

# Modes de regroupement flexibles dans une communauté de chimpanzés de l'ouest et de l'est

Kathelijne Koops<sup>1,2</sup> | Walter Akankwasa<sup>3</sup> | Henry Didier Camara<sup>4</sup>  
 Maegan Fitzgerald<sup>5</sup> | Alex Keir<sup>2</sup> | Gnan Mamy<sup>4</sup> | Tetsuro Matsuzawa<sup>6,7,8</sup> |  
 Hella Péter<sup>9</sup> | Kizza Vicent<sup>3</sup> | Klaus Zuberbühler<sup>3,10</sup> | Catherine Hobaier<sup>3,11</sup>

<sup>1</sup>Ape Behaviour & Ecology Group, Département d'anthropologie évolutive, Université de Zurich, Zurich, Suisse

<sup>2</sup>Département d'archéologie, Université de Cambridge, Cambridge, Royaume-Uni

<sup>3</sup>Budongo Conservation Field Station, Masindi, Ouganda

<sup>4</sup>Institut de Recherche Environnementale de Bossou, Bossou, Guinée

<sup>5</sup>Re:Wild, Austin, Texas, États-Unis

<sup>6</sup>Division des sciences humaines et sociales, Institut de technologie de Californie, Pasadena, Californie, États-Unis

<sup>7</sup>Département de pédagogie, Université Chubu Gakuin, Gifu, Japon

<sup>8</sup>Collège des sciences de la vie, Université du Nord-Ouest, Xi'an, Chine

<sup>9</sup>École d'anthropologie et de conservation, Université du Kent, Canterbury, Royaume-Uni

<sup>10</sup>Institut de biologie, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse

<sup>11</sup>Wild Minds Lab, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni

## Correspondance

Kathelijne Koops, Ape Behaviour & Ecology Group, Département d'anthropologie évolutive, Université de Zurich, Zurich, Suisse.  
 Courriel : [kathelijne.koops@uzh.ch](mailto:kathelijne.koops@uzh.ch)

Catherine Hobaier, Wild Minds Lab, École de psychologie et de neurosciences, Université de St Andrews, St Andrews, Royaume-Uni.  
 Courriel : [ch42@st-andrews.ac.uk](mailto:ch42@st-andrews.ac.uk)

## Informations sur le financement

Newnham College, Université de Cambridge ; Royal Zoological Society of Scotland ; Homerton College, Université de Cambridge ; Gates Cambridge Trust ; Ministère de l'éducation, de la culture, des sports, des sciences et de la technologie, numéros de subvention/attribution : #12002009, #16002001, #20002001, #24000001, #16H06 ; Stichting Lucie Burgers ; Schweizerischer Nationalfonds zur Förderung

## Résumé

Les organisations sociales des primates, ou modes de groupement, varient considérablement d'une espèce à l'autre. Les stratégies comportementales qui permettent une flexibilité dans les modes de groupement offrent un moyen de réduire les coûts de la vie en groupe. Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) ont un système social de fission-fusion dans lequel des sous-groupes temporaires ("parties") changent de composition en fonction des conditions socio-écologiques locales. Notamment, les chimpanzés de l'Ouest (*P. t. verus*) sont décrits comme montrant un degré plus élevé de liens bisexuels et d'association que les chimpanzés de l'Est, et les femelles chimpanzés de l'Est (*P. t. schweinfurthii*) sont considérées comme plus solitaires que les femelles chimpanzés de l'Ouest. Cependant, les comparaisons rapportées en matière de socialité dépendent actuellement d'un petit nombre de groupes d'étude, en particulier chez les chimpanzés de l'Ouest, et de la variation des méthodes. L'inclusion d'autres communautés et une comparaison directe utilisant les mêmes méthodes sont essentielles pour évaluer si les différences de socialité entre sous-espèces rapportées sont valables dans cette espèce hétérogène sur le plan comportemental. Nous avons cherché à savoir si la socialité différait entre les

Abréviations : FAI, Indice de disponibilité des fruits.

Twitter (95 caractères)

Flexibilité dans les schémas de regroupement des chimpanzés de l'Est et de l'Ouest.

Il s'agit d'un article en libre accès selon les termes de la licence [Creative Commons Attribution](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), qui permet l'utilisation, la distribution et la reproduction sur n'importe quel support, à condition que le travail original soit correctement cité.

2024 Les auteurs. *American Journal of Primatology* publié par Wiley Periodicals LLC.

der Wissenschaftlichen Forschung, Numéro de subvention/attribution : PCEFP3\_186967

deux communautés de chimpanzés en utilisant la même technologie de caméra déclenchée par le mouvement et les mêmes définitions de mesures sociales. Nous comparons la taille et la composition des groupes (type de groupe, sexe ratio) entre la communauté occidentale de Gahtoy dans les montagnes de Nimba (Guinée) et la communauté orientale de Waibira dans la forêt de Budongo (Ouganda). Une fois que la compétition potentielle pour les ressources telles que la nourriture et les opportunités d'accouplement ont été contrôlées, les sous-espèces n'ont pas influencé de manière substantielle le nombre d'individus dans un groupe. Nous avons trouvé un rapport des sexes plus élevé, indiquant plus de mâles dans un groupe, à Waibira ; cette tendance était due à une plus grande probabilité à Gahtoy d'être dans des groupes exclusivement féminins. Ce résultat est à l'opposé de ce qui était attendu pour les chimpanzés de l'est, où les fêtes exclusivement féminines sont censées être plus fréquentes. Nos résultats soulignent la flexibilité de la socialité des chimpanzés et mettent en garde contre les généralisations au niveau des sous-espèces.

#### KEYWORDS

chimpanzés, composition des groupes, taille des groupes, socialité, piégeage par caméra

## 1 | INTRODUCTION

Les modes de groupement des primates, ou organisations sociales, décrivent le nombre et le sexe des individus indépendants qui composent une unité sociale (Strier, 2021). Les modes de groupement varient considérablement dans l'ordre des primates : des espèces solitaires à celles qui vivent dans des groupes complexes à plusieurs niveaux (Kappeler & van Schaik, 2002). La vie dans un groupe social avec d'autres individus implique un compromis inhérent entre les avantages associés, tels que la protection contre la prédation, et les coûts encourus, tels que la compétition accrue pour la nourriture (Alexander, 1974 ; Janson & Goldsmith, 1995 ; van Schaik, 1989). Chez les primates mâles, la condition physique individuelle est étroitement liée au nombre de fécondations réussies, et leur socialité est typiquement façonnée par la fertilité et la distribution des partenaires disponibles (Dunbar, 1988 ; Roberts & Cords, 2013 ; Snyder-Mackler et al., 2012). La socialité chez les primates femelles, dont la fertilité dépend fortement de la nutrition pour faire face aux coûts de la grossesse et de la lactation, est fortement façonnée par l'accès aux ressources et la compétition alimentaire associée (Beicovrtch, 1987 ; Cheney et al., 2004 ; Gittleman & Thompson, 1988 ; Harris et al., 2010).

Pour réduire les coûts de la vie en groupe, certaines espèces de primates ont développé des stratégies comportementales qui permettent une flexibilité dans la structure du groupe afin de répondre aux changements locaux et à court terme des conditions socio-écologiques. Par exemple, un système social de fission-fusion permet une flexibilité dans les modèles de groupement : le groupe social principal ou unité se subdivise régulièrement en sous-groupes plus petits de taille et de composition variables, appelés "parties" (Amici et al., 2008 ; Kummer, 1971). Les chimpanzés sont une espèce classique de fission-fusion (Nishida, 1968 ; mais aussi Badihi et al., 2022). Dans la société des chimpanzés, la principale unité sociale ou "communauté" est un grand groupe dans lequel tous les individus se connaissent, s'engagent dans des interactions positives et se coordonnent pour défendre un domaine vital commun, mais sont rarement - voire jamais - réunis en un seul groupe (Goodall, 1986 ; Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987 ; Sugiyama, 1973). La durée pendant laquelle un groupe reste ensemble est très variable.

les membres peuvent se joindre à d'autres parties ou les quitter tout au long de la journée (Boesch & Boesch-Achermann, 2000).

