

NOTE

Détermination de la structure hiérarchique et des profils comportementaux d'un groupe de chimpanzés (*Pan troglodytes*) vivant en captivité au Zoo d'Anvers¹

par

Abigail CAUDRON² et Isabelle CAUDRON³

INTRODUCTION

Les Chimpanzés (*Pan troglodytes*) vivent habituellement en grands groupes (jusqu'à 50 individus) au sein desquels on peut distinguer de nombreux sous-groupes (femelles et leurs jeunes, juvéniles, mâles). Dans ces vastes structures règne habituellement un système de hiérarchie dynamique. Certains zoos s'efforcent aujourd'hui de grouper leurs animaux captifs dans des conditions les plus proches possibles de la vie sauvage. Cette note a pour objet de montrer comment il est possible, en un temps d'observation relativement court (quelques heures), de réaliser un instantané de la structure sociale et de dresser un état des interactions sociales au sein d'un groupe de cette espèce vivant, dans le cas présent, en captivité au Zoo d'Anvers. Il est ainsi possible de vérifier s'il y a superposition des connaissances empiriques qu'ont de ces animaux captifs ceux qui en ont la charge, et des conclusions obtenues par l'application de méthodes d'analyse éthologique simples.

De nombreux paramètres permettent de rendre compte des structures hiérarchiques ou affiliatives chez les primates; on prend surtout en compte l'épouillage entre individus, l'analyse des proximités (relations spatiales), le rapport à la nourriture (Gilleau et Pallaud, 1988). Nous avons choisi de nous pencher sur les comportements liés à l'alimentation. Une des conséquences de la vie en groupe, exacerbée par la captivité, est d'accroître la compétition interindividuelle pour les ressources alimentaires. Parmi les nombreux facteurs influençant cette compétition alimentaire, on relève notamment la **quantité** de nourriture disponible ainsi que sa **répartition**. Deux cas extrêmes peuvent se présenter :

- la source de nourriture est ponctuelle; la répartition limitée, et donc l'accès restreint, imposent des distances interindividuelles faibles, et augmentent de cette façon le nombre d'interactions compétitives.
- la nourriture est largement répartie.

Ces deux cas peuvent être illustrés grâce aux différents aliments mis à la disposition des singes à Anvers.

¹ Rapport d'un stage sur le comportement des primates réalisé au Zoo d'Anvers dans le cadre des séminaires de Psychologie animale et de Socio-éthologie (Prof. J.-Cl. Ruwet), Institut de Zoologie, Université de Liège, année académique 1990-91.

² Licenciée en zoologie, 1991.

³ Docteur en médecine vétérinaire, 1990.

SUJETS et METHODES

SUJETS ET CONDITIONS :

Ce groupe de Chimpanzés, constitué à l'annexe du Zoo d'Anvers à Planckendael en 1986, comporte sept individus : quatre femelles et trois mâles. Tous sont adultes et en âge de reproduction. Un certain nombre de relations de dominance-soumission sont bien connues des gardiens; leurs commentaires agrémentés de ceux de L. Van Elsacker, éthologiste travaillant sur ces primates, vont donc nous servir d'hypothèse de travail.

Les femelles du groupe sont :

Khaki, 11 à 12 ans.

Description par les gardiens : ils la trouvent sotte et sale; elle occupe la position la plus basse dans la hiérarchie et se comporte donc de manière soumise; elle demande souvent la protection du dominant et lui offre en échange une part de son repas.

Shirley, 11 à 12 ans.

Description par les gardiens : **Arnold** est son "petit ami"; lors des repas, elle se fait remarquer en "amassant des réserves" et en chapardant; elle s'empare également des objets qui traînent : sacs de jute, branchages, ...

Suzy, environ 12 ans.

Description par les gardiens : socialement fort discrète, rusée et jalouse.

Yzita, âgée de 29 ans.

Description par les gardiens : caractère doux, de rang inférieur; épouille ses congénères, évite tout conflit; elle invite chaque mâle à s'accoupler avec elle et accepte toutes leurs avances en période d'oestrus.

Les mâles sont :

Arnold, 10 à 11 ans.

Description par les gardiens : en tant que mâle, il doit assurer sa position sociale dans le groupe; son comportement sexuel est encore rarement couronné de succès; il se fait souvent le défenseur des faibles.

