



HAL
open science

Etude de cas : la bipédie des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, Ouganda

Lise Pernel, Brigitte Senut, Dominique Gommery, John Paul Okimat, Edward Asalu, Sabrina Krief

► To cite this version:

Lise Pernel, Brigitte Senut, Dominique Gommery, John Paul Okimat, Edward Asalu, et al.. Etude de cas : la bipédie des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, Ouganda. *Revue de Primatologie*, 2022, 12, 10.4000/primatologie.11780 . hal-03633046

HAL Id: hal-03633046

<https://hal.science/hal-03633046>

Submitted on 6 Oct 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Etude de cas : la bipédie des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, Ouganda

Case study: Bipedalism in chimpanzees of the Sebitoli community, Uganda

Lise Pernel, Brigitte Senut, Dominique Gommery, John Paul Okimat,
Edward Asalu et Sabrina Krief



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/primatologie/11780>
DOI : 10.4000/primatologie.11780
ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Ce document vous est offert par Sorbonne Université



Référence électronique

Lise Pernel, Brigitte Senut, Dominique Gommery, John Paul Okimat, Edward Asalu et Sabrina Krief,
« Etude de cas : la bipédie des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, Ouganda », *Revue de
primatologie* [En ligne], 12 | 2021, mis en ligne le 15 mars 2022, consulté le 06 octobre 2022. URL :
<http://journals.openedition.org/primatologie/11780> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/primatologie.11780>

Ce document a été généré automatiquement le 22 août 2022.



Creative Commons - Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International
- CC BY-NC-ND 4.0
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Etude de cas : la bipédie des chimpanzés de la communauté de Sebitoli, Ouganda

Case study: Bipedalism in chimpanzees of the Sebitoli community, Uganda

Lise Pernel, Brigitte Senut, Dominique Gommery, John Paul Okimat, Edward Asalu et Sabrina Krief

NOTE DE L'ÉDITEUR

Ce manuscrit a été reçu le 08/09/2021 et a été accepté après révisions le 25/01/2022. Il est publié en ligne le 15/03/2022 au sein du dossier spécial "BipédieS chez les Primates" (Varia 2021).

Une version, traduite en anglais, est disponible en ligne.

A translated version, in English, is available online.

1 Introduction

- 1 De nombreuses études tentent de mettre en évidence les pressions sélectives liées à l'origine de la bipédie et à la diversité des postures chez l'homme (*Homo sapiens*) et ses ancêtres (Napier, 1967 ; Washburn, 1967 ; Hunt, 1994 ; Coppens & Senut, 1991 ; Ishida, 2006 ; Stanford, 2006) ainsi que chez les grands singes africains (*Pan et Gorilla*) et l'orang-outang (*Pongo*). L'étude écologique et comportementale de primates non-humains, notamment de chimpanzés, a permis de proposer des hypothèses concernant cette question (Videan & McGrew, 2002). Certaines font le lien avec les changements environnementaux et le caractère imprévisible de la disponibilité des ressources (Carvalho et al. 2012), évoquant : 1) la quête de nourriture (aliments en hauteur), 2) le portage/transport de nourriture ou d'objets comme des outils, 3) la vigilance ou 4) les démonstrations et parades (charges). Ces quatre hypothèses ont été testées dans

différentes conditions. Selon certains auteurs, le transport de nourriture est considéré important dans l'adoption de locomotions bipèdes chez les primates non-humains (Hewes, 1964). Ainsi, on peut citer les études conduites par Videan et McGrew (2002) qui ont analysé le comportement de 14 chimpanzés captifs (*Pan troglodytes*) et 14 bonobos (*Pan paniscus*) ; ou celles plus récentes de Carvalho et al. (2012) en milieu naturel (dans la forêt de Bossou en Guinée). Ces études ont montré que lors de la quête de nourriture, les comportements bipèdes se traduisent seulement par une posture et non par un déplacement bipède, tout comme les cas de vigilance ou de charge (Videan & McGrew, 2002). Cependant, la locomotion bipède associée à l'utilisation de plusieurs parties du corps, comme les mains ou la bouche, serait d'autant plus fréquente que la ressource alimentaire est rare et pour transporter l'aliment vers un site moins compétitif (Videan & McGrew, 2002). D'autres hypothèses sur l'adoption de comportements bipèdes chez les chimpanzés sont moins souvent citées, comme l'approvisionnement des membres du groupe, le changement de posture d'alimentation, l'augmentation de l'efficacité locomotrice ou encore la diminution de charge thermique (Isbell & Young, 1996 ; Wackerly, 2019).

- 2 Pour mieux comprendre les fondements biomécaniques de l'émergence de la bipédie humaine, l'étude de chimpanzés lors de leurs déplacements bipèdes s'avère pertinente car ces animaux permettent de tester des modèles de locomotion d'un primate semi-arboricole de grande taille et de les comparer à ceux de l'homme (Sockol et al. 2007 ; Pontzer et al. 2014). À la différence de la bipédie humaine, les comportements bipèdes des primates non-humains sont occasionnels, limités en temps et en distance. Il est essentiel de distinguer les différents types de bipédie. La bipédie humaine est caractérisée par une posture orthograde, alors qu'elle est semi-orthograde chez les grands singes (avec les hanches et les genoux en position fléchie), tels que les chimpanzés ou les gorilles. Cette différence pourrait s'expliquer en partie par un nombre plus élevé de courbures de la colonne vertébrale chez l'homme. Ainsi, la lordose lombaire est une caractéristique importante de la marche bipède humaine. De plus, il a été suggéré que la bipédie de l'homme avait une origine dans les arbres où nos ancêtres auraient développé une posture orthograde qu'ils auraient conservée lors de leur déplacement au sol dans des zones plus ouvertes (Fleagle et al. 1981 ; Senut, 1989 ; Coppens & Senut, 1991 ; Senut, 2014). Une locomotion dominée par les membres postérieurs permet aux individus non seulement d'utiliser leurs membres antérieurs pour des tâches autres que la locomotion, comme la fabrication d'outils, l'exploitation des ressources alimentaires, le port de charge (Hewes, 1964 ; Videan & McGrew, 2002 ; Preuschoft, 2004 ; Carvalho et al. 2012) mais également pour obtenir une sécurité maximale en assistant les comportements bipèdes sur des substrats pouvant être instables (Thorpe et al. 2014). La structure du milieu ainsi que la flexibilité des substrats sont des facteurs importants à prendre en compte dans la stabilité anatomique des comportements bipèdes chez les primates. Il est également essentiel de distinguer différents types de locomotion chez les chimpanzés. Les chimpanzés peuvent parcourir des distances allant de quelques mètres à plusieurs kilomètres en utilisant des allures et démarches variées, de la marche bipède à quadrupède au sol en passant par la suspension et le balancement dans les arbres. De plus, Canington et al. (2018) ont montré qu'il pouvait y avoir des différences dans l'adoption des comportements locomoteurs mais aussi dans la morphologie du squelette entre gorilles sauvages et captifs. Il est donc possible que des différences existent également dans l'apprentissage social.

- 3 Tomasello et al. (1993) ont montré que les chimpanzés enculturés apprennent mieux par imitation de nouvelles actions sur des objets que leurs congénères élevés par leurs mères en milieu naturel. Call et Tomasello (1996) ont défini des catégories permettant de caractériser les conditions dans lesquelles les jeunes chimpanzés pourraient être élevés. L'une d'elles concerne les chimpanzés « élevés à la maison » et qui ont grandi dans un environnement culturel humain. Furlong et al. (2008) ajoutent une catégorie supplémentaire pour les chimpanzés élevés dans un environnement culturel humain exposé à un nombre important d'objets et d'artefacts humains, à de nombreuses possibilités d'observations et stratégies de communication, ce qui encouragerait l'individu à des interactions avec des humains ou des objets. Carpenter et Tomasello (1998) se sont donc demandé si les individus élevés dans des environnements culturels humains auraient développé des compétences relationnelles plus proches de celles des humains que de celles des chimpanzés élevés en milieu naturel. De plus, Buttelmann et al. (2007) expliquent qu'il serait envisageable que les jeunes individus enculturés puissent imiter d'autres individus en tenant compte des raisons de leur action. Ceci se traduirait par une imitation dans l'utilisation d'outils mais pourrait aussi s'appliquer dans l'adoption de comportements locomoteurs.
- 4 L'objectif de cette étude est d'apporter de nouvelles observations permettant d'enrichir les données concernant les formes de comportements bipèdes chez les chimpanzés et notamment de mieux caractériser les contextes éthologiques et écologiques de ces derniers chez des individus sauvages fortement exposés à des milieux anthropisés, ouverts et demandant une vigilance accrue pour éviter des risques vitaux. En effet, la croissance de la population humaine peut entraîner la conversion des paysages et la destruction des habitats de la faune sauvage, accroissant la proximité entre humains et animaux et augmentant ainsi les risques vitaux associés aux rencontres notamment en zone de forêt tropicale pour les grands singes. Un second objectif est de comparer les caractéristiques des comportements bipèdes d'individus sauvages avec ceux d'un individu enculturé. En effet, le jeune chimpanzé orphelin que nous étudions est arrivé âgé de 2 ans au sein d'un groupe social humain et a connu pour seul modèle de locomotion la bipédie permanente des humains. Pour ce faire, des données portant sur la communauté de chimpanzés de Sebitoli, dans le Parc National de Kibale (Krief et al. 2014), issues de pièges vidéo ont été collectées et étudiées. Elles ont été complétées d'observations acquises sur un chimpanzé orphelin élevé chez des humains. Dans ces deux contextes, nous étudierons si : (1) l'adoption de comportements bipèdes chez les chimpanzés sauvages leur permet de libérer les membres antérieurs afin de transporter de la nourriture ou des objets, de faciliter l'accès direct aux ressources, de se montrer plus intimidants lors des charges et surtout de surveiller l'environnement au-delà des barrières visuelles afin d'augmenter la possibilité de détection d'un danger ; (2) le nombre de comportements bipèdes du chimpanzé élevé par des humains est plus important que celui des chimpanzés sauvages.