De multiples facteurs socio-écologiques influencent la taille des groupes de chimpanzés

et la composition (Giuliano et al., 2022 ; Samuni et al., 2020 ; van Leeuwen et al., 2020). L'abondance et la distribution spatiale des parcelles de nourriture affectent le nombre d'individus dans un groupe (Basabose, 2004 ; Boesch, 1991, 1996 ; Chapman et al., 1995 ; Giuliano et al., 2022 ; Matsumoto-Oda et al., 1998 ; Mitani et al., 2002 ; van Leeuwen et al., 2020). De même, on a constaté que la présence de femelles en œstrus lors d'un pic de reproduction affectait la taille et la composition du groupe, généralement en augmentant le nombre de mâles (Anderson et al., 2002 ; Boesch, 1996 ; Giuliano et al., 2022 ; Hashimoto et al., 2001 ; Hockings et al., 2012 ; Matsumoto-Oda et al., 1998 ; Mitani et al., 2002 ; Sakura, 1994 ; Samuni et al., 2020 ; Sommer et al., 2004 ; Tutin et al., 1983 ; van Leeuwen et al., 2020 ; Wakefield, 2008 ; Wallis, 2002). En revanche, les femelles qui ont une jeune progéniture et qui sont encore en train d'allaiter sont plus susceptibles de passer du temps seules ou en petits groupes (Lowe et al., 2020 ; Wrangham & Smuts, 1980). La pression de prédation semble également entraîner une augmentation de la taille des groupes (Boesch, 1991 ; Lehmann & Boesch, 2004), ce qui pourrait être lié à l'augmentation de la grégarité des chimpanzés dans les habitats plus ouverts (Giuliano et al., 2022 ; Itani & Suzuki, 1967).

Malgré une grande flexibilité dans les modes de groupement des chimpanzés, des différences systématiques dans les caractéristiques sociales ont été liées à l'appartenance à une sous-espèce. Des preuves génétiques suggèrent que les ancêtres de la sous-espèce occidentale de chimpanzé (*P. t. verus*) et des chimpanzés du Nigeria et du Cameroun (*P. t. ellioti*) se sont séparés des ancêtres des chimpanzés de l'est (*P. t. schweinfurthii*) et du centre (*P. t. troglodytes*) il y a environ 500 000 ans (Prado-Martinez et al., 2013). Alors que les chimpanzés de l'est et de l'ouest sont principalement liés aux mâles (Boesch, 2009 ; Wrangham, 1975), les chimpanzés de l'ouest sont décrits comme présentant un degré plus élevé de liens bisexuels, les mâles et les femelles s'associant plus fréquemment que les mâles et les femelles.

rapportées dans les populations de chimpanzés de l'Est (Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Lehmann & Boesch, 2005). Comparées aux femelles de l'ouest, les femelles chimpanzés de l'est sont typiquement plus solitaires et occupent des "zones centrales" (Wrangham & Smuts, 1980 ; Wrangham et al., 1992) plus restreintes dans l'espace, qui forment des sous-sections du territoire global de la communauté (Williams et al., 2002). En revanche, les femelles de l'ouest semblent plus grégaires et se déplacent régulièrement sur au moins 85% du territoire collectif de la communauté (Lehmann & Boesch, 2005). C'est peut-être pour cette raison que les femelles chimpanzés de l'Est qui immigreront dans une nouvelle communauté doivent entrer en compétition pour l'appartenance et l'accès à des zones d'alimentation de qualité (Kahlenberg et al., 2008), ce qui n'est pas le cas des femelles de l'Ouest (Boesch & Boesch-Achermann, 2000).

Il est important de noter que les différences de socialité entre les chimpanzés de l'est et de l'ouest sont largement basées sur des données provenant d'un seul site d'étude avec trois communautés de chimpanzés de l'ouest (c'est-à-dire Taï, Côte d'Ivoire). Les communautés de chimpanzés de Taï sont extrêmement cohésives et se situent dans la partie la plus petite du spectre de la taille des communautés de chimpanzés (Taï : 7-43 individus ; chimpanzés : gamme 7-144, médiane = 42 individus ; Wilson et al., 2014). Par conséquent, les variations actuellement décrites dans la socialité des sous-espèces peuvent refléter celles présentes chez les chimpanzés de Taï, au lieu d'être représentatives des chimpanzés de l'ouest en général (*sensu* STRANGE framework, Webster & Rutz, 2020). L'inclusion d'autres communautés de chimpanzés de l'ouest et de l'est est essentielle pour évaluer si les différences de socialité rapportées sont valables pour toutes les populations.

De plus, la recherche sur les mesures de la socialité des chimpanzés, telles que la taille et la composition des groupes, a souffert d'une variabilité significative dans la méthodologie, en partie due à des différences de longue date dans la définition opérationnelle d'un "groupe" de chimpanzés (revue dans : Giuliano et al., 2022). A ce jour, il n'existe pas de recherche comparant les communautés de chimpanzés des sous-espèces de l'ouest et de l'est avec une méthodologie comparable. Les pièges photographiques constituent un moyen standardisé de mesurer la taille et la composition des groupes. Plusieurs études ont comparé les estimations de la taille des groupes de chimpanzés à partir des pièges photographiques avec les observations directes sur un site d'étude donné (Issa, Tanzanie : Vink et al., 2020 ; Taï, Côte d'Ivoire : McCarthy et al., 2018 ; Seringbara, Monts Nimba, Guinée : van Leeuwen et al., 2020). Les estimations de la taille des groupes provenant des pièges photographiques étaient généralement plus petites que celles provenant des observations directes (McCarthy et al., 2018 ; Vink et al., 2020 ; mais voir van Leeuwen et al., 2020), mais présentaient des schémas similaires de variation saisonnière (McCarthy et al., 2018). En outre, les études comparant la composition des groupes entre les pièges photographiques et les observations directes ont révélé des compositions démographiques similaires entre les deux méthodes (McCarthy et al., 2018 ; van Leeuwen et al., 2020). Par conséquent, une comparaison ciblée de la taille et de la composition des groupes à l'aide d'une méthodologie standardisée de pièges photographiques sur les sites d'étude des chimpanzés de l'ouest et de l'est offre une voie prometteuse.

L'emplacement des pièges photographiques est un élément important à prendre en compte lors de l'utilisation des

caméras déclenchées par le mouvement pour étudier l'abondance, la richesse et l'activité des espèces (par exemple, Hofmeester et al., 2021 ; Tanwar et al., 2021), ainsi que lors de l'étude de comportements spécifiques (par exemple, Boesch et al., 2017 ; Koops

et al., 2019). Lors de la comparaison des mesures de socialité entre les sites d'étude des chimpanzés, l'emplacement des pièges photographiques peut influencer les estimations des modèles de regroupement. Par exemple, on a constaté que les chimpanzés du parc national de Cantanhez (Guinée-Bissau) équilibraient les risques induits par l'homme et la disponibilité de la nourriture dans leur utilisation de l'espace, ce qui affectait probablement aussi leurs schémas de regroupement social (Bersacola et al., 2021). L'emplacement du domaine vital en termes de risque associé aux congénères voisins peut également influencer la composition du groupe de chimpanzés. Par exemple, à Kanyawara (Ouganda), on a constaté qu'il y avait plus de chimpanzés mâles adultes dans les groupes visitant la périphérie que le cœur du domaine vital (Wilson et al., 2007). De plus, l'emplacement des pièges photographiques sur des ressources spécifiques peut influencer la composition des groupes. Par exemple, les mâles chimpanzés à Bakoun, en Guinée, ont été trouvés en train de pêcher des algues presque deux fois plus souvent que les femelles (Boesch et al., 2017). Par conséquent, il est essentiel de comparer les schémas de regroupement dans des lieux similaires et à des ressources comparables entre les sites d'étude.