Nestor, environ 12 ans, le plus vieux mâle du groupe.

Description par les gardiens : il est nettement perturbé du point de vue social : poils hérissés, frappant des pieds et poussant de grands cris, il gesticule devant le public; bien que prenant des allures de chef, il n'a que peu d'influence sur la vie du groupe; il s'agit plutôt d'un marginal qui ne crée aucun lien avec les autres; il n'a pas d'activité sexuelle.

Tony, 11 ans.

Description par les gardiens : plutôt solitaire, il est sournois à l'heure des repas. Jusqu'il y a peu, il était nettement le mâle dominant du groupe : il s'accouple avec toutes les femelles.

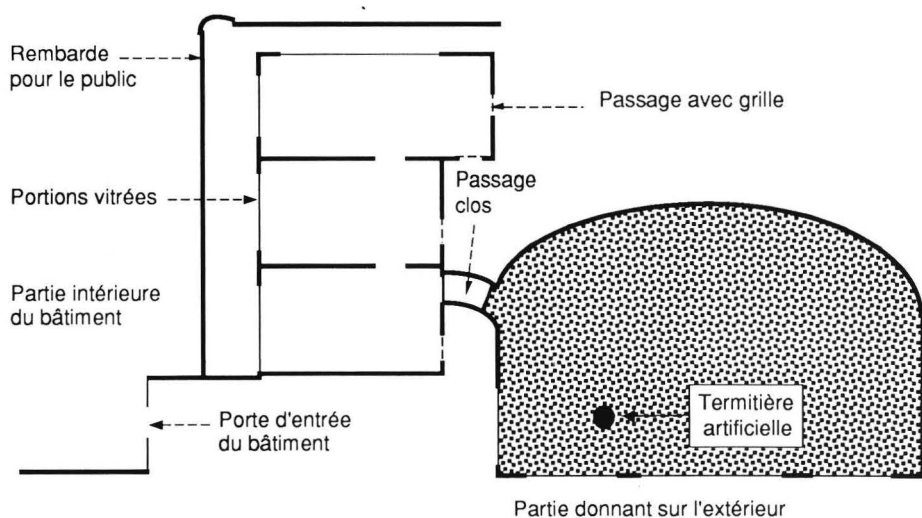
Ces chimpanzés vivent dans un espace séparé en deux parties bien distinctes; d'une part une série de pièces en communication constante où le public peut les observer à travers des vitres donnant à l'intérieur du bâtiment; d'autre part, une large pièce semi-circulaire nantie de baies vitrées qui donne sur l'extérieur. D'une façon générale, le groupe quitte "l'intérieur" (partie claire) vers 9h30 le matin et se rend à "l'extérieur" (partie pointillée) pour la journée, en passant par une entrée qui va ensuite demeurer fermée.

Le premier repas de la journée se prend au moment où les animaux gagnent l'enceinte en plein air; en effet, les aliments sont répandus à l'extérieur par les gardiens juste avant l'entrée des chimpanzés. Ce repas se compose surtout de fruits (bananes,

pommes, ...), de feuilles de chou et de pain. Le second repas a lieu vers 16h00 lorsque les animaux réintègrent l'intérieur; soit les aliments sont répandus, soit ils sont distribués à la main au travers des grilles par les gardiens, ce qui permet de mieux contrôler ce que chacun ingère. Ce repas se compose de feuilles de salade, de pain, d'oranges, de carottes et d'une portion de lait (apport protéique). Le groupe passe la nuit à l'intérieur.

Un deuxième type d'aliment peut être présenté aux singes : il s'agit de miel (ou de yaourt) placé dans une série de godets sous une termitière artificielle, miel qui va pouvoir être prélevé par des orifices à la surface de la termitière. Dès que les animaux entendent qu'on installe les godets, ils se confectionnent un outil à l'aide de branchages et, munis de leur baguette, ils vont prélever cette "douceur" dont ils sont très friands.

