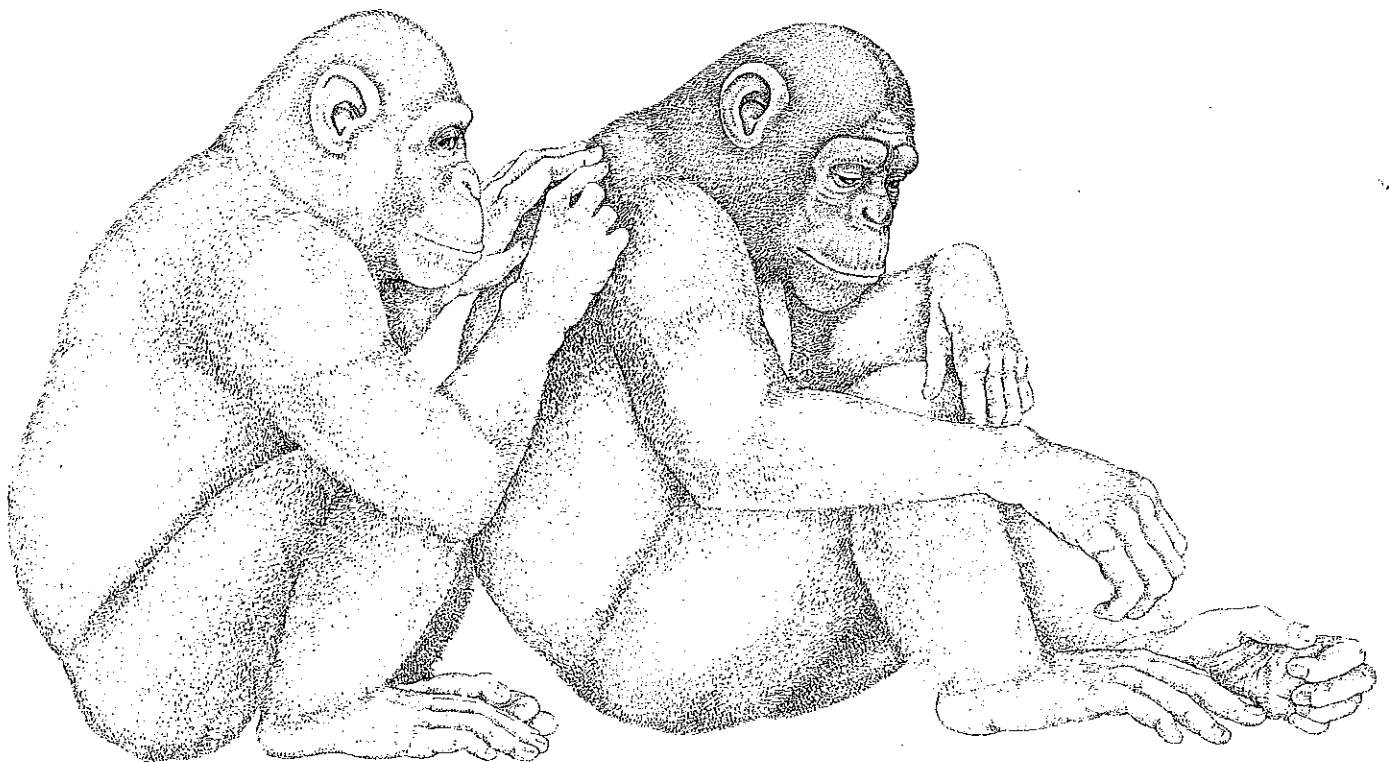
tive de fusion-fission leur permet de maintenir des liens sociaux sans nuire à l'efficacité de la collecte. Contrairement aux autres primates, les chimpanzés adultes ont toujours la possibilité de changer de groupe de collecte ou même de partir seuls à la cueillette, et ce mécanisme de fission réduit les rivalités lorsque les ressources sont limitées. Au cours de l'évolution, les chimpanzés capables de partir en groupes restreints sans se détacher de la communauté étaient favorisés, en cas de pénurie, par rapport à ceux qui restaient dans des groupes importants. Lorsque la nourriture est abondante, le processus s'inverse : j'ai observé à Ngogo des rassemblements relativement importants de chimpanzés pour la collecte, les déplacements et la vie sociale.