Nous avons cherché à savoir si la socialité différait entre deux communautés de chimpanzés de l'Ouest et de l'Est, en utilisant la même technologie de caméra à déclenchement par mouvement et la même définition des mesures sociales. Nous avons comparé la taille et la composition des groupes (c'est-à-dire le type de groupe, le rapport des sexes) entre la communauté occidentale de Gahtoy dans les montagnes de Nimba (Guinée) et la communauté orientale de Waibira dans la forêt de Budongo (Ouganda). Gahtoy et Waibira constituent une comparaison idéale en termes de similarité du type d'habitat (principalement la forêt tropicale primaire), de la pression de prédation (faible), du niveau d'habituation (semi-habituation au moment de la collecte des données), de la taille de la communauté (relativement grande), et d'une certaine exposition préalable aux pièges photographiques (Nimba : ~1-3 ans ; Waibira : ~0-4 ans). Nous avons cherché à savoir si des différences de socialité en termes de taille et de composition des groupes existent entre ces communautés de chimpanzés de l'ouest et de l'est, au-delà des effets prévus de la disponibilité de la nourriture (c.-à-d. fruits mûrs) et des opportunités de reproduction (c.-à-d. femelles œstrales). A Gahtoy, nous avons mesuré la taille et la composition des groupes de chimpanzés dans les lits des cours d'eau où les chimpanzés de Gahtoy pêchent des crabes. A Waibira, nous avons mesuré la taille et la composition des groupes de chimpanzés dans une ressource aquatique comparable, un trou d'eau saisonnier (Péter et al., 2022). Dans les deux cas, les ressources (aquatiques) ont une grande valeur mais ne sont pas des sources alimentaires primaires (Koops et al., 2019 ; Péter et al., 2022). Nous avons testé deux hypothèses et les prédictions associées : (1) les chimpanzés de l'Ouest sont décrits comme étant plus bisexuellement liés que les chimpanzés de l'Est, et montreront donc une association bisexuelle plus fréquente ; et (2) les femelles chimpanzés de l'Est sont décrites comme étant moins grégaires que les chimpanzés de l'Ouest, et seront donc plus fréquemment trouvées seules ou dans des parties réservées aux femmes. Pour vérifier si le contexte a un effet significatif sur les estimations de la taille et de la composition des groupes à l'intérieur d'un site, nous avons examiné les différences de taille et de composition des groupes au sein de la communauté de Gahtoy dans deux contextes différents (c'est-à-dire ressources, déplacements). À Gahtoy, nous avons mesuré la taille et la composition des groupes de chimpanzés à la fois sur les sites de pêche au crabe et sur des sites de contrôle sur les pistes des chimpanzés (Koops et al., 2019). Avec cela, nous avons cherché à évaluer dans quelle mesure nos estimations étaient cohérentes entre les sites, et donc à voir si nos résultats étaient généralisables au-delà du contexte des ressources aquatiques et pouvaient refléter des modèles d'association plus généraux au niveau des communautés/sous-espèces.

## 2 | METHODES

### 2.1 | Sites d'étude et sujets

Les chimpanzés occidentaux ont été étudiés sur le site d'étude de Seringbara, situé dans la Réserve Naturelle Stricte du Mont Nimba dans les Monts Nimba en Guinée, Afrique de l'Ouest. Le site d'étude s'étend sur une zone d'environ 30 km<sup>2</sup> et les chimpanzés font l'objet de recherches depuis 2003 (Koops, 2011). En raison du terrain difficile, les chimpanzés ne sont pas habitués à la présence des chercheurs. Le site d'étude présente une grande diversité topographique avec des altitudes allant de 600 m dans la vallée la plus profonde à plus de 1750 m au sommet le plus élevé (Koops, 2011). Le climat est caractérisé par une longue saison des pluies (précipitations mensuelles minimales : 2,2 mm ; précipitations mensuelles maximales : 555,0 mm), qui dure 9 mois, de mars à novembre, suivie d'une saison sèche de 3 mois (Koops et al., 2013, 2015 ; Koops, 2011). La végétation comprend une forêt tropicale primaire, avec des zones de savane herbeuse, de végétation herbacée terrestre et de forêt riveraine (Koops et al., 2012a). Deux communautés de chimpanzés résident dans la zone de recherche de Seringbara : les communautés de Gahtoy et de Tongbongbon (Koops et al., 2012b ; Koops et al., 2023). Ici, nous nous concentrons sur la communauté de Gahtoy avec un total estimé de 47 chimpanzés indépendants (c.-à-d. adolescents, adultes) (Koops et al., 2023). Sur la base des informations publiées sur la taille des communautés (c.-à-d., avec et

sans individus indépendants) sur l'ensemble des sites d'étude à long terme des chimpanzés, nous avons calculé une taille de communauté totale estimée à ~75 individus pour Gahtoy (voir tableau 1).

Les chimpanzés de l'Est ont été étudiés au Budongo Conservation Field Station, situé dans la réserve forestière centrale de Budongo en Ouganda. La réserve forestière s'étend sur 435 km<sup>2</sup>. Environ 600 chimpanzés vivent dans la réserve, répartis dans plusieurs communautés, dont certaines sont étudiées depuis les années 1960 (Reynolds, 2005). La forêt présente une variation topographique minimale, en pente douce vers le nord-est, avec une altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer de 1100 m (Reynolds, 2005). Le climat se caractérise par une répartition bimodale des précipitations, avec des saisons des pluies entre mars et mai, puis entre août et novembre (précipitations mensuelles minimales : 0 mm ; précipitations mensuelles maximales : 425,0 mm). La principale saison sèche se situe entre décembre et février, avec une seconde saison sèche mineure en juin et juillet (Fawcett, 2000). La forêt est principalement composée de forêts tropicales secondaires à feuilles semi-décidues, avec des bandes de forêts riveraines s'étendant sur les terres cultivées environnantes (Reynolds, 2005). La Budongo Conservation Field Station fonctionne depuis 1990 et a d'abord habité la communauté de chimpanzés de Sonso, puis, en 2011, celle de Waibira (Samuni et al., 2014). Les chimpanzés sont habitués, mais certaines femelles périphériques et leurs familles restent rarement rencontrées. A la fin de la période d'étude, la communauté de Waibira

TABLEAU 1 Tailles des communautés de chimpanzés sur les sites d'étude des chimpanzés de l'est et de l'ouest : sans personnes à charge (c'est-à-dire à l'exclusion des nourrissons et des jeunes), avec personnes à charge (adapté de Giuliano et al., 2022), et ratio calculé de la taille de la communauté avec/sans personnes à charge.

Sous-espèce	Site de l'étude	Taille de la communauté (sans personne à charge)	Taille de la communauté (avec personnes à charge)	Avec/sans personne à charge
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Sonso, Budongo	31	43	1.4
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Sonso, Budongo	36	71	2.0
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Waibira, Budongo	64	114	1.8
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Gombe	28	43	1.5
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Issa	18	26	1.4
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Kahuzi-Biega	14	22	1.6
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Kanyawara, Kibale	30	55	1.8
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Ngogo, Kibale	101	145	1.4
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Ngogo, Kibale	95	140	1.5
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Mahale	45	85	1.9
<i>P. t. schweinfurthii</i>	Mahale	31	44	1.4
<i>P. t. verus</i>	Fongoli	17	35	2.1
<i>P. t. verus</i>	Bossou	13	20	1.5
<i>P. t. verus</i>	Bossou	9	14	1.6
<i>P. t. verus</i>	Bossou	10	13	1.3
<i>P. t. verus</i>	Tai Nord	36	70	1.9
<i>P. t. verus</i>	Tai Nord	17	31	1.8
<i>P. t. verus</i>	Tai Sud	25	39	1.6
<i>P. t. verus</i>	Gahtoy, Nimba	47	75*	1,6 (moyenne)

Note : \*Taille estimée de la communauté (cette étude) sur la base du ratio moyen de 1,6 (avec/sans personnes à charge).

contenait ~114 individus dont 64 étaient des individus indépendants (voir tableau 1).

## 2.2 | Collecte de données

À Nimba, les données ont été collectées de manière continue pendant 26 mois, de mars 2012 à avril 2014. La collecte des données a été effectuée par KK, avec HDC, MF, GM et une équipe d'assistants de recherche et d'employés. À Waibira, les données ont été collectées pendant 10 mois, entre janvier 2013 et janvier 2017. Des caméras déclenchées par le mouvement ont été déployées de décembre à mars de chaque année. Les périodes de collecte des données ont été les suivantes : Janvier 2013-Mars 2013 ; Décembre 2013-Janvier 2014 ; Janvier 2015-mars 2015 ; février 2016-mars 2016 ; janvier 2017. La collecte des données a été effectuée par CH, en collaboration avec WA, KV, DE, HP et une équipe d'assistants de recherche et d'employés.