On voit donc que différentes possibilités concernant la source de nourriture — quantité et qualité, dispersion ou localisation — peuvent être explorées : le repas constitue une source assez étendue et fournie pour que chacun ait sa part; à l'opposé, la termitière est une source rapidement épuisable et très localisée dans l'espace. Le temps d'observation devant être assez élevé pour être significatif, nous avons néanmoins choisi de rassembler les résultats de ces deux situations, l'intérêt résidant dans la gamme plus élargie des comportements générés.



Plan des cages

PROCEDURE :

Les observations se rapportent à trois repas du matin, un repas du soir et trois "tournées" de miel dans la termitière, soit sept heures d'observation réparties sur trois journées, le 15/02, le 16/02, et le 23/02/1991.

Les observations ont été réalisées d'une part par écrit, et d'autre part par enregistrement sur magnétophone à cassettes, durant l'heure qui suit l'introduction des animaux dans la pièce où se trouvent les aliments ou durant l'heure qui suit l'installation

des godets sous la termitière. Deux types de données ont été relevées : d'abord toutes les interactions entre deux ou plusieurs individus survenant dans ce laps de temps, ensuite toute une série de comportements choisis sur base des critères suivants :

- pour être repris, le comportement doit avoir été clairement observé, si possible durant toute sa durée, et clairement décrit;
- il doit aussi :
 - soit correspondre à un comportement du répertoire à fonction de communication décrit par De Waal (1987),
 - soit correspondre à un comportement lié à l'alimentation décrit par Gilleau et Pallaud (1988) chez les Babouins,
 - soit refléter à nos yeux une certaine image de la hiérarchie en place dans le groupe (arbitraire). Dans cet ordre d'idée sont également notées des réactions vis-à-vis de divers objets présents dans l'environnement des animaux (ballon, sacs de jute souvent utilisés pour se "faire" une couche, ou branchages).

Rappelons ici que le rang hiérarchique n'est pas le seul facteur à intervenir dans les modulations complexes de l'activité alimentaire : l'âge et le sexe interviennent également en fonction de besoins physiologiques particuliers (ex : besoins alimentaires liés à la gestation ou à l'allaitement : nécessité d'apports protéiques plus importants). Il faut également garder à l'esprit que la position hiérarchique d'un individu dépend en grande partie de son sexe et de son âge; âge et sexe jouent donc à plusieurs niveaux. Enfin, les individus peuvent présenter des préférences alimentaires ou avoir des emplacements favoris, ce qui influence aussi leur comportement en période alimentaire.

RESULTATS

Les interactions ont été représentées sous la forme d'un tableau à deux entrées répertoriant en colonne tout ce que fait un individu et en ligne, tout ce qu'il subit de la part de tous les autres animaux repris en colonne. Les cases correspondant aux actions d'un individu envers lui-même (ex : Arnold-Arnold) ont été utilisées pour y noter les comportements non adressés à un partenaire déterminé.

Les comportements observés sont les suivants (pour les éléments identifiés dans l'étude de De Waal, le terme de l'auteur est indiqué en italique) :

REPertoire

INTERACTIONS DE NATURE AGONISTIQUE :

Les interactions agonistiques de type agressives sont notées en caractère gras dans le **tableau des résultats**, celles de soumission, en caractère standard.

- **bouche en cul-de-poule** (noté cp dans le tableau) — *silent pout* — Les lèvres sont poussées en avant et retroussées. Ce mouvement semble exprimer le désappointement lorsqu'un objet, de la nourriture ou un contact social est désiré ou qu'un animal est frustré.
- **charge avec pilo-érection** (c) — *charging display* — Il s'agit d'une charge soudaine et vigoureuse généralement précédée de vocalisations. Elle peut être soit dirigée contre un individu, soit non adressée. L'animal qui charge porte souvent un objet (ballon, branche, sac ...) qu'il jette ou frappe contre les vitres, les troncs... Les charges peuvent mener à des événements agonistiques ou être ignorées (cas de **Nestor**). Habituellement, les poils de tout le corps sont en érection.
- **cri aigu** (ca) — *scream* — Ce cri n'est jamais émis sans un sourire forcé. Il s'agit d'une vocalisation assez puissante, très aiguë (jusqu'à 6000 Hz) et qui répond à une agression ou à une situation de stress. (Il n'entrait pas dans nos intentions de relever les vocalisations du fait de leur identification complexe et surtout de la difficulté de les entendre au travers des vitres. Seul le cri aigu a pu être comptabilisé).