2 Matériels et méthodes

2.1 Site d'étude

- 5 Le parc national de Kibale (PNK) situé dans le sud-ouest de l'Ouganda couvre 795 km². Il abrite une forêt tropicale humide de moyenne altitude d'une grande richesse en

espèces de plantes et d'animaux (Struhsaker, 1997). La végétation du parc est représentée par une mosaïque de forêts matures, de forêts dégradées et en régénération, mais aussi de prairies et de marécages. La région de Sebitoli, située à l'extrême nord du parc de Kibale, est le site d'étude de l'équipe de recherche et de conservation des chimpanzés du Sebitoli Chimpanzee Project (SCP) dirigé par Sabrina et Jean-Michel Krief et mis en place par l'association Projet pour la Conservation des Grands Singes et le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN). La zone correspond au territoire de la communauté des chimpanzés de Sebitoli tel qu'il a été déterminé durant les premières années de l'étude de ce groupe par le SCP. Elle est coupée par une route goudronnée très fréquentée, définissant une partie nord de 15 km² et une partie sud de 10 km². En plus de ce morcellement, la faune locale doit faire face à la présence de braconniers. Le parc, dans la zone de Sebitoli, est entouré d'exploitations agricoles, tels que des champs de maïs et des plantations de thé (Krief et al. 2017), directement en contact avec les limites du domaine vital (plus de 80%) des chimpanzés (Krief et al. 2014 ; Bortolamiol et al. 2014). Sa faune doit donc faire face à la proximité des activités humaines (Krief et al. 2017). Les chimpanzés de cette zone utilisent ces ressources alimentaires (Krief et al. 2014), consommant les épis et les tiges de maïs dans les cultures voisines de la forêt. Cette situation entraîne un conflit homme-animal le long des bordures de cette aire protégée. Les agriculteurs chassent les chimpanzés en général de façon non violente mais posent parfois des pièges ou utilisent des lances pour les dissuader de consommer les cultures. Afin de limiter le risque de détection par les agriculteurs, les chimpanzés ont adapté leurs comportements, en modifiant leur rythme d'activité avec des incursions nocturnes dans les champs de maïs (Krief et al. 2014).

2.2 Sujets d'étude

2.2.1 Déclaration éthique

- 6 Les chimpanzés étudiés ont été observés sans aucune méthode invasive ni contact avec les chercheurs. Les méthodes utilisées pour collecter les données sont conformes aux directives de l'Uganda Wildlife Authority et respectent les exigences légales de l'Ouganda. Le projet de recherche et l'étude sur le terrain sont réalisés dans le cadre d'un "Protocole d'accord pour la recherche et la conservation des chimpanzés dans le Parc National de Kibale" entre le Muséum national d'Histoire naturelle (département juridique, SJ445-12), l'Uganda Wildlife Authority et l'Université de Makerere, signé le 16 juillet 2012 pour 10 ans.

2.2.2 Communauté de chimpanzés sauvages

- 7 La communauté de chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*) qui vit à Sebitoli, au nord du Parc National de Kibale, est habituée et étudiée depuis 2008 par Sabrina Krief, ses étudiants et son équipe ougandaise (Bortolamiol et al. 2014 ; Krief et al. 2014). Le SCP a documenté la présence d'environ 100 individus sur un territoire de 25 km² (Krief et al. 2014), dont 80 environ sont identifiables grâce à leurs caractéristiques anatomiques (Bortolamiol et al. 2014).

2.2.3 Chimpanzé orphelin

- 8 Pour compléter les observations faites sur la communauté de chimpanzés sauvages de Sebitoli, un jeune chimpanzé sauvage, probablement né en République Centrafricaine et élevé par des humains, nommé Fidel, a été étudié. Celui-ci, aujourd'hui âgé d'environ 4 ans (et pesant 12,8 kg le 5 mai 2021), a été recueilli à Bangui par des ressortissants français à la suite d'une saisie sur un marché local. Recueilli alors qu'il était très jeune (2 ans environ), il a été élevé dans un environnement familial et vit actuellement dans le jardin arboré d'une résidence.

2.3. Collecte des données

2.3.1 Communauté de chimpanzés sauvages

- 9 Les chimpanzés étudiés sont observés par des méthodes non-invasives, notamment grâce à l'utilisation de pièges vidéo (= enregistrement d'images par vidéo) tout particulièrement en 2020 durant la période de confinement liée à la pandémie de COVID-19. Deux types de localisation sont privilégiés pour installer les caméras : (1) en lisière de forêt et de champs cultivés en période de pousse de maïs, (2) au sein du territoire forestier des chimpanzés. Dans ce cas, les caméras sont placées en général sur les pistes à éléphants et sur les chemins ouverts par l'équipe qui sont utilisés par les chimpanzés. La destruction et le vol fréquent, par les braconniers, des caméras placées en forêt contraignent à des choix de répartition les rendant moins visibles. Le changement de place de ces caméras entraîne la surveillance de sites différents d'année en année. En lisière, ces équipements sont surveillés par les fermiers.
- 10 Les caméras sont des pièges vidéo HD (Bushnell, Reconyx, HC) dont les caractéristiques sont les suivantes : capteur automatique jour/nuit, flash IR (flash de vision nocturne LED), détecteur de mouvement infrarouge passif réglable, enregistrements sonores, vidéo haute définition de 1280 × 720 pixels, durée vidéo de 30 secondes, intervalle de déclenchement de 1 seconde, détection de mouvement jusqu'à 18 mètres. Des informations comme la date, l'heure et la position géographique ont été extraites des vidéos. Les coordonnées GPS de chaque caméra dans le parc (Nord ou Sud de Sebitoli) sont enregistrées. Chacune de ces caméras possède un numéro d'identification. Les assistants de recherche du SCP se rendent une fois par semaine pour relever les cartes mémoires des caméras, remplacer les batteries et entretenir le matériel. Dans un premier temps, l'ensemble des vidéos enregistrées en 2020 ont été visionnées par l'équipe de terrain puis par une de nous (Sabrina Krief). Un premier tri des vidéos sur lesquelles des chimpanzés étaient visibles a permis dans un second temps de sélectionner et d'étudier les occurrences des comportements bipèdes au cours d'une année. En complément, un corpus de 21 vidéos supplémentaires rassemblant des observations de comportements bipèdes adoptés par les individus dans un contexte de collecte de miel à l'aide d'outils a été étudié.

2.3.2 Chimpanzé orphelin

- 11 Afin de compléter les données d'observation des chimpanzés sauvages, des vidéos de locomotions bipèdes chez un jeune chimpanzé élevé en milieu domestique mais non entraîné à la marche bipède ont été filmées avec un téléphone portable et transmises par ses gardiens. Elles ont été enregistrées en mai 2021 dès lors que l'individu adoptait

un comportement bipède observé. Au total 7 vidéos ont été analysées, dont la durée est de 8 à 58 secondes.

2.4 Analyse des vidéos

2.4.1 Comportements bipèdes

- 12 L'éthogramme du comportement de position chez les chimpanzés afin de définir les caractéristiques posturales des comportements bipèdes, réalisé par Videan et McGrew (2002), a été utilisé.

2.4.1.1 Type de comportement bipède

- 13 **Comportement bipède assisté.** Il est défini par les membres inférieurs supportant presque l'entièreté du poids du corps, avec un support minimal des autres parties du corps et un tronc redressé. L'individu s'appuie sur un objet de l'environnement ou sur un congénère par exemple.
- 14 **Comportement bipède non assisté.** Il est défini par les membres inférieurs supportant la totalité du poids du corps, sans support des autres parties du corps et un tronc redressé.

2.4.1.2 Etat du comportement bipède

- 15 **Posture.** Dans la posture bipède, les jambes assurent le soutien du corps sans déplacement, elle s'accompagne d'un tronc redressé (Figure 1a).
- 16 **Locomotion.** Dans la locomotion bipède, les jambes assurent à la fois le soutien et la propulsion, elle s'accompagne d'un tronc redressé (Figure 1b). La locomotion est considérée dès lors que les membres postérieurs de l'individu ne sont plus immobiles.

Figure 1



(A) posture bipède non assistée adoptée par un mâle adulte dans un contexte de vigilance en lisière de forêt ; (B) locomotion bipède non assistée adoptée par une femelle enfant dans un contexte de vigilance en lisière de forêt © Sebitoli Chimpanzee Project

2.4.2 Contextes

- 17 Des activités principales pouvant expliquer la posture et la locomotion bipèdes chez les chimpanzés sont étudiées : quête et transport de nourriture, charge, vigilance et fait de grimper aux arbres (Tableau 1). Deux grandes catégories environnementales ont été subdivisées. La catégorie « milieu ouvert » est composée de lisières de forêt, de champs et de sous-bois ouverts tandis que la catégorie « forêt » n'est caractérisée que de sous-bois denses.

Tableau 1

Contexte	Description
Extraction de nourriture	Activité de recherche de ressource alimentaire sous la surface du sol, au niveau du sol ou en hauteur à l'aide ou non d'outils
Transport de nourriture	Portage et/ou déplacement de nourriture, à l'aide d'une ou plusieurs partie(s) du corps
Charge	Comportement lié à la menace/l'intimidation, souvent associé à des vocalisations, des jets ou des tractions de branches et/ou parfois des tambourinages manuels
Vigilance	Surveillance de l'environnement au-delà des barrières visuelles afin d'augmenter la possibilité de détection, accompagnée d'une réduction de production de sons
Grimper arboricole	Grimper verticalement un arbre, assisté par les membres supérieurs

Ethogramme des contextes de posture et de locomotion bipèdes chez les chimpanzés de Sebitoli (Sources : Ueno & Fujita, 1998 ; Videan & McGrew, 2002 ; Carvalho et al. 2012 ; Cheyssac et al. 2015)

2.4.3 Variables

- 18 Afin de mettre en évidence les facteurs environnementaux et les comportements associés aux comportements bipèdes chez les chimpanzés de Sebitoli, 17 paramètres ont été pris en compte lors de l'analyse des vidéos (Tableau 2). Dans un premier temps, a été déterminé le nombre d'individus présents sur la vidéo montrant des comportements posturaux ou locomoteurs bipèdes, suivi de la caractérisation de ces comportements. Le nombre d'apparition des individus sur la totalité des vidéos sélectionnées ne représente pas le nombre de comportements bipèdes que l'individu va adopter. Un individu peut adopter plusieurs comportements bipèdes au cours d'une même vidéo et ne pas en adopter sur d'autres où il est présent. En outre, dans certains cas, les comportements bipèdes ne sont pas filmés dans leur intégralité en raison de la durée de la vidéo ou au déclenchement tardif de la caméra. Un événement est défini par des comportements bipèdes adoptés sur un même site, sur une même période et par un même groupe d'individus.
- 19 Les vidéos supplémentaires du chimpanzé Fidel permettent d'observer un comportement bipède locomoteur non contraint dans un milieu domestique.