Pour maximiser la parité environnementale, les données de la caméra déclenchée par le mouvement pour les deux sites ont été collectées dans des zones d'importance pour les ressources et donc régulièrement visitées par les chimpanzés. À Nimba, nous avons sélectionné des sites utilisés par les chimpanzés de Gahtoy pour la pêche au crabe dans les lits des cours d'eau (Koops et al., 2019). À Waibira, les chimpanzés ne se nourrissent pas de crabes, et le lieu de ressource le plus comparable était le site d'un point d'eau central (Péter et al., 2022). Ce point d'eau est la seule source d'eau de surface disponible en fin de saison sèche en dehors des zones périphériques qui sont partagées avec les communautés voisines et qui représentent des zones à haut risque. À Gahtoy, huit caméras (Bushnell Trophy Cam XLT 8MP Trail Camera) ont été placées sur quatre sites de pêche au crabe (Koops et al., 2019). Chaque site de pêche aux crabes était donc couvert par deux caméras. Nous avons également placé des caméras (Bushnell Trophy Cam XLT 8MP Trail Camera) sur huit " sites de contrôle " dans l'ensemble du domaine vital des chimpanzés de Gahtoy, à raison d'une caméra par site. Les sites de contrôle ont été placés sur des sentiers de chimpanzés avec une utilisation active (par exemple, des empreintes de doigts) et sans arbres nourriciers, ou autres sources de nourriture, enregistrés à proximité (Koops et al., 2019). Les caméras ont été placées sur des arbres matures (hauteur 42-117 cm du sol ; et plusieurs mètres en arrière des sites/pistes de pêche au crabe). Les vidéos ont été enregistrées 24 heures sur 24 (pendant la journée : vidéos de 60 secondes, re-déclenchement d'une seconde ; pendant la nuit : vidéos de 15 secondes, re-déclenchement d'une seconde). À Waibira, une seule caméra (Bushnell NoGlow Trophy Cam) placée au même endroit au point d'eau principal a été utilisée chaque année pendant la saison sèche principale, et aucun autre site de contrôle n'a été surveillé à Waibira. La caméra a été placée sur un arbre mature et orientée vers le bas de la pente afin de cibler un endroit préféré pour l'abreuvement (hauteur ~25 cm du sol ; et plusieurs mètres en arrière du bord de l'eau). Les vidéos ont été enregistrées 24 heures sur 24 (pendant la journée : vidéos de 60 secondes, déclenchement d'une seconde ; pendant la nuit : vidéos de 15 secondes, déclenchement d'une seconde).

### 2.2.1 | Taille et composition du parti

Lorsque plusieurs groupes ont été filmés le même jour, ils ont été définis comme distincts lorsque les observations séquentielles ont eu lieu à plus d'une heure d'intervalle et qu'il n'y a pas eu de chevauchement entre les individus observés. Les parties en

dont les individus n'ont pas pu être identifiés ou sexes de manière fiable ont été exclus de l'ensemble des données. La composition du groupe a été enregistrée comme le nombre d'individus dans chaque groupe d'âge (adultes >11 ans ; adolescents 8-11 ans ; juvéniles 4-8 ans ; nourrissons 0-4 ans (Sugiyama, 1999). La taille du groupe a été définie comme "le nombre d'individus présents qui se nourrissent et se déplacent indépendamment" (Anderson et al., 2002). En utilisant cette définition, nous avons exclu les individus immatures (ou dépendants) (âge estimé ou connu <8 ans, c'est-à-dire les nourrissons et les juvéniles). Le type de groupe a été classé en fonction du sexe des individus indépendants présents : femelle uniquement, mâle uniquement ou sexe mixte.

Les rapports de masculinité ont été calculés pour chaque parti à l'aide de la formule suivante : rapport de masculinité = (# hommes indépendants)/((# hommes indépendants) + (# femmes indépendantes)), ce qui donne la proportion d'hommes indépendants dans le parti (*sensu* van Leeuwen et al., 2020). Nous incluons à la fois les adultes et les adolescents dans notre calcul du sex-ratio, puisque les uns et les autres peuvent avoir une descendance. En outre, notre mesure est différente du calcul habituel du sex-ratio (c'est-à-dire # hommes adultes/# femmes adultes) afin de permettre l'inclusion de partis exclusivement féminins et exclusivement masculins.

### 2.2.2 | Femelles œstrales

Le statut sexuel des femmes a été enregistré pour les adultes et les adolescentes par l'observation des tuméfactions ano-génitales. Ces gonflements sexuels ont été classés comme suit : (0) absents - pas de gonflement, avec des rides maximales ; (1) tumescence partielle - augmentation ou diminution relative de la taille et perte ou apparition de rides par rapport aux stades 0 ou 2 ; ou (2) tumescence complète - gonflement de taille complète, sans rides et d'apparence turgescence (Furuichi, 1987). Dans les analyses, les gonflements partiels et complets ont été combinés, les parties étant classées soit avec œstrus (1), soit sans œstrus (0).

### 2.2.3 | Disponibilité des fruits

À Nimba, les données sur la disponibilité des fruits mûrs ont été collectées pour 25 des 26 mois de l'étude (c'est-à-dire de mars 2012 à mars 2014). Aucune donnée n'était disponible en avril 2014 en raison d'une épidémie d'Ebola. En utilisant un plan aléatoire stratifié, vingt-quatre transects de 500 m ont été placés sur l'ensemble du site d'étude. Les arbres d'espèces fruitières avec un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) ≥ 100 mm à moins de 5 m de la ligne de transect, connus pour être des sources de nourriture pour les chimpanzés, ont été surveillés mensuellement pour les fruits mûrs. L'abondance des fruits mûrs a été notée de 0 à 4 comme suit : (0) pas de fruits mûrs ; (1) 1%-25% de la canopée des arbres portant des fruits mûrs ; (2) 26%-50% de la canopée des arbres portant des fruits mûrs.

portant des fruits mûrs ; (3) 51%-75% portant des fruits mûrs ; et (4) 76%-100% du couvert arboré portant des fruits mûrs (Koops et al., 2013, 2015, 2019). Ces scores de présence de fruits mûrs ont été appliqués à la formule suivante pour fournir des indices mensuels de disponibilité des fruits, ou FAI (*sensu* Hockings et al., 2010 ; Takemoto, 2004) :  $FAI = 100 * (\sum (p * f) / \sum (p * 4))$ , où FAI est le pourcentage de l'indice de disponibilité des fruits, p est la surface basale de l'arbre en cm<sup>2</sup> et f est l'abondance des fruits mûrs.

À Waibira, les données sur la phénologie de l'alimentation ont été extraites des données à long terme pour les mois au cours desquels les données vidéo ont été analysées.

Pour chacune des 18 espèces d'arbres fruitiers, connues pour être des sources de nourriture pour les chimpanzés, deux à 30 arbres ont été contrôlés mensuellement pour les fruits mûrs (nombre total d'arbres = 382). L'abondance des fruits mûrs a été notée comme présente (1) ou absente (0). Ces scores de présence de fruits mûrs ont été appliqués à la même formule pour fournir les indices mensuels de disponibilité des fruits, ou FAI, comme indiqué ci-dessus. Les données n'étant pas disponibles pour janvier 2017, la valeur moyenne de janvier pour toutes les autres années de l'ensemble des données a été substituée ici. Bien qu'il y ait une variation dans le score absolu de l'indice de disponibilité des fruits entre les deux sites (à la fois dans le nombre d'arbres et dans la notation de la disponibilité des fruits), les indices de disponibilité des fruits ont été utilisés pour contrôler la variation d'un mois à l'autre de la disponibilité de la nourriture *au sein des sites* et les valeurs absolues n'ont donc pas été directement comparées.

## 2.3 | Analyse des données

Nous avons codé un échantillon apparié de parties ( $N = 177$ ) pour les deux communautés (Gahtoy, Waibira) aux ressources aquatiques respectives (sites de pêche au crabe, trou d'eau). A Gahtoy, nous avons également enregistré des vidéos sur des sites de contrôle ( $N = 155$ ). La composition du groupe (individus indépendants) a été codée comme sexe mixte (0), femelle seulement (1), ou mâle seulement (2).