Puisque les chimpanzés peuvent vivre aisément en solitaires ou en petits groupes, on peut se demander pourquoi il leur arrive de se joindre aux autres membres du groupe. Selon certaines théories de l'évolution la sélection naturelle agit au niveau de l'individu plutôt qu'au niveau du groupe ou de l'espèce. Si un individu exploite toutes les opportunités de reproduction, il maximalise le nombre de copies de ses gènes présents dans les générations suivantes : il doit pour cela bénéficier d'une nutrition supérieure et d'un accès privilégié aux adultes du sexe opposé. Ainsi, la stratégie reproductive des mâles de la plupart des espèces de mammifères consiste à s'approprier une quantité suffisante de nourriture et à éloigner, pendant la période du rut, les autres mâles des femelles en œstrus. Or, les chimpanzés en liberté font exactement

le contraire : les mâles de Ngogo, par exemple, coopèrent pour la nourriture et la copulation.

Certains de ces comportements coopératifs entre mâles sont déclenchés par des appels répétitifs de grande puissance, les « pant-hoots ». Ces séquences vocales, constituées de *hululements* puissants allant crescendo, séparés par des inspirations bruyantes, peuvent être émises par un chimpanzé solitaire ou par un groupe, et portent jusqu'à deux kilomètres à travers la forêt dense. Les chimpanzés de Ngogo émettaient souvent ces signaux au cours de leurs déplacements, à l'approche d'une source de nourriture, en voyant approcher des congénères, ou en réponse aux appels d'un autre groupe. À Ngogo, plus de la moitié de ces cris étaient émis au cours d'échanges avec d'autres chimpanzés. Peter Marler et Linda Hobbett, de l'Institut Rockefeller, ont analysé des sonogrammes de pant-hoots et constaté qu'ils comportaient assez de traits distinctifs pour permettre d'identifier leur auteur. Par conséquent, lorsqu'un groupe lance un appel dans la forêt, ces « pant-hoots » peuvent indiquer l'identité de chacun de ses membres, ainsi que leur nombre et leur emplacement.

La fonction la plus surprenante de ces cris est de prévenir les autres membres de la communauté de la présence de fruits. Lorsqu'un groupe découvrait un gros arbre fruitier, certains mâles émettaient ce signal environ une fois sur quatre, ce qui produisait parfois un vacarme impressionnant pendant au moins dix minutes. Après un grand nombre d'appels, d'autres chimpanzés



apparaissent et commencent à cueillir des fruits. L'étude quantitative que nous avons faite à Ngogo montre que ces ralliements tardifs étaient sensiblement plus fréquents lorsque les premiers arrivés avaient émis des pant-hoots en découvrant l'arbre. Ces appels attiraient aussi bien les mâles que les femelles, et les nouveaux arrivants partageaient les fruits avec les autres.

Une sexualité altruiste

Cette absence de concurrence entre les mâles existe même pour la reproduction : contrairement aux orangs-outangs, les chimpanzés mâles ne consacrent que peu de temps à l'élimination de rivaux sexuels éventuels. Il est courant qu'un mâle d'un groupe ignore un de ses congénères en train de copuler à quelques mètres de lui : souvent des femelles s'accouplent successivement avec plusieurs mâles d'un même groupe, en un temps très court ! Des observations récentes que nous avons faites à Gombe montrent toutefois que les femelles ne sont pas toujours aussi permissives, ni les mâles aussi tolérants. Il arrive qu'un mâle dominant du groupe emmène une femelle « en safari », afin de se réserver l'exclusivité de la copulation. De temps à autre, dans la forêt de Kibale, un mâle cherchait à éloigner les rivaux d'une femelle en œstrus pour assurer sa suprématie. Toutefois, lorsqu'une femelle en œstrus se présentait à un mâle subordonné pour l'accouplement, les mâles dominants intervenaient rarement.

Cette apparente tolérance sexuelle du

chimpanzé est encore plus surprenante si l'on tient compte des faibles possibilités de reproduction ; une femelle adulte normale n'est fécondable que pendant quelques semaines tous les cinq ans. La plupart des communautés de chimpanzés comprennent environ 15 femelles et autant de mâles. Chaque année, trois femelles seulement sont fécondables, ce qui signifie qu'en moyenne trois mâles, au maximum, parviennent à se reproduire.