Tableau des résultats.

	Tony	Arnold	Nestor	Suzy	Izyta	Shirley	Khaki		
	c:7 ca:3	p:1 toc:1	p:1 e:1 toc:1 tp:1 j:3	e:1 le:2 sa:3 m:3 p:1 d:2 e:1 ep:3 ca:4 cp:2	pp:1 st:1 e:1 m:1	ca:1 e:1	le:1 ep:3 toc:1 j:1	S = 55	
	c:4 ca:1	c:1 ca:1	tp:1	m:1 pi:1 pp:3 le:1 ep:1 e:1	m:1 eb:1 tp:1	ep:1 toc:5 lp:3	le:1 toc:5	S = 32	
	c:1 ep:1 e:2	pl:1 e:2	c:8 ca:1	e:1	c:1 ca:1 pi:1 ep:1	ca:1	ca:2 e:1 pp:1	j:1 lp:1 toc:2	S = 27
	p:1 m:1 ca:1 ep:1 e:2	ep:4 lp:1 toc:3	p:1 e:2 j:2	ca:1	toc:1 tp:3	toc:1	toc:1 lp:1	S = 36	
	c:1 p:1 le:1	le:1 ep:1 e:2	e:3 toc:1 j:3	ep:3 pp:1	ca:2	c:1 ep:1 e:1	ep:4 sf:1 m:4 toc:5 t:1	S = 41	
	c:1	e:1 lp:1 toc:1	e:1		c:1 p:1 ca:1 cp:1		lp:1 toc:1	S = 12	
	p:1 e:1	ph:2 e:1 d:1 lp:2 toc:5	p:1 e:2 m:1 j:2		c:1 e:3 ca:1 sf:1 ep:1 pp:1		ca:1	S = 42	
	S = 43	S = 33	S = 27	S = 50	S = 35	S = 17	S = 40		

- **embrassement latéral** (le) — *lateral embrace* — Un individu place le bras autour des épaules, du dos ou de la taille de l'autre, en l'attirant plus près. Il s'agit d'un geste fréquent, pour calmer durant la réconciliation des individus précédemment opposés, ou envers les membres du groupe qui sont agressifs ou troublés.
- **épouiller** (ep) — *grooming* — L'épouillage consiste à fouiller la fourrure d'un autre avec les doigts ou la bouche, lorsque la situation du groupe est calme. De Waal le classe comme un comportement affiliatif classique, tandis que Gilleau et Pallaud en parlent comme d'un élément typiquement hiérarchique, les individus dominants s'auto-épouillant peu et les inférieurs s'auto-épouillant souvent et épouillant fréquemment les dominants.
- **évitement** (e) — Un animal s'écarte promptement à l'approche d'un autre qui ne le poursuit pas ni ne le menace.
- **marcher debout** (md) — *bipedal swagger* — Marche ou course bipède en balançant latéralement le haut du corps, habituellement avec pilo-érection. Ce comportement précède souvent une charge et a la valeur d'une menace ou d'un avertissement (bluff).
- **mendier** (m) — Un individu s'assied tout près ou tourne autour d'un autre, cet autre étant en possession d'un objet ou d'une nourriture convoitée. Le "mendiant" émet des signaux d'apaisement, de frustration, ou de soumission.
- **poignet tendu** (pt) — *bended wrist* — L'acteur amène le dos de la main dans la face du partenaire en geste d'apaisement. Le partenaire prend le poignet en bouche quelques secondes. Ceci se passe très généralement dans un contexte d'après-conflit. Les chimpanzés présentent également ce comportement lorsqu'ils essayent de recruter du support durant des séquences agonistiques.
- **poursuite** (p) — Un individu en poursuit un autre qui fuit généralement en émettant des signaux de peur ou de soumission. Le poursuivant abandonne rapidement.
- **prendre par les hanches** (ph) — *hunch-over* — Un bras est élevé et il (ou tout le corps) est brièvement pressé contre le partenaire accroupi (il n'y a pas étreinte). Il s'agit d'un signal de dominance à fonction réassurante; il est réalisé généralement à la fin d'actes agressifs.
- **présenter le postérieur** (pp) — Un individu présente clairement son postérieur à un autre; et ce, debout ou à quatre pattes.
- **soumission en s'accroupissant** (sa) — Un individu indique nettement sa soumission en s'accroupissant ou en se tassant au sol.
- **sourire forcé** (sf) — *teeth baring* — En rétractant les lèvres, l'individu expose les dents (serrées), face au partenaire, le regard fuyant. Ce comportement exprime l'hésitation ou la peur en réponse à une attaque ou une intimidation. Il peut également être réalisé par un individu dominant afin de signifier des intentions non hostiles. Il ne s'agit donc pas, chez le chimpanzé, d'un comportement exprimant une subordination catégorique. Les fonctions sont apaisantes et réassurantes, et inhibent l'agressivité ou la peur du partenaire.