Pour estimer les effets de la sous-espèce et de la localisation du groupe sur la taille du groupe (le nombre d'individus indépendants dans un groupe), nous avons utilisé un modèle linéaire mixte (LMM ; Baayen, 2008). Pour contrôler leurs effets potentiels, nous avons inclus le groupe (Waibira-aquatique ; Gahtoy-aquatique ; Gahtoy-contrôle) et la présence de femelles en œstrus (oui = 1, non = 0) comme effets fixes. Nous avons inclus la disponibilité de la nourriture (FAI), la date et le sex-ratio comme effets aléatoires. Nous avons log-transformé la taille du groupe et z-transformé le sex-ratio et le FAI pour obtenir une moyenne de 0 et un écart-type de 1 afin d'obtenir un modèle plus facilement interprétable (Schielzeth, 2010) et de faciliter la convergence des modèles.

$$\text{Modèle de la taille de la fête} = \text{Imer}(\log. \text{TaillePartie} \sim \text{Groupe} * \text{Oestrus} + (1|\text{date}) + (1|z. \text{SexR}) + (1|z. \text{FAI})).$$

Nous avons inclus l'interaction entre le groupe et l'œstrus, pour contrôler la possibilité que la présence de femelles en œstrus affecte différemment la taille des groupes dans l'une ou l'autre des sous-espèces, ou dans les contextes aquatiques et de contrôle. Comme test général des effets du groupe sur la taille du groupe, nous avons effectué une comparaison de modèle nul complet (Forstmeier & Schielzeth, 2011) dans lequel le modèle nul incluait tous les effets fixes et aléatoires à l'exception du groupe. Comme nous n'avons pas trouvé d'effet global, nous avons simplifié le modèle en supprimant l'effet d'interaction.

$$\text{Modèle de taille de groupe} = \text{Imer}(\log. \text{PartySize} \sim \text{Groupe} + \text{Oestrus} + (1|\text{date}) + (1|z. \text{SexR}) + (1|z. \text{FAI})).$$

Nous avons ensuite refait la comparaison full-null avec ce modèle simplifié.

Nous avons réalisé un deuxième modèle similaire pour explorer l'effet de ces facteurs sur le sex-ratio des partis. Dans ce modèle, nous avons inclus la taille du parti comme facteur aléatoire.

$$\text{Modèle de rapport sexuel} = \text{Imer}(z. \text{SexRatio} \sim \text{Groupe} + \text{Oestrus} + (1|\text{date}) + (1|\log. \text{PartySize}) + (1|z. \text{FAI})).$$

Ici encore, le modèle nul utilisé pour la comparaison des modèles complets et nuls incluait la même structure de modèle, à l'exclusion du groupe de facteurs.

Nous avons comparé les types de groupes (c.-à-d. femelle seulement, mâle seulement ou sexe mixte) dans les trois groupes (c.-à-d. Waibira-aquatique ; Gahtoy-aquatique ; Gahtoy-contrôle) en utilisant des tests du Chi Square avec des comparaisons post-hoc corrigées par Bonferroni.

Toutes les analyses ont été effectuées avec la version 4.2.3 de R (2023-03-15 ; Shortstop Beagle). Nous avons ajusté le modèle à l'aide de la fonction lmer (version 1.1-32 ; Bates et al., 2015). Nous avons déterminé les facteurs d'inflation de la variance à l'aide de la fonction vif du package car (version 3.1-1 ; Fox & Weisberg, 2011). Nous avons évalué la stabilité du modèle à l'aide d'une fonction généreusement fournie par Roger Mundry.

## 3 | RÉSULTATS

### 3.1 | Taille du parti

La taille des groupes varie de 1 à 38 individus, avec une médiane = 2 (Gahtoy-contrôle : 1-18, médiane = 2 ; Gahtoy-aquatique : 1-16, médiane = 2 ; Waibira-aquatique : 1-38, médiane = 3,

Figure 1).

Nous n'avons trouvé aucune variation dans la taille des groupes entre les trois types de groupes (comparaison avec le modèle nul :  $X^2 = 1,755$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,416$ , voir tableau 2).

### 3.2 | Rapports de masculinité

Les sex-ratios des groupes varient de 0 (uniquement des femelles) à 1 (uniquement des mâles), avec une médiane = 0,5 (médiane Gahtoy-contrôle = 0,25, médiane Gahtoy-aquatique = 0,4, médiane Waibira-aquatique = 0,6, Figure 2).

Nous avons trouvé un effet clair du groupe (Waibira-aquatique, Gahtoy-aquatique, Gahtoy-contrôle) sur le sex-ratio (comparaison avec le modèle nul :  $X^2 = 13,22$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0,0013$ , voir tableau 3). Plus précisément, nous n'avons pas trouvé de différence dans le sex-ratio entre les groupes Gahtoy-aquatique et Gahtoy-contrôle, mais nous avons trouvé un sex-ratio plus élevé (indiquant une plus grande proportion de mâles dans le groupe) dans le groupe Waibira-aquatique.

### 3.3 | Types de partis

En comparant les fêtes exclusivement féminines, masculines et mixtes (voir tableau 3), nous avons constaté une différence significative entre la répartition des types de fêtes entre les trois types de groupes ( $X^2 = 36,45$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,0001$ , figure 3).