Tableau 2

Variable	Modalités
Localisation de la caméra	Jardin ; Forêt
Type de localisation	Lisière de forêt ; Champ ; Sous-bois ouvert ; Sous-bois dense
Substrat	Au sol ; Dans un arbre
Nature du sol	Substrat sec et stable ; Substrat humide et glissant
Chemin	Pistes d'éléphants ; Chemins forestiers
Signe distinctif	Amputation d'une partie d'un membre locomoteur
Sexe	Mâle ; Femelle ; Inconnu
Classe d'âge	Adulte (>15 ans) ; Subadulte (10 - 14,9 ans) ; Juvenile (3 - 9,9 ans) ; Enfant (0 - 2,9 ans)
Interaction sociale	Port d'un enfant ; Contact physique entre individus
Contexte	Quête de nourriture ; Transport/portage de nourriture ; Charge ; Vigilance ; Locomotion arboricole ; grimper
Vocalisation	Avec vocalisation ; Sans vocalisation
Charge	Avec utilisation d'outil(s) ; Sans utilisation d'outil
Transport d'items	Maïs ; Outil(s)
Utilisation d'outils	Sous la surface du sol ; A la surface du sol ; A 1 mètre de hauteur
Comportement notable	Se gratte ; Mange
Assistance	Posture assistée ; Posture non assistée ; Locomotion assistée ; Locomotion non assistée
Type de support	Environnement ; Congénère

Facteurs considérés pour l'étude des comportements bipèdes chez les chimpanzés de Sebitoli

2.5 Visionnage et tri des vidéos

- 20 En Ouganda, les assistants de recherche visionnent les vidéos et consignent dans un fichier Excel, à chaque relevé de carte mémoire (chaque semaine), les informations suivantes : numéro de caméra, localisation (champ/forêt), marque de la caméra, durée

de la vidéo, coordonnées GPS, numéro de la vidéo, date, heure, mode (jour/nuit), habitat (Nord/Sud), espèces présentes, nombre d'individu, identification des différents individus présents si possible (chimpanzés), taille du groupe, nombre de nouveaux individus sur la vidéo, activité principale, activité détaillée, éventuels commentaires et signes distinctifs (plaies, malformations...). Les fichiers Excel de 2020 ont été combinés en un seul fichier qui comporte 19590 lignes soit autant de vidéos entre le 2 janvier et le 30 décembre 2020. A partir de ce fichier, les occurrences de comportements bipèdes ont été recherchées et les vidéos sélectionnées, visionnées.

- 21 Pour les comportements bipèdes dans un contexte de collecte de miel à l'aide d'outils, une étude préalable (données non publiées) a permis de sélectionner des vidéos présentant ce comportement. Les vidéos comportant des comportements bipèdes pendant des extractions de miel se répartissent ainsi : 16 premières vidéos enregistrées entre le 24 décembre 2016 et le 1^{er} janvier 2017, 2 le 26 novembre 2017, 2 le 27 avril 2018 et une dernière le 28 avril 2020. Elles sont enregistrées à trois périodes différentes et sur trois sites différents.
- 22 Les vidéos ayant filmé des humains ont été étudiées et triées pour sélectionner celles correspondant à des rondes réalisées par des fermiers (et non par l'équipe de recherche, des rangers ou encore des braconniers).

2.6 Analyse des données

- 23 Trois aspects des comportements bipèdes (locomoteurs et posturaux) sont étudiés : un premier permet de décrire les caractéristiques contextuelles et environnementales des bipédies au cours d'une année ; un second permet la description de comportements bipèdes associés à l'utilisation d'outils en contexte alimentaire ; un dernier permet d'étudier les comportements bipèdes d'un individu évoluant en milieu domestique.
- 24 Une base de données est établie pour chaque approche à partir des 17 facteurs décrits ci-dessus. L'ensemble des données a été analysé par méthode descriptive grâce au logiciel Microsoft Excel. Les résultats ont été obtenus grâce à l'utilisation de tableaux croisés dynamiques, de calculs de fréquences et de moyennes.

3 Résultats

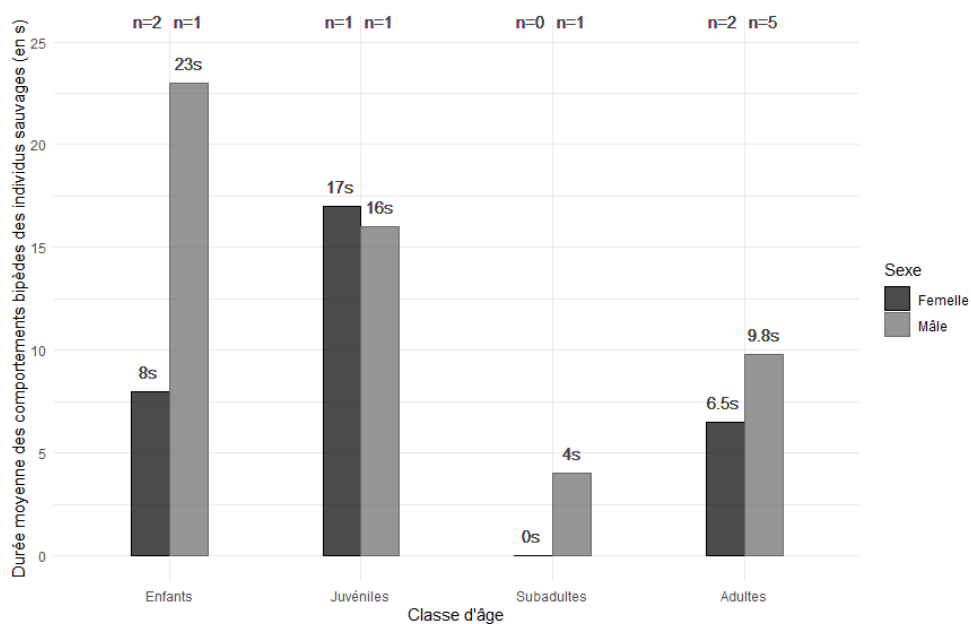
3.1 Vidéos des comportements bipèdes des chimpanzés sauvages de la communauté de Sebitoli

3.1.1 Occurrences des comportements bipèdes

- 25 Parmi les 19590 vidéos de 30 secondes enregistrées en 2020 par les 32 pièges vidéo, 1430 vidéos (7%) montrent des chimpanzés, et seuls 14 (1%) enregistrées sur 9 caméras présentent des comportements bipèdes. Les vidéos montrant des comportements bipèdes ont été enregistrées au cours de 12 journées totalisant 12 comportements bipèdes en janvier, 4 en juillet, 2 en mai et en novembre et 1 en avril (pour rappel, les caméras fonctionnent tous les jours de l'année).
- 26 Sur les 1430 vidéos enregistrées en 2020, 65 chimpanzés différents de la communauté de Sebitoli ont été identifiés. Treize d'entre eux (20%) adoptent des comportements bipèdes sur une vidéo au moins (Tableau 3). Parmi ces 13 individus, 8 mâles et 5

7 femelles ont été identifiées dont 7 adultes, 3 enfants, 2 juvéniles et 1 subadulte. Chaque classe d'âge et de sexe est représentée par une durée moyenne des comportements bipèdes (Figure 2).

Figure 2



Comparatif entre sexe et classes d'âge dans la durée moyenne en secondes des comportements bipèdes (postures et locomotions) des chimpanzés sauvages de la communauté de Sebitoli, avec n = le nombre de comportements bipèdes adoptés par classes d'âge et de sexe

- 27 Butchaman et Elliott, deux adultes mâles présentant un handicap ou une blessure identifiée sur les vidéos analysées (respectivement amputation du pied gauche au niveau de la cheville et blessure de piège récente à la main droite) font partie de ces individus.

Tableau 3

Individu	Classe de sexe et d'âge	Nombre de vidéos où l'individu est identifié	Nombre de comportements bipèdes
Woody	Mâle juvénile	3	5
Koji	Femelle enfant	4	4
Elliott	Mâle adulte	4	3
Individu 1	Femelle adulte	4	3
Individu 2	Mâle adulte	4	3
Griezou	Mâle adulte	1	3
Penelope	Femelle adulte	2	3
Butchaman	Mâle adulte	2	3
Bianca	Femelle juvénile	2	2
Albert	Mâle adulte	2	2
Dibaba	Femelle enfant	1	1
Grant	Mâle subadulte	2	1
Ivindo	Mâle enfant	2	1

Individus observés sur les caméras-trap ayant pratiqué des comportements bipèdes

- 28 Les comportements bipèdes observés sont soit posturaux (21 cas i.e. 62%), soit locomoteurs (13 cas i.e. 38%). Au total, 34 postures ou locomotions bipèdes ont été observées sur ces 14 vidéos avec 1 à 3 individus adoptant entre 1 et 3 comportements bipèdes sur chacune d'entre elles. Ont été répertoriés 12 événements réalisés sur 9 sites différents en forêt et en champ. Les 34 cas sont pratiqués à 62% par des mâles et à 38% par des femelles dont 59% par des adultes, 21% par des juvéniles, 17% par des enfants et 3% par un subadulte.

3.1.2 Type d'habitat

- 29 Les comportements bipèdes sont adoptés plus fréquemment en milieu ouvert de lisière (74%) qu'en forêt dense (26%). Sur 21 postures observées, 18 (86%) ont eu lieu en milieu ouvert dont 13 en lisière de forêt, 4 dans un champ et 1 en sous-bois ouvert. Les trois autres comportements posturaux ont été observés en forêt (14%) et plus précisément en sous-bois dense. Sur 13 cas locomoteurs, 7 (54%) ont été adoptés en milieu ouvert, dont 3 en lisière de forêt, 3 en sous-bois ouvert, et 1 dans un champ. Les six autres cas ont été observés en sous-bois dense (46%). Tous les comportements bipèdes ont été réalisés sur un sol stable, sans humidité apparente et non pentu. Dans 57% des cas, les comportements sont effectués sur des pistes à éléphants et dans 43% des cas sur des chemins forestiers.

3.1.3 Contexte d'observation

3.1.3.1. Analyse des comportements bipèdes

- 30 Quatre catégories de contexte ont été établies en fonction des comportements adoptés : (1) des comportements d'observation avec des postures de guet, (2) des comportements

d'alimentation comme la recherche ou le transport de nourriture, (3) des interactions sociales comme les charges, (4) des comportements arboricoles.