Il semble paradoxal que, si la sélection naturelle favorise les comportements qui maximalisent le taux de reproduction individuel, le mâle chimpanzé ne cherche pas à empêcher ses rivaux de féconder la femelle avec laquelle il vient de s'accoupler : ce faisant il compromet ses chances d'être le géniteur. Cette situation étonnante pourrait s'expliquer par l'exogamie des femelles qui doivent quitter leur communauté pour s'intégrer à une autre. Dans un groupe, les femelles sont donc rarement apparentées (sauf si elles proviennent de la même horde) tandis que les mâles descendent de la même lignée de « patriarches ». Cette parenté génétique des mâles pourrait expliquer leur comportement apparemment altruiste : puisque deux mâles descendent d'un nombre réduit de patriarches, ils ont en commun un certain nombre de gènes que n'importe lequel d'entre eux transmet en se reproduisant. Le taux de reproduction « par procuration » des gènes est donc d'autant plus élevé que le patrimoine génétique commun est plus important.

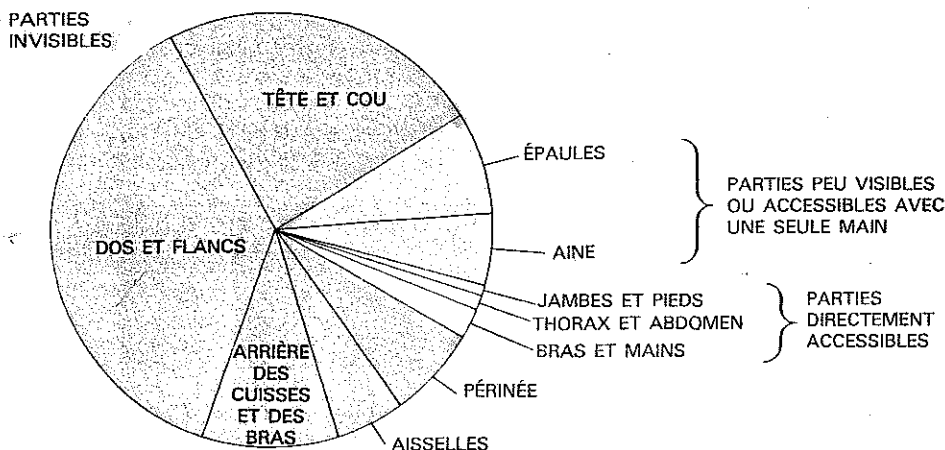
W. Hamilton, du Collège impérial de science et de technologie de Londres,

a proposé le concept d'*adaptation globale* pour désigner l'avantage pour son patrimoine génétique qu'un individu obtient lorsqu'il favorise la reproduction d'un parent. On peut ainsi expliquer la « solidarité » entre chimpanzés mâles pour la nutrition et la copulation. En découvrant un arbre fruitier, les mâles interpellent par leurs cris les autres membres du groupe : parmi les nouveaux venus, les mâles et les femelles immatures sont probablement apparentés : toute amélioration de leur nutrition et de leur reproduction favorise donc le patrimoine génétique de ceux qui les ont appelés. Si l'un des arrivants est une femelle en œstrus, ils peuvent s'accoupler avec elle. Bien entendu, si la quantité de nourriture disponible suffit à peine à nourrir les premiers arrivés, la résultante globale, au niveau de la parentèle, souffrira du partage avec les nouveaux venus. J'ai remarqué d'ailleurs que les mâles n'émettent jamais de « pant-hoots » en arrivant à un petit arbre. La solidarité d'un groupe de chimpanzés n'est donc pas fondée sur l'altruisme mais sur une forme complexe d'intérêt personnel.

L'égoïsme collectif des chimpanzés

Cet impact de l'individu sur l'avenir indirect de son patrimoine génétique se manifeste lors de la reproduction. Certains mâles peuvent même augmenter le taux des reproductions de leur patrimoine génétique sans jamais procréer. J. Goodall et David Riss, de l'Université de Stanford, ont ainsi vu un mâle partiellement paralysé, peu apte à se reproduire, aider son jeune frère à devenir un « mâle alpha », c'est-à-dire le mâle dominant du groupe, lequel a la priorité pour emmener des femelles fécondables « en safari ». Par ce comportement apparemment altruiste, ce mâle paralysé réussit à favoriser la diffusion de son patrimoine génétique. À grande échelle, de telles gratifications indirectes maintiennent la cohésion du groupe des mâles, et empêchent sa dissolution en une structure atomisée du type orang-outang. La parenté génétique et la diffusion indirectement favorisée du patrimoine génétique déterminent fortement l'évolution d'un groupe maintenu par les mâles coopérant pour la nourriture, la reproduction et la défense de leur territoire.