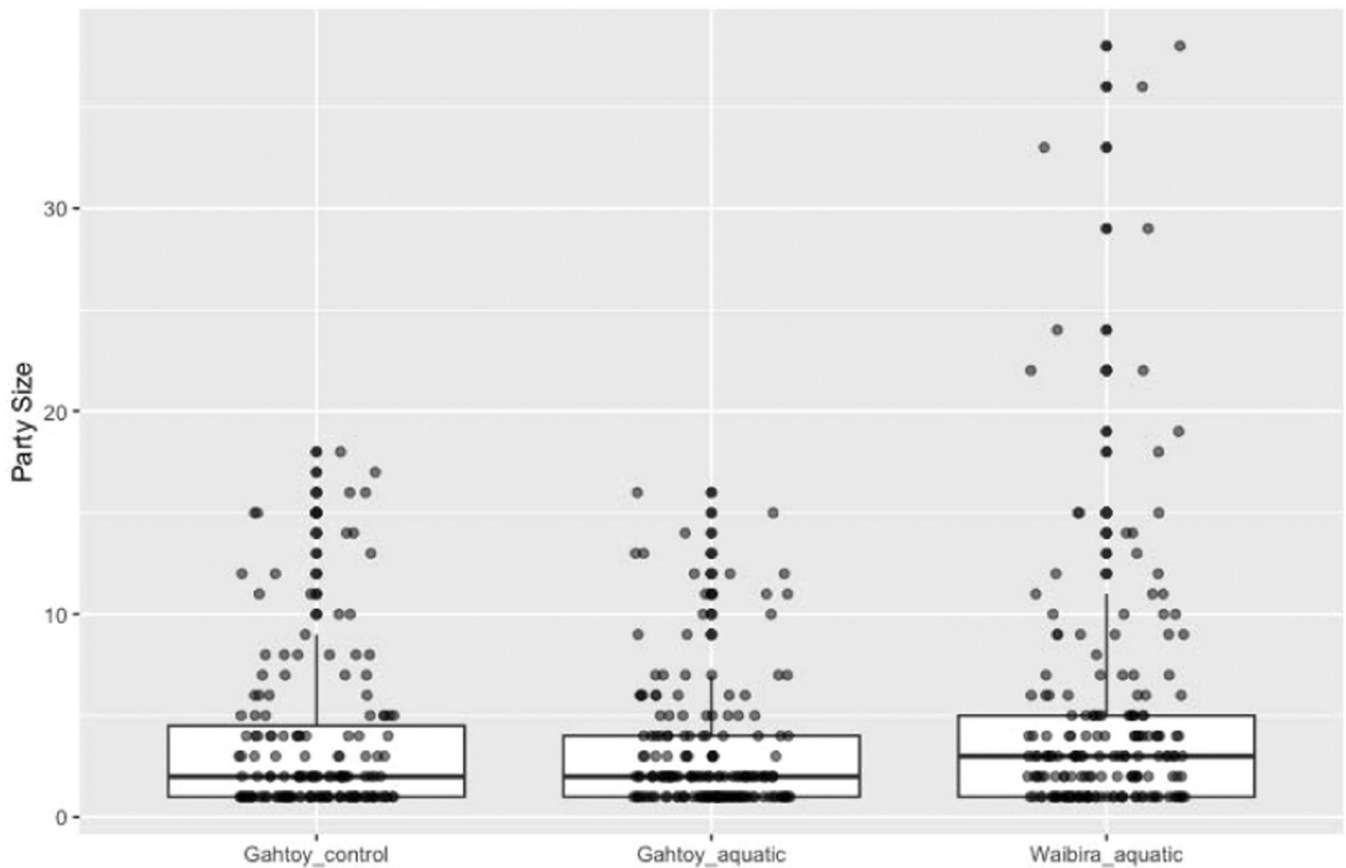


FIGURE 1 Nombre d'individus dans un groupe au site de contrôle de Gahtoy et aux sites de ressources aquatiques de Gahtoy et Waibira. Les cases représentent l'intervalle interquartile (IQR), les moustaches indiquant l'intervalle des données jusqu'à 1,5× l'IQR.

TABLEAU 2 Estimations des paramètres pour le modèle de la taille du groupe : nombre d'individus dans un groupe sur les trois sites, en contrôlant la présence de femelles en œstrus, le sex-ratio, la disponibilité de la nourriture et la date.

Paramètres	Estimation	SE	valeur z	p
Interception	1.86	0.11	(1)	(1)
Gahtoy-aquatique	-0.03	0.06	-0.544	0.588
Waibira-aquatique	0.06	0.07	0.862	0.393
Estrus	0.38	0.05	(2)	(2)

Note : La catégorie de référence était Gahtoy-contrôle. <sup>(1)</sup> Non indiqué en raison de sa valeur interprétative limitée. <sup>(2)</sup> Non indiqué parce qu'il a été inclus comme facteur de contrôle.

Nous n'avons trouvé aucune différence entre les groupes en ce qui concerne la fréquence relative des fêtes mixtes ( $X^2 = 0,008$ ,  $df = 2$ ,  $p = 1,000$ ). Les fêtes exclusivement féminines étaient plus fréquentes dans les sites de Gahtoy-contrôle et de Gahtoy-aquatique que dans le site de Waibira-aquatique (tests par paires corrigés par Bonferroni, Waibira-aquatique et Gahtoy-aquatique  $p < 0,001$  ; Waibira-aquatique et Gahtoy-contrôle  $p = 0,0064$  ; Gahtoy-aquatique et Gahtoy-contrôle  $p = 0,2154$ ). Les fêtes exclusivement masculines étaient plus fréquentes dans les lieux Waibira-aquatique et Gahtoy-contrôle que dans les lieux Gahtoy-aquatique (tests par paires corrigés par Bonferroni ;

Waibira-aquatique et Gahtoy-aquatique  $p < 0,001$  ; Waibira-aquatique et Gahtoy-contrôle  $p = 0,5469$  ; Gahtoy-aquatique et Gahtoy-contrôle  $p = 0,0085$ ).

#### 4 | DISCUSSION

Nous avons comparé les mesures de socialité (taille du groupe, sex-ratio, type de groupe) entre une communauté de chimpanzés de l'ouest (Gahtoy, Monts Nimba, Guinée) et une communauté de chimpanzés de l'est (Waibira, Forêt de Budongo, Ouganda) en utilisant une méthodologie comparable de pièges photographiques, ainsi que les mêmes définitions et mesures de la socialité. De plus, nous avons contrôlé les effets prévus de la présence de femelles œstrales et des fluctuations de la disponibilité de la nourriture. Les deux communautés étudiées différaient en taille (Gahtoy :  $N = \sim 75$  individus, Waibira :  $N = \sim 114$  individus), mais toutes deux sont considérées comme des communautés relativement grandes pour l'espèce (médiane des chimpanzés = 42 individus ; Wilson et al., 2014). Nous avons mesuré la taille et la composition des groupes de chimpanzés dans deux lieux de ressources aquatiques similaires (Gahtoy : sites de pêche au crabe, Waibira : trou d'eau), ainsi que dans des sites de contrôle (pistes de déplacement) pour la communauté de Gahtoy.

Nous n'avons pas trouvé de différence en termes de taille des partis entre les deux communautés étudiées, malgré la différence de taille totale de la communauté.





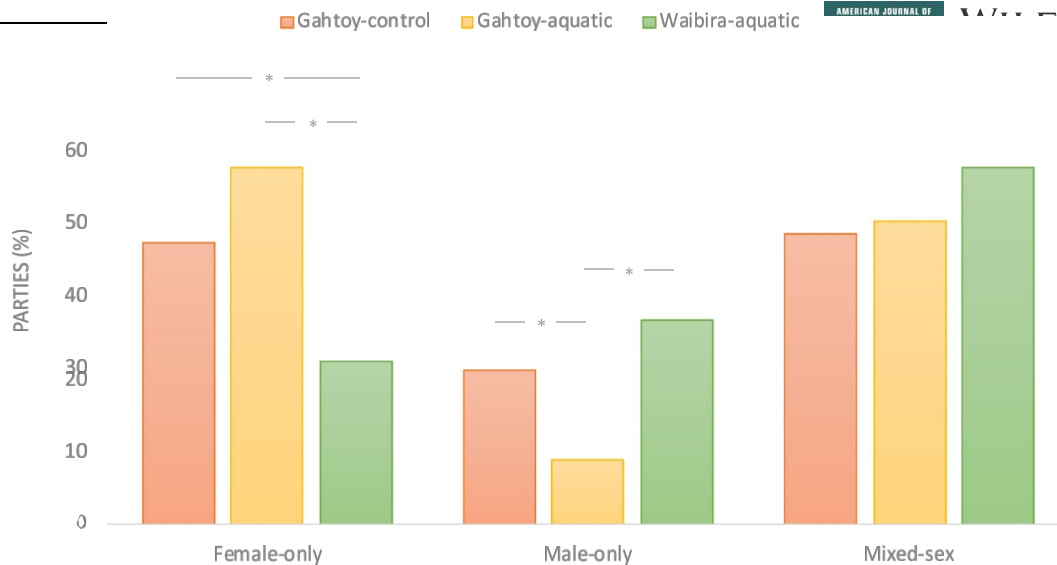


FIGURE 3 Proportion de partis appartenant à différents types de partis sur le site de contrôle de Gahtoy et sur les sites de ressources aquatiques de Gahtoy et de Waibira.

De plus, la proportion de parties mixtes ne diffère pas entre les communautés de chimpanzés de l'ouest et de l'est. Des études antérieures ont rapporté des niveaux plus élevés de liens et d'associations bisexuels chez les chimpanzés de l'ouest (Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Lehmann & Boesch, 2005). La fréquence plus élevée des fêtes exclusivement masculines à Waibira peut être liée au nombre inhabituellement élevé de mâles indépendants dans cette communauté, ce qui se traduit par des cliques de mâles satellites (Badihi et al., 2022). La plus grande présence de groupes exclusivement masculins dans les sites de contrôle de Gahtoy peut être le résultat de la collecte de mâles solitaires ou de groupes de mâles en patrouille, bien que, encore une fois, ce modèle d'association soit à l'opposé de ce qui serait prédit pour les chimpanzés occidentaux s'ils étaient plus bisexuellement liés, et souligne que le contexte comportemental ou le lieu de la collecte de données peut façonner de manière importante le sex-ratio. Il est important de noter que les différences (inattendues) dans les types de groupes entre les deux sites d'étude ne sont pas le résultat d'un biais de collecte de données en faveur de certains individus, car le point d'eau est une ressource clé que tous les chimpanzés visitent régulièrement pendant les saisons sèches à Waibira (Péter et al., 2022) et notre utilisation de la méthodologie du piégeage photographique exclut également la possibilité que la présence humaine ait pu dissuader certains individus (femelles) de visiter les sites plus que d'autres (mâles).