- 31 **Comportements de guet.** Cette catégorie représente le nombre le plus important de postures bipèdes avec 16 cas, dont 15 sont adoptés en lisière de forêt près des champs de maïs et 1 en sous-bois dense. Dans un cas, une femelle qui adopte un comportement bipède postural porte son enfant sur son dos. Quatre locomotions bipèdes de vigilance ont été observées (Figure 3a).
- 32 **Alimentation.** Elle comprend deux situations d'essai d'extraction de miel à l'aide d'outils de type « baguette » (1 locomotion et 1 posture) et 4 transports de nourriture domestique depuis un champ cultivé vers la forêt (3 locomotions et 1 posture) (Figure 3b). Les chimpanzés transportent des épis et des tiges de maïs des champs pour les consommer dans la forêt et ne pas être vus par les fermiers. Le premier cas observé de port de nourriture est adopté par une femelle adulte qui porte 5 épis de maïs dans ses bras et ses mains lors d'une marche bipède qui perdure après la sortie de la femelle du champ de la vidéo (détectable par le son émis lors de la marche de l'individu sur le sol) (Annexe – Vidéo 1). Le second cas est également adopté par une femelle adulte, Penelope, qui porte 5 épis de maïs dans ses bras, ses mains et sa bouche. Elle effectue tout d'abord une marche bipède qu'elle interrompt lorsqu'elle laisse tomber un épi. Elle adopte ensuite une posture bipède afin de ramasser l'épi, puis reprend une démarche bipède qui n'est pas enregistrée dans son entièreté car la vidéo est coupée après 30 secondes et le chimpanzé n'est plus visible le temps que la suivante se déclenche.
- 33 **Interactions sociales.** On observe 5 locomotions bipèdes de charge. Deux charges sont accompagnées d'utilisation d'outils de type « arme » : une longue branche d'arbre traînée au sol et un morceau de tronc fin et court jeté en l'air (Figure 3c) (Annexe – Vidéo 2). De plus, deux charges sont accompagnées par des tambourinages manuels au sol par les deux individus (Elliott et Griezou).
- 34 **Comportements arboricoles.** Une posture bipède d'un chimpanzé grim pant dans un arbre, ainsi que deux comportements de vigilance ont été enregistrés (Figure 3d) (Annexe – Vidéo 3). Les comportements de guet en direction des champs de maïs concernent dans les deux cas un individu qui grimpe dans un arbre et qui agrippe un tronc fin enserré par ses pieds autour. Ces deux individus sont des mâles, un adulte (Butchaman) et un juvénile (Woody).

Figure 3



Quatre types observés de comportements bipèdes **(A)** posturaux non assistés de deux mâles subadulte et adulte dans un contexte de vigilance en lisière de forêt ; **(B)** locomoteur non assisté d'une femelle adulte lors d'un contexte de transport de nourriture en sous-bois ouvert (enregistrement nocturne) ; **(C)** locomoteur assisté lors d'un contexte de charge par un mâle adulte en sous-bois dense ; **(D)** postural arboricole assistée d'un mâle adulte dans un contexte de vigilance en champ © Sebitoli Chimpanzee Project

3.1.3.2 Analyse des comportements de vigilance

- 35 Deux des quatre vidéos concernant des comportements bipèdes dans un contexte de vigilance en lisière de forêt, se déroulent au même endroit (même caméra et mêmes coordonnées GPS), à une même date (14/01/2020 à partir de 13h44min10sec) et lors d'une même période de gardiennage des champs de maïs par des fermiers. Plusieurs individus d'un même sous-groupe de chimpanzés se suivent. Au total, 7 comportements posturaux et locomoteurs bipèdes ont été adoptés par 5 individus sur les 10 présents sur ces 2 vidéos. Ces 7 cas sont enregistrés sur une période de 1 minute et 7 secondes. En considérant les interactions entre individus sur la première vidéo, on observe un ordre de passage des individus entre forêt et champs de maïs (Annexe – Vidéo 4). Le premier individu visible sur la vidéo, en tête du groupe (Grant, mâle subadulte), émet des vocalisations (gémissements/grognements) et se retourne vers le second individu qui apparaît (Elliott, mâle alpha de la communauté). Elliott est le premier individu à adopter un comportement bipède, suivi par Grant. Puis, Elliott se retourne vers Garbo (troisième individu, femelle adulte, mère de Grant). Garbo, qui porte son enfant (George), réalise une monte sur Elliott. Le cinquième individu visible sur la vidéo (Bianca, femelle juvénile) adopte une posture bipède en sous-bois (peu visible sur la vidéo) puis sur le chemin emprunté par Grant, Elliott, Garbo et George. Une troisième vidéo est enregistrée le même jour que les précédentes et par la même caméra. Les deux actions se déroulent à 1 minute et 44 secondes d'intervalle et lors d'un même gardiennage par les fermiers. Le gardien qui réalise la ronde avec un chien est observé sur les caméras 3 minutes et 1 seconde après le passage du groupe de chimpanzés. La quatrième vidéo enregistrée par la même caméra se déroule deux jours auparavant mais aucune ronde n'a été observée à cette période. Au cours des 16 comportements bipèdes adoptés sur ces 4 vidéos dans un contexte de vigilance en lisière de forêt, 5

montrent des individus grattant une partie de leur corps, tel que le ventre, le bras ou la jambe.

- 36 Au cours de l'année 2020, 143 actions de gardiennage ont été enregistrées par les caméras en lisière de forêt. Des fermiers, accompagnés de chiens dans 31 actions (soit 22%), font des rondes près des champs de maïs jusqu'à trois fois par jour. Quatorze d'entre elles (10%) se déroulent sur le même site que les quatre vidéos précédemment décrites.

3.1.4 Comportements bipède (Tableau 4)

3.1.4.1 Comportement bipède postural

- 37 Dans 5 cas sur 21, les comportements posturaux sont assistés : 1 individu qui grimpe dans un arbre, 1 autre lors d'un contexte de quête de nourriture où il pose sa main sur un tronc d'arbre et 3 autres lors d'un contexte de vigilance.

3.1.4.2 Comportement bipède locomoteur

- 38 Lors des 13 comportements locomoteurs, l'individu s'appuie sur un objet de l'environnement dans 2 cas. Dans l'un des deux cas, l'individu (Griezou) adopte une locomotion bipède rapide et propulse son corps à l'aide d'un arbre de plusieurs mètres de haut et de moins de 10 centimètres de diamètre qu'il saisit de la main. Dans le second cas, l'individu pose sa main sur un tronc d'arbre dans un contexte de quête de nourriture.

Tableau 4

Contexte	Comportement	Assistance	Nombre
			de comportement
Charge	Posture	Assistée	0
		Non assistée	0
	Locomotion	Assistée	1
		Non assistée	4
Grimper aux arbres	Posture	Assistée	1
		Non assistée	0
	Locomotion	Assistée	0
		Non assistée	0
Quête de nourriture	Posture	Assistée	1
		Non assistée	0
	Locomotion	Assistée	0
		Non assistée	1
Transport de nourriture	Posture	Assistée	0
		Non assistée	1
	Locomotion	Assistée	0
		Non assistée	3
Vigilance	Posture	Assistée	3
		Non assistée	15
	Locomotion	Assistée	1
		Non assistée	3

Nombre de comportements bipèdes en fonction du contexte, du type et de l'assistance

3.2 Vidéos de collecte de miel

39 Afin de mieux comprendre les comportements bipèdes associés à l'utilisation d'outils, 21 vidéos sont ajoutées au corpus de 2020 traitées précédemment. Ces 21 vidéos concernent des individus collectant ou tentant d'extraire du miel à l'aide d'outils. Cependant, les comportements observés sur ces vidéos n'est pas toujours directement associée à l'extraction de miel avec un outil mais concernent des comportements de vigilance, de fabrication d'outils ou d'observation des congénères lors de la collecte de miel. Les comportements bipèdes associés à la recherche de miel sans outil ont été traités à part : 2 comportements sont liés à des guets, 2 à l'observation des congénères lors de l'extraction de miel et 1 à la fabrication d'outils dans le but de collecter du miel.

3.2.1 Occurrences des comportements de collecte de miel

40 Sur les 21 vidéos de 30 secondes sur lesquelles des chimpanzés tentent d'extraire du miel, 16 présentent des formes de bipédies avec utilisation d'outils (76%). Sur les vidéos analysées, 11 individus ont été observés, dont 6 d'entre eux sont bipèdes (55%) (Tableau 5). Parmi ces 6 individus, 3 femelles, 2 mâles et 1 individu dont le sexe n'a pas pu être déterminé étaient présents. Parmi ces derniers, 3 enfants, 2 adultes et 1 juvénile ont été observés, mais aucun subadulte n'a été aperçu adoptant de comportement bipède durant cette période. Deux types de comportements bipèdes sont enregistrés : 25 cas posturaux (76%) pour 8 cas locomoteurs (24%) ; totalisant 33 cas observés sur les 16 vidéos avec 1 à 3 individus adoptant 1 à 3 comportements bipèdes de collecte de miel à l'aide d'outils. Cinq événements sur 4 sites différents en forêt ont été répertoriés. L'un de ces événements, enregistré sur 10 vidéos, se déroule dans un délai de moins de 15 minutes. Les 33 comportements bipèdes sont adoptés à 67% par des femelles, à 27 % par des mâles et à 6% par un individu dont le sexe n'a pas été déterminé ; dont 49% d'entre eux par des enfants, 39% par des adultes et 12% par un juvénile. L'utilisation d'outils pour la collecte de miel est réalisée seulement en sous-bois dense (forêt) et dans un contexte de recherche de nourriture. Tous les comportements bipèdes sont effectués sur un sol stable, sans humidité apparente, non pentu et dans une zone où seules des pistes animales permettent d'accéder au site.

Tableau 5

Individu	Classe de sexe et d'âge	Nombre de vidéos où l'individu est identifié	Nombre de comportements bipèdes observés
Individu 3	Femelle adulte	6	12
Individu 4	Femelle enfant	4	9
George	Mâle enfant	4	5
Woody	Mâle juvénile	2	4
Individu 5	Enfant de sexe non identifié	2	2
Gina	Femelle adulte	1	1

Nombre de comportements bipèdes en fonction de la hauteur d'utilisation d'outils, du type et de l'assistance.