La division entre les mâles étroitement apparentés et les femelles du groupe se retrouve dans leurs comportements quotidiens, notamment les déplacements et les longues séances d'épouillage qui suivent la cueillette du matin. Les mâles ont tendance à choisir d'autres mâles comme compagnons de voyage et d'épouillage. Mâles et femelles n'ont pas le même type d'activités. La



4. L'ÉPOUILLEGE (OU TOILETTAGE) est une activité sociale qui semble remplir une fonction hygiénique très importante. Les chimpanzés s'épouillent deux par deux, à tour de rôle. Cette opération consiste en une inspection visuelle méticuleuse de la peau afin d'extirper la vermine et les impuretés. Comme on peut le voir sur l'illustration ci-contre, certaines parties du corps sont bien visibles et accessibles par le chimpanzé lui-même (en jaune), d'autres sont peu visibles ou accessibles avec une seule main (en vert), d'autres enfin lui sont inaccessibles (en rouge). Les observations de l'auteur montrent qu'au cours des séances d'épouillage mutuel, les deux partenaires consacrent la majeure partie du temps aux régions inaccessibles (au-dessus). Selon certains, l'épouillage faciliterait les liens sociaux, en particulier l'épouilleur apaiserait un mâle de rang plus élevé. Si cet argument était valide, l'épouillage serait uniformément réparti sur le corps. Le diagramme au-dessus montre la concentration de l'épouillage sur les zones invisibles : cette activité consiste bien à éliminer les parasites, et elle joue un rôle hygiénique important.

journee d'un chimpanzé en liberté se partage entre les déplacements, la collecte de nourriture et les moments de repos, qui comprennent l'épouillage et toutes sortes d'activités sociales et d'entretien. Or, les mâles de Ngogo consacrent plus de temps aux déplacements que les femelles (12 pour cent au lieu de 10). Ils consacrent également plus de temps à la collecte (62 pour cent contre 52), mais moins aux activités de détente (26 pour cent contre 38).

L'emploi du temps varie selon le sexe, probablement parce que leurs rôles respectifs dans la reproduction sont très différents. Le concept d'investissement parental, défini par Robert Trivers, de l'Université Harvard, éclaire sur les rôles respectifs des parents dans une société animale : il mesure la part qu'un chimpanzé consacre à l'élevage de ses progénitures au cours de sa vie. L'investissement parental des mâles est donc tout à fait négligeable, puisqu'il peut se limiter à la copulation ; celui des femelles, au contraire, est très important : aux neuf mois de gestation, s'ajoutent quatre ou cinq années consacrées à leur progéniture. Durant cette période, en effet, la femelle garde toujours le jeune chimpanzé avec elle, lui enseigne les comportements nécessaires à sa survie, et le porte souvent lors des déplacements. Les statistiques effectuées à Gombe indiquent que les femelles vivent, en moyenne, entre 35 et 40 ans et sont adultes sexuellement à l'âge de 15 ans. Arrivé à maturité, chaque petit représente donc pour une mère chimpanzé un investissement d'un quart de sa vie adulte environ ; si elle en élève trois ou quatre, elle y consacre la majeure part de sa vie adulte.

Ces stratégies de reproduction différentes selon le sexe impliquent des emplois du temps incompatibles. Pour éviter des dépenses d'énergie excessives pour leur métabolisme, les femelles ne se déplacent pas pour trouver des part-

naires, mais seulement pour se nourrir, ainsi que leur « enfant » : il faut aussi les porter ! Les mâles se déplacent parfois sur de longues distances, pour trouver des partenaires sexuels et défendre leur territoire ; ils ne se préoccupent pas de nourrir leur progéniture, sauf s'il s'agit de jeunes mâles qui les accompagnent, mais ils ne les portent jamais : un déplacement supplémentaire est donc beaucoup moins pénible pour eux que pour les femelles. Ce faible coût énergétique, ajouté aux incitations fréquentes au mouvement (pour trouver des partenaires sexuels), expliquent que les mâles se déplacent plus et se reposent moins que les femelles.