INTERACTIONS AFFILIATIVES (AFFINITES ENTRE INDIVIDUS) :

Ces éléments sont notés en italique dans le tableau.

- **donner un objet** (d) — Un individu tend et donne un objet apprécié (ballon, branche, aliment, ...) à un autre qui le convoite ou non.
- **embrasser sur la bouche** (eb) — *mouth kissing* — Un individu place la bouche sur celle d'un autre, ce qui exprime la réassurance dans un contexte de jeu.
- **laisser prendre un objet** (lp) — Un partenaire, en possession d'un objet apprécié, le laisse prendre par un autre calmement, sans montrer aucune expression de soumission ni d'agressivité.

- **monte** (mo) — Suite à la présentation du postérieur d'un partenaire, un individu le monte brièvement. La fonction semble être de réassurer après un conflit ou de se présenter mutuellement.
- **sourire sans dents** (j) — *play face* — Le jeu (se poursuivre, se bousculer, s'empoigner ...) est accompagné d'une expression faciale qui fait penser à un sourire.
- **tolérance à moins de deux mètres** (toc) quand un objet ou un aliment possédé par un individu est convoité par celui qui s'approche.
- **tolérance à proximité** (tp).

Analyse des résultats

En rassemblant toutes les données concernant un individu, on obtient une image de ses relations dans le groupe :

Tableaux d'interactions : Résultats

Somme totale des interactions faisant intervenir...

mâles		femelles	
Tony :	98	Suzy :	86
Arnold :	65	Izyta :	76
Nestor :	54	<i>Shirley</i> :	29
		Khaki :	82

Nombre d'interactions de tous types par dyades :

	Arnold	Nestor	Suzy	Izta	<i>Shirley</i>	Khaki
Tony	8	16	48	8	5	13
Arnold		4	18	6	12	17
Nestor			6	11	2	15
<i>Suzy</i>				11	1	2
Izta					7	34
<i>Shirley</i>						2

Témoignages de soumission des femelles envers...

Tony :	33
Arnold :	10
<i>Nestor</i> :	9

Témoignages de soumission aux mâles de...

Suzy :	32
Izyta :	7
<i>Shirley</i> :	4
Khaki :	9

Témoignages d'affinité des femelles envers...

<i>Tony</i> :	2
Arnold :	3
Nestor :	14

Tony interagit beaucoup et avec tous les membres du groupes. Il échange des éléments agonistiques de nature dominante avec **chacun** d'entre eux. Il charge beaucoup de manière non adressée ce qui correspond à l'expression générale de sa dominance. Il maintient également des relations de type affiliatif avec tous. Toutes les femelles lui sont soumises et on note le comportement de soumission et d'affinité poussé de **Suzy**. Les relations avec les autres mâles sont équilibrées; néanmoins, **Tony** semble davantage exprimer sa dominance envers **Arnold** qu'envers **Nestor** qui est un individu marginal et plutôt agressif.

Arnold interagit peu avec les autres mâles et charge très peu par rapport à eux. Il s'agit en effet d'un individu calme qui échange beaucoup d'éléments de soumission et d'affinité avec les femelles. Concernant **Arnold**, on ne note pas la relation particulière avec **Shirley** suggérée par les gardiens. Par contre, **Suzy** lui témoigne de nombreuses marques de soumission.

Nestor interagit peu de façon générale, son agressivité s'exprime surtout sous forme de charges non adressées dont il détient le record. Il n'entretient pratiquement pas de contact affiliatif avec les femelles du groupe.