3.2.2 Utilisation d'outils (Tableau 6)

- 41 Les outils sont des branches fines de plusieurs dizaines de centimètres de longueur, le plus souvent effeuillées par les chimpanzés avant usage. Dans 88% des 33 cas, les outils sont utilisés à environ un mètre du sol pour tenter d'extraire des produits d'abeilles dans un tronc d'arbre (Figure 4a) (Annexe – Vidéo 5). Toutes les postures bipèdes sont assistées (23) ainsi que la majorité des locomotions (5). Seul un déplacement bipède non assisté a été observé dans ce contexte. Dans la majorité des comportements bipèdes assistés, l'individu utilise le tronc d'arbre afin de soutenir une partie du poids de son corps. Mais un des enregistrements sur les 16 montre une femelle adulte s'appuyant sur la tête d'une jeune femelle pour se mettre debout.

Tableau 6

Hauteur d'utilisation d'outils	Comportement	Assistance	Nombre de comportements
A un mètre du sol dans un tronc ou une branche couchée	Posture	Assistée	23
		Non assistée	0
	Locomotion	Assistée	5
		Non assistée	1
A la surface du sol	Posture	Assistée	1
		Non assistée	0
	Locomotion	Assistée	0
		Non assistée	1
Sous la surface du sol dans une galerie souterraine d'abeilles mélipones	Posture	Assistée	0
		Non assistée	1
	Locomotion	Assistée	0
		Non assistée	1

Cas de comportements bipèdes à l'aide d'outils en fonction des individus.

- 42 Les caméras ont enregistré un cas de récolte de miel à l'aide d'outils au niveau du sol (vidéo du 28 Avril 2020). L'individu a, dans ce cas, adopté une posture assistée et une locomotion non assistée. De plus, un individu récoltant du miel dans un nid souterrain d'abeilles mélipones a été filmé, une fois en posture et une fois en locomotion non assistées (Annexe – Vidéo 6). Dans 3 cas sur 33, la collecte de miel est un succès, l'individu lèche ou suce la baguette qui lui a servi d'outil d'extraction (Figure 4b).

Figure 4



Deux exemples de comportements bipèdes posturaux : **(A)** assisté lors d'un contexte d'extraction de miel à l'aide d'outils à environ 1 mètre du sol par une femelle adulte ; **(B)** assisté lors d'un contexte de recherche de nourriture à l'aide d'outils à environ 1 mètre du sol durant lequel la femelle enfant se nourrit du miel récolté © Sebitoli Chimpanzee Project

3.3 Chimpanzé juvénile orphelin

3.3.1 Contexte social

- 43 Pour les 7 vidéos analysées de Fidel, 18 comportements bipèdes ont été observés dont deux ont été adoptés suite à une interaction avec un humain. Dans la première vidéo, Fidel se déplace en course bipède après être descendu du dos de son soigneur. Sur la seconde vidéo, Fidel marche en bipédie tout en buvant le contenu d'une bouteille de lait que le soigneur lui a donné auparavant.

3.3.2 Objets

- 44 Dans 11 cas sur 18, Fidel se déplace en bipédie avec au moins un objet : une bouteille (dans 3 cas pour une durée de 12 secondes), un tapis de 90 cm sur 190 cm pesant 1,5 kg (dans 8 cas pendant 40 secondes) et une chaussure pesant 200 g (dans 9 cas pour une durée de 48 secondes). Dans 8 cas, il se déplace avec la chaussure et le tapis, pendant 40 secondes et dans 1 cas, il se déplace avec la chaussure et la bouteille, pour une durée de 8 secondes.

3.3.3 Caractéristiques des comportements (Tableau 7)

- 45 **Vidéo 1 – 30/04/2021, durée = 24 secondes** : Fidel adopte 3 locomotions bipèdes (deux fois 2 secondes et une fois 8 secondes), les séquences étant entrecoupées à deux reprises par une locomotion tripède. Lors de ses trois locomotions bipèdes, il boit la bouteille de lait tendue par le soigneur et porte la chaussure (Annexe – Vidéo 7).
- 46 **Vidéo 2 – 04/2021, durée = 58 secondes** : Fidel adopte trois séquences de locomotions bipèdes rapides (une fois 8 secondes et deux fois 3 secondes) et deux postures bipèdes non assistées, en transportant le tapis et la chaussure, dans un contexte de jeu (Annexe – Vidéo 8). Les trois phases de locomotion alternent avec deux phases de postures bipèdes (3 et 12 secondes) pendant lesquelles Fidel observe l'environnement dans la direction du soigneur qui a quitté le champ de la vidéo. Les différentes phases d'action lui permettent de se déplacer sur plusieurs mètres.
- 47 **Vidéo 3 – 04/2021, durée = 17 secondes** : L'individu adopte une posture bipède non assistée de 12 secondes alors qu'il joue avec une corde accrochée en hauteur. Durant cette période de jeu, il garde les pieds au sol mais adopte une rotation de droite à gauche de son buste tout en tentant d'attraper la corde avec ses bras.
- 48 **Vidéo 4 – 04/2021, durée = 28 secondes** : Le chimpanzé tourne sur lui-même et joue avec un pneu accroché dans un arbre en alternant entre postures et locomotions bipèdes courtes assistées (Annexe – Vidéo 9).
- 49 **Vidéo 5/6/7 – 15/05/2021, durées = 8/9/10 secondes** : Fidel adopte trois locomotions bipèdes rapides non assistées (6, 7 et 9 secondes), alors qu'il transporte le tapis et la chaussure dans un contexte de jeu.

Tableau 7

Vidéo	Durée de la vidéo	Nombre de posture	Durée totale de posture	Nombre de locomotion	Durée totale de locomotion	Nombre de pas	Objet(s)
1	24	0	0	3	12	27	Bouteille Chaussure
2	58	2	4	3	14	49	Tapis
3	17	1	12	0	0	0	Corde
4	28	3	11	3	13	19	Pneu Balançoire Chaussure
5	8	0	0	1	6	19	Tapis Chaussure
6	9	0	0	1	9	27	Tapis Chaussure
7	10	0	0	1	7	26	Tapis Chaussure

Nombre de comportements bipèdes, de leur durée en secondes et du nombre de pas effectués par Fidel lors des locomotions bipèdes en fonction de la vidéo.

3.3.4 Comparaison individus sauvages et individu enculturé

- 50 Pour comparer – de façon non statistique car les effectifs sont trop faibles – les comportements bipèdes entre Fidel et les enfants de la communauté de chimpanzés de Sebitoli, 24 comportements ont été étudiés. Les 18 comportements adoptés par Fidel au

cours des 154 secondes de vidéo ainsi que les 6 comportements adoptés par 3 enfants (deux femelles et un mâle) au cours des 90 secondes de vidéo (Tableau 8).

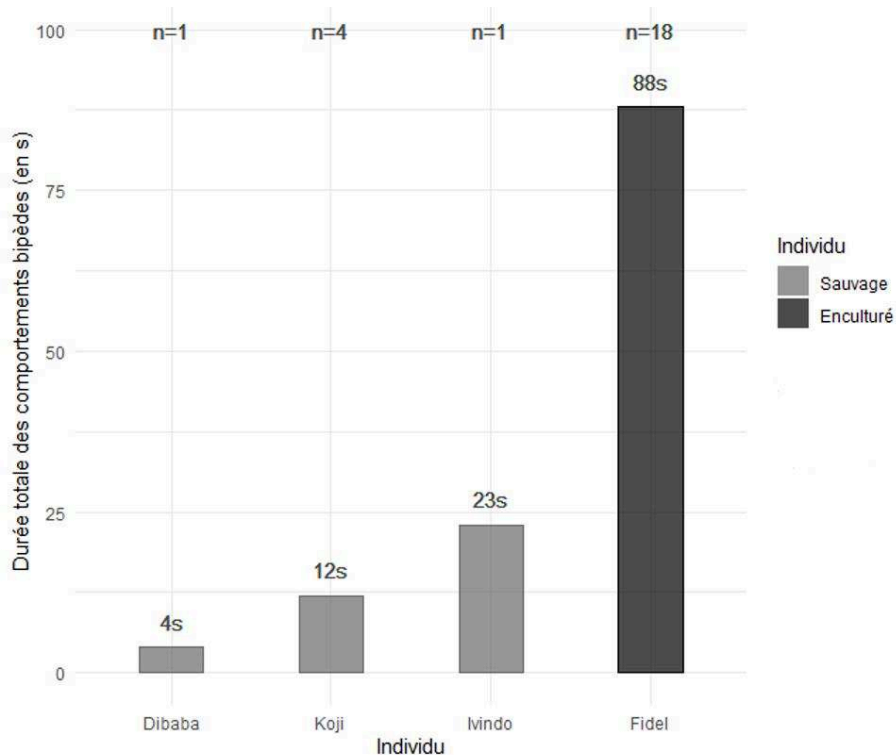
Tableau 8

Individu	Classe de sexe et d'âge	Nombre de posture	Temps de posture total	Nombre de locomotion	Temps de locomotion total	Nombre de pas
Ivindo	Mâle enfant	1	23	0	0	0
Koji	Femelle enfant	3	9	1	3	2
Dibaba	Femelle enfant	1	4	0	0	0

Nombre de comportements bipèdes, durées moyennes en secondes et nombre de pas moyens effectués durant les locomotions bipèdes des enfants de la communauté sauvage de Sebitoli

- 51 La durée moyenne de postures bipèdes adoptées par les deux femelles et le mâle de la communauté de Sebitoli est de 12 secondes alors que la durée moyenne effectuée par Fidel n'est que de 4,5 secondes. Cependant, la durée moyenne des locomotions de Fidel est de 5,5 secondes contre 3 secondes pour les individus de Sebitoli et le nombre de pas moyen est de 13,9 pour Fidel contre 2 pour ceux de Sebitoli. La durée totale des comportements bipèdes de Fidel est de 88 secondes tandis que la durée totale des comportements bipèdes des trois enfants de la communauté de Sebitoli est de 39 secondes (Figure 5).