La structure sociale des chimpanzés

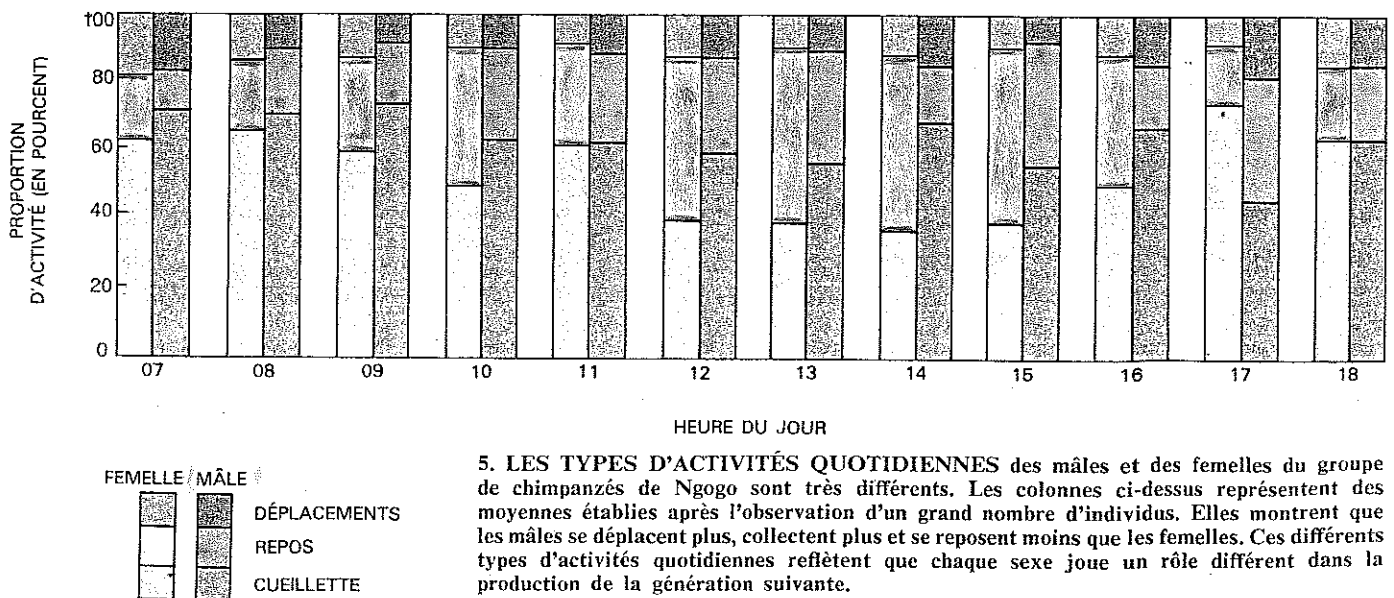
Les travaux récents de J. Goodall, T. Nishida, R. Wrangham, moi-même et d'autres chercheurs, ont permis une approche plus fine de la structure sociale des groupes de chimpanzés. Les scientifiques s'accordent à considérer que la coopération, entre mâles apparentés génétiquement pour défendre leur territoire, est un des principes fondateurs de la communauté. Ce système de défense peut parfois être meurtrier. À Gombe, lorsque les plus beaux jours de l'approvisionnement en bananes étaient passés, les mâles patrouillaient silencieusement le long des limites de leur territoire. Ils ne collectaient pas de nourriture et semblaient bien exercer une fonction de surveillance. À deux reprises, on a pu voir des patrouilles attaquer des femelles d'un autre groupe et tuer leur progéniture. D'autres chercheurs ont rapporté des scènes similaires d'infanticide.

Si les enfants avaient survécu, ils auraient concurrencé la descendance du groupe dans l'exploitation des res-

sources alimentaires du territoire. En revanche, les femelles représentaient pour les membres de la patrouille une occasion supplémentaire de se reproduire : après la mort de leurs petits, elles ont été rapidement en œstrus et si elles ne s'étaient pas enfuies, elles auraient pu s'accoupler avec les mâles du groupe et augmenter ainsi le potentiel reproductif de ceux-ci. Le traitement que les patrouilles de mâles infligent aux étrangers dépend de la menace concurrentielle qu'ils représentent. Au cours d'une série d'incursions sauvages, cette milice a massacré les mâles d'un petit groupe de chimpanzés situé plus au Sud, groupe qui a alors cessé d'exister, et les vainqueurs ont annexé son territoire.