Bien que nos méthodes soient similaires d'un site à l'autre, notre approche présente des limites. Des données de contrôle n'étaient pas disponibles pour la communauté de Waibira afin d'évaluer dans quelle mesure les modèles de taille de groupe et de sex-ratio étaient généralisables à d'autres contextes comportementaux dans cette communauté. Les études futures utilisant des méthodes de pièges photographiques devraient prendre explicitement en considération l'emplacement des pièges photographiques en raison des effets potentiels de toute différence non prise en compte. De même, bien que nous ayons contrôlé certaines variables saisonnières telles que la disponibilité de nourriture et la présence de femelles en œstrus (Boesch & Boesch-Achermann, 2000 ; Matsumoto-Oda et al., 1998 ; Wallis, 1995), l'exploitation des ressources aquatiques par les chimpanzés n'a pas été prise en compte.

Le comportement des animaux était différent selon la saison dans les deux communautés (toute l'année à Gahtoy, uniquement pendant la saison sèche à Waibira), et il pourrait y avoir d'autres effets non testés de la saison sur leur comportement. De plus, il peut y avoir des effets non testés sur la taille du groupe des différents niveaux d'habituation aux chercheurs, ainsi que des différences potentielles dans le risque de prédation sur les deux sites. Alors que les chimpanzés de Waibira étaient plus habitués aux observateurs humains que les chimpanzés de Gahtoy, le risque de prédation était également faible sur les deux sites (c'est-à-dire qu'il n'y avait aucune preuve indirecte ou directe de la présence de léopards sur l'un ou l'autre des sites d'étude pendant ou avant la période d'étude). Enfin, bien que nous ayons mesuré les schémas d'association bisexuelle, l'association n'est pas une mesure directe de l'attachement. Il y a de nombreuses raisons de voyager dans le même groupe que d'autres individus, par exemple un besoin partagé de ressources particulières, telles que la nourriture. Dans certains cas, il peut être important de maintenir une proximité spatiale, ou une association, avec des individus avec lesquels on n'est explicitement pas étroitement lié, par exemple les mâles concurrents. Le lien, ou du moins une association plus prosociale, est mieux évalué par des mesures qui capturent la qualité des interactions sociales et, le cas échéant, des mesures endocrinologiques (par exemple, Crockford et al., 2013 ; Mitani, 2009 ; Samuni et al., 2018).

Notre étude met en évidence les avantages de l'utilisation de pièges photographiques lors de l'étude des grands singes sauvages et souvent insaisissables. Les pièges photographiques permettent des comparaisons standardisées entre les sites et fournissent des observations détaillées sans perturber les chimpanzés par la présence d'observateurs humains. Cependant, la collecte de données à l'aide de pièges photographiques peut également être vulnérable à la variation des méthodes et la comparabilité entre les ensembles de données (par exemple, l'emplacement et le réglage des caméras) reste cruciale pour des comparaisons précises (Caravaggi et al., 2020). Il a été avancé que les chimpanzés peuvent éviter les endroits où des pièges photographiques ont été installés ; dans ce cas, certains individus peuvent ne pas être capturés lors du passage d'un groupe (Caravaggi et al., 2020 ; McCarthy et al., 2018). Cependant, une comparaison récente de la taille et de la composition des groupes de chimpanzés en

Nimba n'a pas trouvé de différence dans les estimations relatives fournies par les observations directes et les pièges photographiques (van Leeuwen et al., 2020). L'utilisation de pièges photographiques, plutôt que d'observations directes, présente également plusieurs avantages supplémentaires, notamment une réduction du potentiel de transmission de maladies anthroponotiques aux grands singes (Epstein & Price, 2009), moins de changements comportementaux involontaires (McDougall, 2012), et potentiellement une vulnérabilité réduite au braconnage dans certaines communautés (Robbins & Boesch, 2019) en fonction de la nature des menaces locales.

## 5 | CONCLUSION

Nos résultats attirent l'attention sur la flexibilité de la socialité des chimpanzés de l'Est et de l'Ouest. Nous mettons en garde contre les conclusions générales sur les différences entre sous-espèces, en particulier lorsqu'elles sont basées sur un nombre limité de points de données chez une espèce connue pour sa grande flexibilité comportementale. Nos résultats montrent que la socialité des chimpanzés est très flexible et que l'endroit et la manière de mesurer la taille, la composition et le type de groupe peuvent influencer les conclusions sur les modèles sociaux d'une communauté. Ici, nous avons montré que, dans certains cas, les femelles de l'Est semblent être plus sociables et s'associent bisexuellement plus fréquemment que les femelles de l'Ouest. De même, les chimpanzés de l'Est à Issa, en Tanzanie, ont été signalés comme étant aussi cohésifs que les chimpanzés de l'Ouest (Giuliano et al., 2022), ce qui atténue les résultats antérieurs suggérant que la cohésion élevée est spécifique à la sous-espèce de l'Ouest (Boesch, 1996). Au fur et à mesure que les résultats obtenus sur d'autres sites d'étude des chimpanzés en Afrique ajoutent de nouvelles pièces au puzzle de la socialité des chimpanzés, il devient clair qu'il n'existe pas de description unique des modèles de groupement social des chimpanzés de l'est et de l'ouest.

## CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

Kathelijne Koops : Conceptualisation (chef de file) ; Conservation des données (chef de file) ; Analyse formelle (soutien) ; Acquisition de fonds (chef de file) ; Investigation (chef de file) ; Méthodologie (chef de file) ; Administration du projet (chef de file) ; Ressources (chef de file) ; Supervision (chef de file) ; Visualisation (chef de file) ; Rédaction de la version originale (chef de file) ; Révision de la rédaction et de l'édition (chef de file). Walter Akankwasa : Investigation (égal). Henry Didier Camara : Investigation (égal) ; Méthodologie (soutien) ; Administration du projet (soutien). Maegan Fitzgerald : Investigation (égale) ; Administration du projet (soutien) ; Rédaction-lecture et édition (soutien). Alex Keir : Conceptualisation (soutien) ; Curation de données (soutien) ; Analyse formelle (soutien) ; Investigation (égal) ; Méthodologie (soutien) ; Rédaction de l'ébauche originale (soutien). Gnan Mamy : Investigation (égale) ; Méthodologie (soutien) ; Administration du projet (soutien). Tetsuro Matsuzawa : Acquisition de fonds (soutien) ; Ressources (soutien) ; Rédaction - révision et édition (soutien). Hella Péter : Conservation des données (soutien) ; Investigation (soutien). Kizza Vicent : Investigation (égal). Klaus Zuberbühler : Acquisition de fonds (soutien) ; Ressources (soutien). Catherine Hobaiter : Conceptualisation (chef de file) ; Conservation des données (chef de file) ; Analyse formelle (chef de file) ; Acquisition de fonds (chef de file) ; Investigation (chef de file) ; Méthodologie (chef de file) ; Administration du projet (chef de file) ; Ressources (chef de file) ; Supervision (soutien) ; Visualisation (chef de file) ; Rédaction de l'ébauche originale (chef de file) ; Révision et édition de l'ébauche (chef de file).

## REMERCIEMENTS

Nous remercions la Direction Générale de la Recherche Scientifique et l'Innovation Technologique (DGERSIT) et l'Institut de Recherche Environnementale de Bossou (IREB) en Guinée pour l'autorisation de recherche à Nimba. Nous remercions les assistants de recherche, K. Doré, F. Doré, F. Zogbila, N. Doré, D. Zogbila, Y. Zogbila, C. Samy, N. Gbouomy, K. van Leeuwen, M. O'Reilly, P. Le Sommer, J. Caraway, W. Edwards, D. Montanari, N. James, I. Vélez del Burgo Guinea, D. Hassler, M. McCann et S. Canington, pour leur aide sur le terrain. La recherche a été soutenue par des subventions du Gates Cambridge Trust (Cambridge, Royaume-Uni), de la Lucie Burgers Foundation for Comparative Behaviour Research (Pays-Bas), du Homerton College et du Newnham College (Cambridge, Royaume-Uni), de la bourse professorale Eccellenza du FNS (n° PCEFP3\_186967) à K. Koops, par un financement du 8e programme-cadre de l'Union européenne, Horizon 2020, dans le cadre de la convention de subvention n° 802719 à C. Hobaiter, et du MEXT (#12002009, #16002001, #20002001, #24000001, #16H06283) à T. Matsuzawa. Nous remercions le personnel du Budongo Conservation Field Station, ainsi que l'Uganda Wildlife Authority et l'Uganda National Council of Science and Technology pour l'autorisation de travailler en Ouganda. Le Budongo Conservation Field Station est soutenu par la Royal Zoological Society of Scotland. Nous remercions l'éditeur et les deux réviseurs pour leurs commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer le manuscrit. Le financement en libre accès est assuré par l'Université de Zurich.