Figure 5



Durée totale en secondes des comportements bipèdes (postures et locomotions) des enfants de la communauté de chimpanzés sauvages (Dibaba, Koji, Ivindo) et du chimpanzé enculturé (Fidel), avec n = le nombre de comportements bipèdes adoptés par individu

4 Discussion

4.1 Pièges vidéo

- 52 La méthode de caractérisation par pièges vidéo permet une analyse précise des comportements bipèdes spontanés, sans aucune interaction avec les individus observés. Elle permet d'enregistrer des comportements qui ne peuvent pas ou difficilement être détectés sans son utilisation. En effet, en lisière, les chimpanzés ne peuvent être suivis par les observateurs pour au moins deux raisons : (1) afin de déjouer la vigilance des fermiers, ils deviennent extrêmement silencieux et les observateurs les perdent ; (2) le SCP se refuse à suivre les chimpanzés en lisière. Se sentant rassurés par la présence des membres de l'équipe en qui les chimpanzés ont confiance, ces derniers pourraient : d'une part, consommer plus fréquemment les cultures ; et d'autre part pourraient prendre plus de risques les exposant au braconnage. Par ailleurs, l'enregistrement vidéo de comportement d'usage d'outils est rare et difficile, les observateurs ne pouvant suivre qu'une toute petite partie de la communauté chaque jour (comportement fission-fusion des chimpanzés). En outre, dans le cas d'*Apis mellifera*, l'approche des colonies d'abeilles est dangereuse pour les observateurs. L'usage de vidéos aux sites de ruche permet donc d'accroître les opportunités d'enregistrement des pratiques d'extraction de miel. Cette méthode présente néanmoins des limites. Ainsi, les caméras, placées généralement près du sol, ne permettent pas d'enregistrer les comportements arboricoles. Les actes de destruction des caméras par les braconniers contraignent le choix de leur distribution dans la zone de Sebitoli dans des endroits peu visibles. Par ailleurs, le cadrage et la durée fixes ne permettent pas toujours d'avoir accès aux informations qui pourraient être pertinentes. La vidéo datant du 28 Avril 2020 présente un individu tentant de collecter du miel au niveau du sol à l'aide d'un outil. Cependant, la caméra placée en hauteur, ne permet pas de filmer le sol et la partie inférieure du corps de l'animal. Certains comportements bipèdes adoptés par l'individu sont déduits à partir des mouvements du tronc et des bras.
- 53 La faible durée des comportements locomoteur des enfants de la communauté de Sebitoli peut être également expliquée par le fait que l'individu adopte ce comportement en alternant avec des postures bipèdes. Au cours de ces postures, l'individu peut réaliser entre 1 ou 2 pas, adaptant ainsi sa posture à l'action qu'il réalise. Seuls les comportements bipèdes dans un contexte de transport de nourriture permettent aux individus de se déplacer sur une distance de plusieurs mètres. Dans les deux cas enregistrés, la caméra s'est déclenchée en détectant l'individu au loin et cela n'a pas permis de voir entièrement le comportement bipède locomoteur.

4.2 Classes d'âge et de sexe

- 54 Pour le corpus analysé de vidéos de 2020, la majorité des comportements bipèdes a été réalisé par des mâles (62%) et notamment par des adultes (59%) tandis que pour le corpus de vidéos de collecte de miel, ce sont les femelles (67%) et les enfants (49%) qui réalisent la majorité des comportements bipèdes. Pour le corpus de vidéos de 2020, les classes d'âge et de sexe ayant réalisé la majorité des comportements bipèdes correspondent aux proportions des différentes classes d'âge et de sexes de la population observée (65 individus). La partie de la population observée (65 individus)

est représentée à 51% par des mâles et à 51% par des adultes. Pour le premier corpus, ce sont les mâles subadultes qui sont le moins bipèdes, tandis que ce sont les enfants de sexe inconnu puis les mâles juvéniles dans le second corpus. Un individu, Woody (mâle juvénile) a adopté des comportements bipèdes, à la fois sur les vidéos de 2020 et celles de collecte de miel.

- 55 De plus, les différentes classes d'âge et de sexe ne sont représentées qu'une seule fois par vidéo, à l'exception de la classe mâle adulte qui l'est deux fois dans l'une des vidéos en lisière de forêt dans un contexte de vigilance. Les comportements sont adoptés par toutes les classes d'âge et de sexe, mais dans différents contextes. Les comportements de charge et de quête de nourriture ont été adoptés par des mâles tandis que les comportements de transport de nourriture et de grimper aux arbres ont été adoptés par des femelles. En revanche, les comportements de vigilance ont été réalisés par des femelles, des mâles et par toutes les classes d'âges. Un nombre plus important d'observations est nécessaire afin de faire une interprétation pertinente de ces résultats. En effet, le comportement de grimper aux arbres, par exemple, n'a été observé qu'une seule fois et a été réalisé par une femelle adulte. De même, les comportements de charge ont été observés lors de deux vidéos et ont été réalisés par des mâles adultes. Nous ne pouvons donc pas confirmer que ces différents comportements ne sont pas adoptés par des individus de l'autre sexe. Doran (1993) a réalisé une étude sur les différences entre les sexes dans le comportement de positions des chimpanzés adultes, en essayant de déterminer si la taille du corps influence la locomotion et la posture. Ses résultats indiquent qu'il n'y a pas de différences entre les sexes dans l'activité locomotrice globale. Toutefois, elle montre que les différences posturales entre sexe ne concernent que des comportements arboricoles (différences de taille corporelle).
- 56 Nous avons pu observer des différences entre les classes d'âge dans l'adoption des comportements bipèdes. Sarringhaus et al. (2014) ont montré qu'à mesure que les individus vieillissent, les chimpanzés s'engagent dans moins de modes ou sous-modes locomoteurs. Ceci pourrait permettre d'expliquer, en partie, le fait que ce sont les enfants et les juvéniles qui présentent les comportements bipèdes les plus longs. En revanche, l'observation d'un cas unique, ne peut expliquer la durée des comportements bipèdes adoptés pour les subadultes. Dans cette même étude, les auteurs discutent des comportements posturaux, en énonçant que les jeunes individus en affichent une plus grande gamme que les chimpanzés plus âgés. Il est donc possible que les jeunes individus adoptent plus de postures bipèdes que les adultes. Ils ont également résumé, en référence aux études de Dunbar et Badam (1998) et de Workman et Covert (2005), que les individus subadultes ont un répertoire positionnel plus large que les adultes. Notre étude ne nous a permis de valider ou d'infirmier cette hypothèse, en raison du nombre insuffisant d'observations de cette classe d'âge d'individus. Les différences dans le comportement locomoteur et positionnel entre notre étude de cas et la littérature peuvent, en partie, s'expliquer par la variabilité de l'habitat entre deux populations de sites différents (Sarringhaus et al. 2014).

4.3 Vidéos des comportements bipèdes des chimpanzés sauvages de la communauté de Sebitoli

- 57 Comme énoncé par Hewes (1964), nous avons constaté que la locomotion bipède pouvait être adoptée par les individus quand ils transportent de la nourriture. Nous avons également constaté, contrairement aux études de Videan et McGrew (2002) ou de Carvalho et al. (2012), que lors des comportements bipèdes dans un contexte de quête de nourriture, de charges ou de vigilance, les individus pouvaient également adopter des comportements de locomotion. De plus, à l'exception du contexte de charge, les comportements bipèdes ont été réalisés à proximité de la lisière de forêt. En effet, la région de Sebitoli est proche d'un milieu anthropisé. Les paysages, autour du parc, sont composés de plantations de thé, d'eucalyptus et de champs de maïs (Bortolamiol et al. 2014). Les limites du parc correspondent plus ou moins à la lisière de forêt mais certaines exploitations agricoles peuvent offrir une continuité dans la recherche des ressources alimentaires. Tout ceci favorise des incursions de la part des chimpanzés et plus généralement des animaux sauvages en dehors des limites du parc (Bortolamiol et al. 2017). Les chimpanzés visitent régulièrement les cultures de maïs dans la zone de Sebitoli. Ces consommations fréquentes de tiges et d'épis de maïs poussent les fermiers à effectuer des rondes de gardiennage aux abords des champs. Ces dernières, réalisées avec des chiens qui attaquent parfois les chimpanzés, expliquent la crainte et l'anxiété exprimées ici par les comportements sociaux (monte de Garbo sur Elliott) et les vocalisations, d'où la vigilance adoptée par les chimpanzés à la lisière de forêt et notamment les comportements bipèdes permettant aux individus d'élargir leur champ de vision et de repérer les menaces éventuelles. Les chimpanzés tentent donc d'échapper à la surveillance dans les champs soit en vérifiant l'absence de gardien de jour, soit en décalant leur rythme d'activité. Les observations précédentes montrent qu'en période nocturne, les chimpanzés sont moins sujets aux diarrhées et montrent moins de signes d'anxiété (Krief et al. 2014). De plus, lorsque les cultures ne sont pas mures, les individus n'effectuent plus ces comportements de vigilance en lisière de forêt.
- 58 Sur 4 vidéos de 2020, on observe que certains chimpanzés adoptent un comportement bipède (notamment de posture) en lisière de forêt lorsqu'au moins un autre individu était déjà bipède. Dans deux de ces cas, un contact visuel ou sonore a été établi entre deux congénères avant de se mettre debout. Kendal et al. (2015) ont montré que, chez des chimpanzés en captivité, les individus de rang inférieur ou intermédiaire copient les individus dominants. Ce comportement a été identifié dans l'une des vidéos analysées. Grant (mâle subadulte) adopte une posture bipède après avoir observé Elliott (mâle alpha de la communauté).
- 59 Afin de limiter les incursions des chimpanzés dans les cultures de maïs, l'objectif futur du SCP est de réussir à accompagner les fermiers afin de réaliser au moins une ronde de gardiennage par heure aux abords des champs et à rappeler le danger de l'utilisation des chiens (interdite par l'Uganda Wildlife Authority) destinés à effrayer les chimpanzés. La présence quasi constante des fermiers pourrait permettre de limiter la présence des chimpanzés en lisière de forêt et ainsi réduire le nombre de comportement de vigilance à cet endroit.

4.4 Vidéos de collecte de miel

- 60 Lors de l'analyse des comportements bipèdes associés à la recherche de miel sans outil, deux comportements d'observations de la part d'un jeune chimpanzé ont été enregistrés. Comme le montrent les résultats de l'étude de Biro (2003) sur la transmission de l'utilisation d'outils chez les chimpanzés sauvages, les individus ont tendance à observer leurs congénères lors des activités d'utilisation d'outils.