Suzy se fait remarquer par ses nombreuses interactions avec **Tony** et par la soumission qu'elle lui montre ainsi qu'à **Arnold**; par contre ses interactions avec **Nestor** sont beaucoup moins nombreuses. Avec les autres femelles, elle interagit très peu et quand elle le fait, ce sont généralement ses compagnes qui lui témoignent une certaine affinité.

Izyta est, de toute les femelles, la seule qui montre un certain nombre de comportements de type dominant, notamment envers un mâle. En outre, elle interagit relativement peu avec les mâles par rapport aux autres femelles et on note son "amitié" avec **Khaki**.

Shirley est, de tous les chimpanzés du groupe, celui qui interagit le moins. Son partenaire principal est **Arnold** mais lui, de son côté, interagit plus avec d'autres. Elle est très peu liée à ses congénères femelles et se montre peu soumise envers les mâles.

Khaki interagit beaucoup avec les mâles. Tout comme **Suzy**, elle ne se montre jamais dominante vis-à-vis d'autres membres du groupe. Elle exprime une certaine affinité pour tous les individus du groupe (comme **Tony**) mais on remarque surtout sa relation avec **Izyta**. De toutes les femelles, elle est celle qui subit le plus de démonstrations de dominance de la part des mâles.



Photo : Chimpanzé introduisant une tige dans un orifice de la termitière artificielle.

DISCUSSION

Dans la majorité des cas, nos observations se sont révélées en accord avec la situation sociale suggérée par les gardiens (hypothèse de départ).

En effet, **Tony** semble être le mâle dominant du groupe, traitant néanmoins ses congénères sans animosité.

Arnold est un mâle encore immature et bien intégré dans le sous-groupe des femelles du point de vue affiliatif. **Suzy**, de son côté, le considère déjà comme un mâle à part entière (nombreuses marques de soumission).

Nestor est un marginal du point de vue social, peu lié avec les femelles, ce qui diminue son potentiel de reproduction, bien qu'il soit le mâle le plus âgé du groupe.

Khaki est bien une femelle très subordonnée, occupant la dernière position dans la hiérarchie mais elle bénéficie tout de même de la protection d'**Izyta**.

Par contre, pour les autres cas, nos résultats ne corroborent pas les données de départ.

Nous n'avons pas noté la discrétion sociale de **Suzy** qui au contraire interagit énormément, et surtout avec les mâles. Ceci est probablement à mettre en rapport avec son état d'oestrus.

L'influence du cycle de reproduction sur le comportement social pourrait également être souligné dans le cas de **Shirley**. En effet nous avons appris qu'elle entamait une période de gestation causant peut-être une diminution notable de ses interactions dans le groupe.

Et enfin, en ce qui concerne **Izyta**, loin de se comporter comme un individu inférieur, elle nous a paru bénéficier d'un certain "respect" de la part des mâles; probablement en rapport avec son âge élevé.