Si les chercheurs s'accordent pour considérer la coopération entre mâles comme la base des structures sociales de la communauté, les opinions divergent quant à la nature de cette organisation. Pour R. Wrangham, le groupe repose exclusivement sur les mâles ; par leur mode singulier de déplacement, les femelles ne sont pas attachées au territoire de la communauté. Selon R. Wrangham, on peut comparer la localisation des femelles dans les territoires des mâles à celle des grains de raisin dans un pudding ; le fait qu'elles se trouvent à l'intérieur d'un territoire de mâles plutôt que dans un autre serait plus ou moins accidentel. R. Wrangham assimile le statut des chimpanzés femelles à celui des orangs-outangs femelles, en notant comme différence principale que les premières sont fécondées par une horde de mâles et non par un seigneur solitaire.

Cette structure de groupe fondée sur la nature des déplacements et les préoccupations « génétiques » des seuls mâles séduit par sa simplicité. Elle néglige toutefois plusieurs éléments très importants de la vie des femelles. En effet, les femelles ne peuvent pas s'installer au hasard, comme l'admet le modèle



5. LES TYPES D'ACTIVITÉS QUOTIDIENNES des mâles et des femelles du groupe de chimpanzés de Ngogo sont très différents. Les colonnes ci-dessus représentent des moyennes établies après l'observation d'un grand nombre d'individus. Elles montrent que les mâles se déplacent plus, collectent plus et se reposent moins que les femelles. Ces différents types d'activités quotidiennes reflètent que chaque sexe joue un rôle différent dans la production de la génération suivante.

d'un territoire uniquement déterminé par les mâles. Lorsqu'elles parviennent à maturité sexuelle, les femelles doivent quitter leur groupe d'origine pour éviter la copulation avec des mâles génétiquement apparentés. Lorsqu'elles élèvent leur progéniture, elles ne doivent plus quitter le territoire où elles ont été fécondées, car sinon les patrouilles des autres groupes pourraient tuer leurs petits à la frontière. Une mère avec ses petits doit donc rester au sein d'une seule communauté de mâles.

En outre, le déplacement des chimpanzés femelles montre qu'elles partagent aussi les intérêts de la communauté. À l'intérieur de son territoire d'adoption, une femelle a tendance à établir des relations sociales limitées à quelques autres femelles, dont certaines peuvent d'ailleurs provenir du même territoire qu'elle et donc lui être génétiquement apparentées. Contrairement aux orangs-outangs, les femelles chimpanzés préfèrent également se déplacer à plusieurs. Le plus frappant est qu'en certaines occasions, elles repoussent collectivement les femelles étrangères qui tentent de pénétrer dans leur domaine vital. Ces comportements montrent qu'il existe une identité de groupe chez les femelles. Si ces observations sont confirmées, on pourrait donc conclure à l'existence d'une communauté de femelles superposée à celle des mâles.

J. Goodall et moi-même pensons que la structure du groupe des chimpanzés dépend autant du comportement des femelles que des mâles et qu'aucun sexe n'est favorisé. Comme les stratégies de reproduction des deux sexes sont tout à fait distinctes, il est naturel que leurs territoires et leurs activités quotidiennes diffèrent aussi. La structure de fusion-fission est assez souple pour surmonter les divergences et rassembler les deux groupes en une seule entité. Cette structure permet également aux chimpanzés d'axer leur alimentation sur les fruits tout en reconstituant souvent les liens nécessaires au maintien d'une grande communauté unifiée.

Pendant la plus grande partie de leur existence, les êtres humains ont vécu en bandes de chasseurs-cueilleurs. Comme la structure patriarcale de fusion-fission des sociétés de chimpanzés ressemble au mode d'organisation de la plupart de ces bandes, il est possible que ces recherches nous renseignent sur nos propres tendances guerrières. Encore faudrait-il pour cela que les chimpanzés survivent : notre technologie détruit les forêts tropicales humides du monde entier à un rythme tel qu'on estime qu'elles auront disparu vers 2035. Les chimpanzés sont donc une espèce très fortement menacée. J'espère que la société humaine saura préserver une part suffisante de leur habitat naturel pour permettre à ces animaux de cosubvenir avec la race humaine. ■