4.5 Chimpanzé juvénile orphelin

- 61 En République Centrafricaine, Sabrina Krief accompagne la prise en charge sanitaire, comportementale et administrative de Fidel depuis 2 ans avec comme objectif son transfert dans un sanctuaire. Cependant il n'y a pas de structure permettant d'accueillir des chimpanzés saisis dans ce pays et le transfert dans un sanctuaire en dehors du pays d'origine est difficilement réalisable. La majorité des sanctuaires ne sont plus dans la capacité d'accueillir d'autres individus, par manque de place ou de financements. Les coûts de déplacements d'un individu ainsi que sa prise en charge tout au long de sa vie sont onéreux. Très peu d'individus ont l'opportunité de retrouver leur milieu naturel qui ne présente pas de menace pour eux, en raison de la présence d'humains dans leur domaine vital. La solution serait de stopper le braconnage des chimpanzés pour éviter l'engorgement des sanctuaires.
- 62 L'étude des comportements bipèdes de cet individu a permis une comparaison avec les comportements bipèdes des enfants de la communauté de chimpanzés sauvages de Sebitoli. Cependant, la méthode est un peu différente puisque Fidel est filmé par téléphone portable lorsqu'il adopte un comportement bipède, tandis que l'enregistrement des comportements des individus sauvages est réalisé de façon automatique par les pièges caméras. Les données recueillies montrent une différence de contexte dans les 2 cas : surveillance et anxiété chez les chimpanzés sauvages, jeu et détente chez Fidel. Les vidéos révèlent un faible écart dans la durée moyenne de locomotion bipède mais un écart important dans le nombre moyen de pas effectués au cours du déplacement. Fidel fait un nombre de pas supérieur à celui des enfants de la communauté de Sebitoli dans un temps moyen similaire et cela peut s'expliquer par le fait qu'il adopte des bipédies rapides (courses) en portant des objets familiers qui le rassurent. Cela lui permet de réaliser un nombre conséquent de pas dans un temps restreint et de se déplacer sur des distances de plusieurs mètres. Tandis que les deux femelles de Sebitoli adoptent leurs comportements de vigilance en lisière de forêt en alternant entre postures et locomotions bipèdes de quelques pas correspondant à l'analyse d'une situation nécessitant l'immobilité avant une prise de décision : elles se déplacent sur de courtes distances, ajustent leurs comportements posturaux afin d'observer les champs de maïs, potentiellement surveillés par les fermiers et adaptent leurs comportements en fonction, à savoir entrer dans le jardin ou fuir. Ainsi la durée des comportements statiques pour les chimpanzés de milieu naturel est plus élevée que pour Fidel. Cela peut s'expliquer par le fait que l'enfant mâle de Sebitoli adopte une posture de 23 secondes dans un contexte de vigilance. C'est la posture bipède la plus longue enregistrée dans les vidéos de 2020, âge et sexe confondus. Fidel, lors des enregistrements n'adopte que deux postures bipèdes dans un contexte d'observation

avant d'adopter une nouvelle locomotion bipède. Lors de ces postures, il observe son soigneur qui a quitté le champ de la vidéo.

- 63 Il est important de noter que Fidel est né dans son milieu naturel mais a été élevé par des humains avec peu de contact avec d'autres chimpanzés depuis sa prise en charge. Furlong et al. (2008) soutiennent que l'enculturation a un impact sur l'apprentissage social et plus largement sur la cognition sociale. Plusieurs études ont prouvé que les primates non-humains élevés par l'homme copient souvent des actions spécifiques (Tomasello et al. 1993 ; Bjorklund & Bering 2003). A cela Buttelman et al. (2007) ajoutent qu'il serait concevable que les jeunes individus enculturés puissent imiter les autres en tenant compte des raisons de leurs actions. Des études supplémentaires pourraient permettre de déterminer quel est le rôle de cette imitation dans l'adoption de locomotion bipède par un jeune chimpanzé enculturé.

4.6 Anatomie

- 64 Il serait intéressant d'étudier s'il y a des différences anatomiques et/ou biomécaniques des comportements bipèdes entre chimpanzés sauvages et enculturés. L'orientation de la tête, la position des pieds, l'inclinaison de la colonne vertébrale ainsi que des membres antérieurs et postérieurs ont été observés dans cette étude. Cependant, le cadrage et la lisibilité des vidéos n'ont pas permis d'obtenir suffisamment de données pour la réalisation d'analyses. Ces facteurs pourraient être approfondis lors d'une prochaine étude. En effet, Canington et ses co-auteurs (2018) ont montré, chez les gorilles (*Gorilla gorilla gorilla*), que la morphologie des os longs était similaire chez les nourrissons mais divergeait chez les adultes entre individus captifs et individus sauvages. Bello-Hellegouarch et al. (2013) ont fait le constat inverse, ils ont montré qu'il n'y avait pas de différence significative dans la forme de la scapula entre des groupes sauvages et captifs au sein d'une même espèce, étude réalisée chez plusieurs espèces de grands singes. Une étude approfondie pourrait permettre de mieux comprendre les différences morphologiques entre individus sauvages et ceux élevés en milieu humain, notamment en zoo, et ainsi permettre d'évaluer les effets de la captivité sur les différences structurelles osseuses liées la locomotion chez différentes espèces de primates.

5 Conclusion

- 65 Les deux cas (i.e. comportements bipèdes chez des chimpanzés sauvages et enculturé) que nous avons étudié montrent que la proximité avec les humains peut engendrer des comportements bipèdes mais pour des raisons différentes. De plus, les résultats de cette étude nous ont permis de valider les deux hypothèses initiales : (1) Lors de l'adoption de comportements bipèdes, les individus sauvages de la communauté de Sebitoli ont libéré leurs mains afin de réaliser des tâches non associées à la locomotion ; (2) le chimpanzé enculturé a adopté plus de comportements bipèdes que les individus sauvages de la même classe d'âge.
- 66 L'utilisation de pièges vidéo dans l'étude des comportements bipèdes chez les chimpanzés sauvages de la communauté de Sebitoli a permis d'apporter une méthodologie complémentaire dans l'observation des occurrences de ces comportements en fonction des sites de poses des caméras. Aux abords des champs de

mais, cette méthode permet de mettre en évidence chez ces chimpanzés, des comportements bipèdes répétés dans des contextes de vigilance ou de quête nourriture, mais aussi moins répétés dans des contextes de transport de nourriture ou de charges au cours d'une année. Lorsque les pièges vidéo sont placés près de ruches d'abeilles sauvages, il est possible d'observer de nombreux comportements bipèdes accompagnés d'utilisation d'outils d'extraction. L'étude permet également de comparer les comportements bipèdes de chimpanzés sauvages et d'un jeune chimpanzé enculturé. Contrairement aux individus sauvages, le jeune chimpanzé orphelin semble adopter davantage des comportements locomoteurs bipèdes. L'impact de l'enculturation sur les comportements de position et de locomotion reste à étudier ainsi que l'association au jeu et au jeune âge de l'individu. La mise en place d'un protocole spécifique d'enregistrement de comportements bipèdes lors des suivis journaliers individuels pourrait permettre de mieux estimer leur occurrence en fonction des contextes autres que ceux se produisant en lisière de forêt et proche des ruches, notamment lors des charges et dans les arbres lors de l'alimentation. Au-delà des comportements bipèdes, des comportements tripèdes sont observés dans les enregistrements. Il serait intéressant de réaliser des études supplémentaires afin de les caractériser et comparer les données entre individus sauvages et individus enculturés.

Remerciements

- 67 Les données ont été collectées dans le cadre d'un accord scientifique signé entre le Muséum national d'Histoire naturelle, l'Uganda Wildlife Authority et l'Université de Makerere (SJ445-12). Nous remercions l'Uganda Wildlife Authority et l'Uganda National Council for Science and Technology pour nous avoir donné l'autorisation de mener cette étude ainsi que le Muséum national d'Histoire naturelle et le Projet pour la Conservation des Grands Singes pour l'assistance logistique au projet. Nous remercions J.M Krief co-directeur de Sebitoli Chimpanzee Project et les assistants de terrain pour leur travail sur le terrain dans le PNK. Lise Pernel remercie l'UICN-SOS 2021B-049 qui a soutenu financièrement ce travail d'analyse. Le SCP remercie l'UICN-SOS 2021B-049 pour son soutien financier qui a permis l'analyse des données par Lise Pernel et la Fondation pour la Nature et l'Homme, la Fondation Prince Albert II et le Fonds Français pour l'Environnement Mondial pour leur soutien financier permettant la collecte des données à Sebitoli. Sabrina Krief remercie la personne ayant recueilli le chimpanzé orphelin Fidel pour la transmission des vidéos et des informations le concernant.

Conflits d'intérêts

- 68 Les auteurs déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêt.

BIBLIOGRAPHIE

- Bello-Hellegouarch G, Potau JM, Arias-Martorell J, Pastor JF, Pérez-Pérez A. 2013. Brief communication: Morphological effects of captivity: A geometric morphometric analysis of the dorsal side of the scapula in captive-bred and wild-caught hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology* 152: 306-310.
- Biro D, Inoue-Nakamura N, Tonooka R, Yamakoshi G, Sousa C, Matsuzawa T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition* 6: 213-223.
- Bjorklund D, Bering J. 2003. A note on the development of deferred imitation in enculturated juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Review* 23: 389-412.
- Bortolamiol S, Cohen M, Potts K, et al. 2014. Suitable habitats for endangered frugivorous mammals: small-scale comparison, regeneration forest and chimpanzee density in Kibale National Park, Uganda. *PLoS One* 9(7): e102177.
- Bortolamiol S, Raymond R, Simon L. 2017. Territoires des humains et territoires des animaux : éléments de réflexions pour une géographie animale. *Annales de géographie* 4(4): 387-407.
- Buttelmann D, Carpenter M, Call J, Tomasello M. 2007. Enculturated chimpanzees imitate rationally. *Developmental Science* 10(4): F31-F38.
- Call J, Tomasello M. 1996. The effect of humans on the cognitive development of apes. In A. E. Russon, K. Bard, A., Parker, S.T. (Eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes* (pp. 371-403). Cambridge University Press.
- Canington SL, Sylvester AD, Burgess ML, Junno JA, Ruff CB. 2018. Long bone diaphyseal shape follows different ontogenetic trajectories in captive and wild gorillas. *American Journal of Physical Anthropology* 167(2): 366-376.
- Carpenter M, Nagell K, Tomasello M, Butterworth G, Moore C. 1998. Social Cognition, Joint Attention, and Communicative Competence from 9 to 15 Months of Age. *Monographs of the Society for Research in Child Development* 63(4): 1-174.
- Carvalho S, Biro D, Cunha E, Hockings KJ, McGrew WC, Richmond BG, Matsuzawa T. 2012. Chimpanzee carrying behaviour and the origins of human bipedality. *Current Biology* 22(6): R180-R181.
- Cheyssac J. 2015. Etude comportementale et resocialisation des chimpanzés captifs : approche méthodologique et applications. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT (Thèse d'exercice), 140p.
- Coppens Y, Senut B. (Eds.) 1991. *Origine(s) de la Bipédie chez les Hominidés*. Cahiers de Paléoanthropologie, Edition du CNRS, Paris, 301p.
- Doran DM. 1993. Sex differences in adult chimpanzee positional behavior: the influence of body size on locomotion and posture. *American Journal of Physical Anthropology* 91(1): 99-115.
- Dunbar DC, Badam GL. 1998. Development and posture in free-ranging primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 22: 541-546.
- Fleagle J, Stern JT, Jungers W, Susman RL, Vangor AK, Wells JP. 1981. Climbing: A biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symposia of the Zoological Society of London* 48: 359-75.