CONCLUSIONS

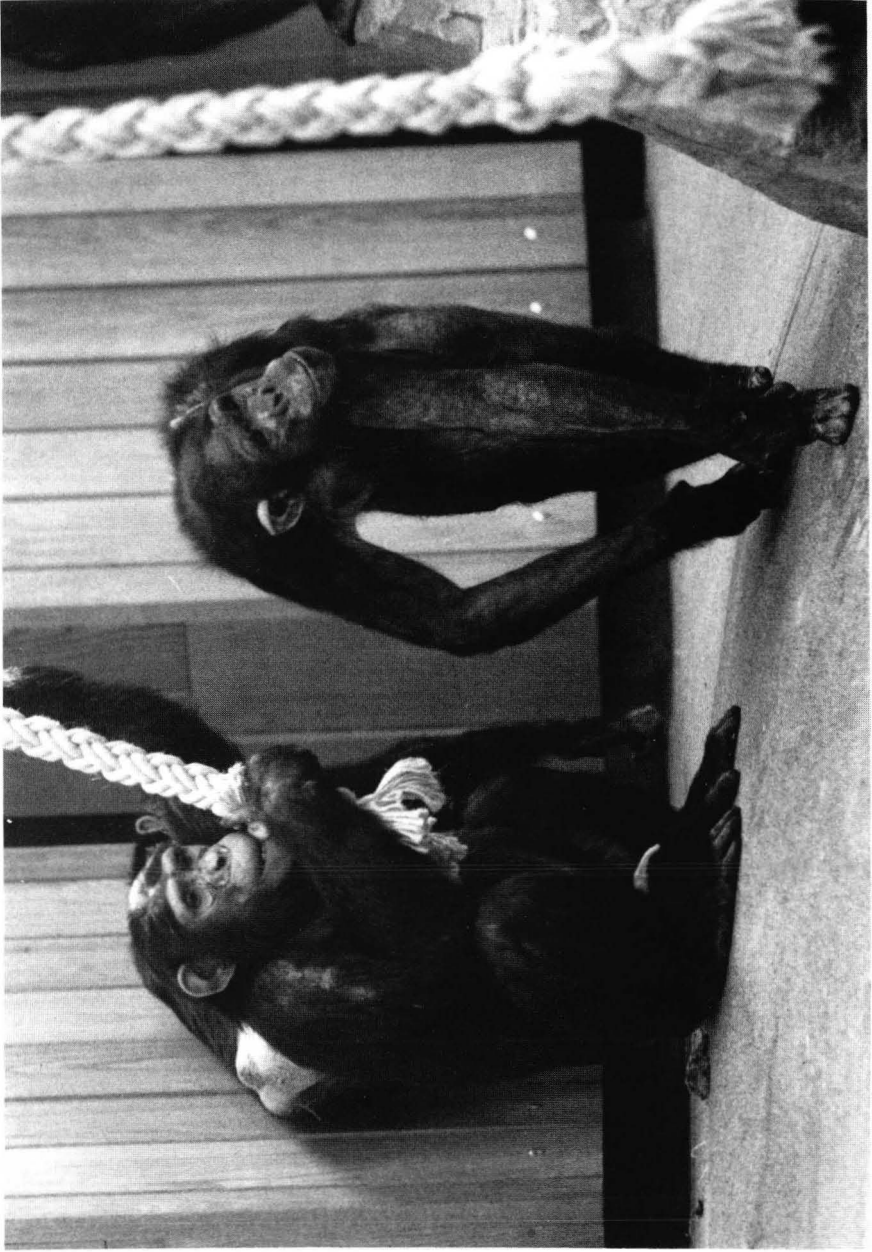
Ce travail sur un groupe de sept chimpanzés adultes du Zoo d'Anvers nous a permis de mettre en évidence deux éléments primordiaux dans la vie de ces Anthropoïdes; les structures hiérarchiques et affiliatives. On a pu constater que cette organisation, stable dans ses grandes lignes, évolue néanmoins au cours du temps. Un relevé portant sur sept heures d'observation et étalé sur trois jours a permis de confirmer dans les grandes lignes les impressions empiriques des gardiens, tout en obtenant une bonne image de la situation du moment, en l'occurrence le statut particulier de deux femelles précisément en oestrus pour la première et en gestation pour la seconde.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Linda VAN ELSACKER, Ethologiste - Primatologue au Jardin Zoologique d'Anvers, pour son accueil et ses précieux conseils, ainsi que les gardiens pour leur collaboration.

REFERENCES

- DE WAAL, F., 1988 — The communicative repertoire of captive Bonobos (*Pan paniscus*) compared to that of Chimpanzees. *Behaviour*, 106 : 183-231.
- ELSACKER, L. Van — Nos Chimpanzés à face pâle : qui sont-ils ? Bulletin Zoo d'Anvers.
- GILLEAU, F. et PALLAUD, B., 1988 — Activité alimentaire d'un groupe de Babouins (*Papio papio*) vivant en enclos : Influence des variables sociales (hiérarchique et affiliative), d'âge et de sexe. *Cah. Ethol. appl.*, 8 (1) : 1-62.
- GOODALL, J., 1986 — The chimpanzees of Gombe : Patterns of Behavior, 672 pages. Bellknap Press, Harvard.



Arnold et Judy : deux des chimpanzés observés au Zoo d'Anvers.
Avec la gracieuse autorisation de la Photothèque du Zoo d'Anvers.

Photo E. Schellens