- Furlong EE, Boose KJ, Boysen ST. 2008. Raking It in: The Impact of Enculturation on Chimpanzee Tool Use. *Animal Cognition* 11(1): 83-97.
- Hartter J, Goldman AC. 2009. Life on the Edge: Balancing Biodiversity, Conservation, and Sustaining Rural Livelihoods around Kibale National Park, Uganda. *Focus On Geography* 52(1): 11-17.
- Hewes GW. 1964. Hominid Bipedalism: Independent Evidence for the Food-Carrying Theory. *Science* 146(3642): 416-418.
- Hunt K. 1994. The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution* 26: 183-202.
- Ishell L, Young T. 1996. The evolution of bipedalism in hominids and reduced group size in chimpanzees: alternative responses to decreasing resource availability. *Journal of Human Evolution* 30: 389-397.
- Ishida H. 2006. Current thoughts on terrestrialization in African Apes and the origin of human bipedalism. In H Ishida, RH Tuttle, M Pickford, N Ogihara, M Nakatsukasa (Eds.), *Human Origins and Environmental Backgrounds* (pp. 259-266). Springer.
- Kendal R, Hopper LM, Whiten A, Brosnan SF, Lambeth SP, Schapiro SJ, Hoppitt W. 2015. Chimpanzees copy dominant and knowledgeable individuals: implications for cultural diversity. *Evolution and human behavior* 36(1): 65-72.
- Krief S, Berny P, Gumisiriza F, et al. 2017. Agricultural expansion as risk to endangered wildlife: Pesticide exposure in wild chimpanzees and baboons displaying facial dysplasia. *Science of the Total Environment* 598: 647-656.
- Krief S, Cibot M, Bortolamiol S, Seguya A, Krief JM, Masi S. 2014. Wild Chimpanzees on the Edge: Nocturnal Activities in Croplands. *PLoS One* 9(10): e109925.
- Napier J. 1967. The Antiquity of Human Walking. *Scientific American* 216 (4): 56-67.
- Pontzer H, Raichlen DA, Rodman PS. 2014. Bipedal and quadrupedal locomotion in chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 66: 64-82.
- Preuschoft H. 2004. Mechanisms for the Acquisition of Habitual Bipedality: Are There Biomechanical Reasons for the Acquisition of Upright Bipedal Posture? *Journal of Anatomy* 204(5): 363-84.
- Sarringhaus LM, Maclatchy LM, Mitani JC. 2014. Locomotor and postural development of wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 66: 29-38.
- Senut B. 1989. Climbing as a crucial pre-adaptation for human bipedalism. *Ossa* 14 (1988-1989): 35-44.
- Senut B. 2014. When the ancestors were arboreal. *Antiquity* 88(341): 921-922.
- Sockol MD, Raichlen DA, Pontzer H. 2007. Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(30): 12265-12269.
- Struhsaker TT. 1997. *Ecology of an African Rain Forest: Logging in Kibale and the Conflict between Conservation and Exploitation*. Gainesville, University Press of Florida, 432p.
- Thorpe S, McClymont J, Crompton R. 2014. The arboreal origins of human bipedalism. *Antiquity* 88(341): 906-914.
- Tomasello M, Savage-Rumbaugh S, Kruger A. 1993. Imitative Learning of Actions on Objects by Children, Chimpanzees, and Enculturated Chimpanzees. *Child Development* 64(6): 1688-1705.

Ueno Y, Fujita K. 1998. Spontaneous Tool Use by a Tonkean Macaque (*Macaca tonkeana*). *Folia Primatologica* 69(5): 318-324.

Videan EN, McGrew WC. 2002. Bipedality in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and bonobo (*Pan paniscus*): testing hypotheses on the evolution of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology* 118(2): 184-90.

Wackerly N. 2019. Thermo-imaging bipedalism on the savanna: Chimpanzee locomotion at Fongoli, Senegal and implications for the evolution of hominin bipedalism. Iowa State University (Doctoral dissertation, Graduate Theses and Dissertations 17594).

Washburn SL. 1967. Behaviour and the Origin of Man. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain* 1967: 21-27.

Workman C, Covert HH. 2005. Learning the ropes: The ontogeny of locomotion in red-shanked douc (*Pygathrix nemaeus*), Delacour's (*Trachypithecus delacouri*), and Hatinh langurs (*Trachypithecus hatinhensis*). I. Positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 371-380.

RÉSUMÉS

Afin de mieux comprendre les pressions sélectives liées à l'émergence des comportements bipèdes dans la lignée humaine, l'étude de ces derniers et de leur contexte chez les chimpanzés actuels (*Pan troglodytes*) permet d'apporter des éléments de comparaison. Ici, les bipédies chez des chimpanzés sauvages en milieu naturel et un chimpanzé vivant chez des humains ont été étudiées. En milieu naturel, l'adoption de comportements bipèdes permettrait aux chimpanzés de se dresser pour détecter d'éventuelles menaces, ou alternativement de libérer leurs mains pour transporter des objets ou extraire de la nourriture peu accessible, ou encore de parader. Pour étudier ces contextes, à partir de vidéos issues de caméras à détection de présence posées à Sebitoli, dans le Parc National de Kibale en Ouganda, les comportements bipèdes adoptés par les chimpanzés ont été recherchés et analysés. Par ailleurs, la bipédie d'un chimpanzé juvénile mâle orphelin de 4 ans recueilli et élevé par des humains a été étudiée à partir de vidéos. Sur les 1451 vidéos enregistrées, les chimpanzés sauvages ont adopté des comportements bipèdes sur 35 d'entre eux. Dix étaient liés à des postures de vigilance à la lisière de leur habitat forestier où se trouvent des champs de maïs gardés par des fermiers et 18 montrent des comportements bipèdes liés à la recherche de miel à l'aide d'outils de type baguettes. Peu d'enregistrements de charges (3) et de transport de nourriture (2) ont été détectés par cette méthode. En revanche, la plupart (11) des bipédies du chimpanzé orphelin concernait des cas de transport ou de manipulation d'objets. L'étude des bipédies chez les individus sauvages et l'individu orphelin (juvénile mâle) a montré chez le jeune orphelin, un nombre de pas moyen (13,9 vs 2 pas) et une durée moyenne de déplacement en bipédie (5,5 vs 3 secondes) supérieurs aux chimpanzés sauvages.

To better understand the selective pressures associated with the emergence of bipedal behaviours in the human lineage, the study of bipedal behaviours and their context in modern chimpanzees (*Pan troglodytes*) provides some basis for comparison. Bipedalism in chimpanzees in the wild and a chimpanzee living with humans were studied to achieve this. In the wild population, the adoption of bipedal behaviours enables chimpanzees to stand up to detect possible threats, free their hands for carrying objects, extract food that is difficult to access, or parade. Using videos from presence detection cameras set up in Sebitoli, Kibale National Park, Uganda, the bipedal behaviours adopted by wild chimpanzees were researched and analysed to study their contexts. In addition, the bipedalism of a 4-year-old orphaned juvenile male chimpanzee rescued and raised by humans was studied using video. Wild chimpanzees exhibited

bipedal behaviours in 35 out of the 1451 videos recordings. Ten instances were related to vigilant postures at the edge of their forest habitat where there are cornfields guarded by farmers and 18 show bipedal behaviours associated with foraging for honey using stick-like tools. This method detected few records of charging (3) or carrying food (2). In contrast, most (11) of the orphan chimpanzee's bipedal behaviours involved carrying or handling objects. The study of bipedalism in wild individuals and the orphaned individual (male juvenile) showed that the orphaned juvenile had a higher average number of steps (13.9 vs 2 steps) and duration of bipedalism (5.5 vs 3 seconds) than wild chimpanzees.

INDEX

Mots-clés : Bipédie, Pan troglodytes, Sebitoli, Anthropisation, Utilisation d'outils, Collecte de miel

Keywords : Bipedalism, Pan troglodytes, Sebitoli, Anthropization, Tool use, Honey extraction

AUTEURS

LISE PERNEL

Eco-Anthropologie UMR 7206 (MNHN/CNRS/Paris Diderot), Muséum National d'Histoire

Naturelle, Musée de l'Homme, 17 Place du Trocadéro, 75116 Paris, France

Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project (PCGS), Kibale National Park, Fort Portal, Uganda

Auteure pour la correspondance : lise.pernel@laposte.net

BRIGITTE SENUT

Centre de Recherche en Paléontologie - Paris (CR2P), Muséum national d'Histoire naturelle,

CNRS, Sorbonne Université, CP 38, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France

DOMINIQUE GOMMERY

Centre de Recherche en Paléontologie - Paris (CR2P), CNRS, Muséum national d'Histoire

naturelle, Sorbonne Université, Campus Pierre et Marie Curie-SU, T.46-56, E.5, 4 Place Jussieu,

75005 Paris, France

JOHN PAUL OKIMAT

Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project (PCGS), Kibale National Park, Fort

Portal, Uganda

EDWARD ASALU

Uganda Wildlife Authority Plot, 7 Kira Rd, Kampala, Ouganda

SABRINA KRIEF

Eco-Anthropologie UMR 7206 (MNHN/CNRS/Paris Diderot), Muséum National d'Histoire

Naturelle, Musée de l'Homme, 17 Place du Trocadéro, 75116 Paris, France

Sebitoli Chimpanzee Project, Great Ape Conservation Project (PCGS), Kibale National Park, Fort

Portal, Uganda