## DÉCLARATION DE CONFLIT D'INTÉRÊTS

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

## DÉCLARATION DE DISPONIBILITÉ DES DONNÉES

Les données qui étayent les résultats de cette étude sont disponibles sur demande raisonnable auprès des auteurs correspondants. Tout le code des analyses est disponible dans notre dépôt Github : <https://github.com/WildMinds/EWChimpSociality>

## DÉCLARATION D'ÉTHIQUE

La collecte de données en République de Guinée a été approuvée par la Direction générale de la recherche scientifique et de l'innovation technologique (DGERSIT) et a respecté les lignes directrices établies par la Division d'anthropologie biologique du Département d'archéologie et d'anthropologie de l'Université de Cambridge (Royaume-Uni). La collecte de données en Ouganda a été approuvée par l'Uganda Wildlife Authority et le Conseil national ougandais pour la science et la technologie, ainsi que par le Comité d'éthique et de bien-être des animaux de l'Université de St. Les chercheurs ont suivi le code de bonnes pratiques pour la primatologie de terrain établi par la Société internationale de primatologie.

## ORCID

Kathelijne Koops  <http://orcid.org/0000-0001-7097-2698> Walter Akankwasa  <https://orcid.org/0000-0001-5380-8597> Maegan Fitzgerald  <http://orcid.org/0000-0003-3769-1688> Tetsuro Matsuzawa  <https://orcid.org/0000-0002-8147-2725> Hella Péter  <https://orcid.org/0000-0002-3717-6072>

Klaus Zuberbühler <https://orcid.org/0000-0001-8378-088X>

Catherine Hobaïter <http://orcid.org/0000-0002-3893-0524>

RÉFÉRENCES

Alexander, R. D. (1974). L'évolution du comportement social. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383.

Amici, F., Aureli, F. et Call, J. (2008). Dynamique de fission-fusion, comportement et le contrôle inhibiteur chez les primates. *Current Biology*, 18, 1415-1419.

Anderson, D. P., Nordheim, E. V., Boesch, C., & Moermond, T. C. (2002). Factors influencing fission-fusion grouping in chimpanzees in the Taï National Park, Côte d'Ivoire. In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Eds.), *Behavioral diversity in chimpanzees and bonobos* (pp. 90-101). Cambridge University Press.

Baayen, R. H. (2008). *L'analyse des données linguistiques : Une introduction pratique à la statistiques à l'aide de R*. Cambridge University Press.

Badihi, G., Bodden, K., Zuberbühler, K., Samuni, L. et Hobaïter, C. (2022). Flexibilité dans la structure sociale des chimpanzés mâles (*Pan troglodytes schweinfurthii*) dans la forêt de Budongo, en Ouganda. *Royal Society Open Science*, 9, 220904.

Basabose, A. K. (2004). Fruit availability and chimpanzee party size at Kahuzi montane forest, democratic Republic of Congo. *Primates*, 45, 211-219.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.

Beicovitch, F. B. (1987). Female weight and reproductive condition in a population of olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 12, 189-195.

Bersacola, E., Hill, C. M. et Hockings, K. J. (2021). Les chimpanzés équilibrent les ressources et les risques dans un paysage de peur anthropogénique. *Scientific Reports*, 11, 4569.

Boesch, C. (1991). The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees. *Behaviour*, 117, 220-241.

Boesch, C. (1996). Social grouping in Taï chimpanzees. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Eds.), *Great Ape Societies* (pp. 101-113). Cambridge University Press.

Boesch, C. (2009). *Le vrai chimpanzé : stratégies sexuelles dans la forêt*. Cambridge University Press.

Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *Les chimpanzés de la forêt de Taï : écologie comportementale et évolution*. Oxford University Press.

Boesch, C., Kalan, A. K., Agbor, A., Arandjelovic, M., Dieguez, P., Lapeyre, V., & Kühl, H. S. (2017). Les chimpanzés pêchent régulièrement des algues avec des outils pendant la saison sèche à Bakoun, en Guinée. *American Journal of Primatology*, 79, 1-7.

Caravaggi, A., Burton, A. C., Clark, D. A., Fisher, J. T., Grass, A., Green, S., Hobaïter, C., Hofmeester, T. R., Kalan, A. K., Rabaiotti, D., & Rivet, D. (2020). Une revue des facteurs à prendre en compte lors de l'utilisation de pièges photographiques pour étudier le comportement des animaux afin d'informer l'écologie et la conservation de la faune. *Conservation Science and Practice*, 2, e329.

Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995). Ecological constraints on group-size : An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.

Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Fischer, J., Beehner, J., Bergman, T., Johnson, S. E., Kitchen, D. M., Palombit, R. A., Rendall, D., & Silk, J. B. (2004). Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana. *International Journal of Primatology*, 25, 401-428.

Crockford, C., Wittig, R. M., Langergraber, K., Ziegler, T. E., Zuberbühler, K., & Deschner, T. (2013). L'ocytocine urinaire et le lien social chez les chimpanzés sauvages apparentés et non apparentés. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280, 20122765.

Dunbar, R. (1988). *Primate Social Systems*. Chapman & Hall.

Epstein, J. H. et Price, J. T. (2009). The significant but understudied impact of pathogen transmission from humans to animals (L'impact significatif mais sous-étudié de la transmission de pathogènes de l'homme à l'animal). *Mount Sinai Journal of Medicine : A Journal of Translational and Personalized Medicine*, 76, 448-455.

Fawcett, K. A. (2000). *Female relationships and food availability in a forest community of chimpanzees. Thèse de doctorat, Université d'Édimbourg*.

Forstmeier, W. et Schielzeth, H. (2011). Cryptic multiple hypotheses testing in linear models : overestimated effect sizes and the winner's curse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 47-55.

Fox, J. et Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression* (2 ed.). Sage.

Furuichi, T. (1987). Sexual swelling, receptivity, and grouping of wild pygmy chimpanzee females at Wamba, Zaire. *Primates*, 28, 309-318.

Gittleman, J. L. et Thompson, S. D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, 28, 863-875.

Giuliano, C., Stewart, F. A., & Piel, A. K. (2022). Chimpanzé (*Pan troglodytes schweinfurthii*) dans un paysage de savane ouverte et sèche, vallée de l'Issa, Tanzanie occidentale. *Journal of Human Evolution*, 163, 103137.

Goodall, J. (1986). *Les chimpanzés de Gombe : modèles de comportement*. The Belknap Press of Harvard University Press.

Harris, T. R., Chapman, C. A. et Monfort, S. L. (2010). Small folivorous primate groups exhibit behavioral and physiological effects of food scarcity. *Behavioral Ecology*, 21(1), 46-56.

Hashimoto, C., Furuichi, T. et Tashiro, Y. (2001). What factors affect the size of chimpanzee parties in the Kalinzu forest, Uganda ? Examination of fruit abundance and number of estrous females. *International Journal of Primatology*, 22, 947-959.

Hockings, K. J., Anderson, J. R. et Matsuzawa, T. (2010). Flexible feeding on cultivated underground storage organs by rainforest-dwelling chimpanzees at Bossou, West Africa. *Journal of Human Evolution*, 58, 227-233.

Hockings, K. J., Anderson, J. R. et Matsuzawa, T. (2012). Socioecological adaptations by chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, inhabiting an anthropogenically impacted habitat. *Animal Behaviour*, 83, 801e810.

Hofmeester, T. R., Thorsen, N. H., Crowsigt, J. P. G. M., Kindberg, J., André, H., Linnell, J. D. C., & Odden, J. (2021). Effects of camera-trap placement and number on detection of members of a mammalian assemblage. *Ecosphere*, 12, e03662.

Itani, J. et Suzuki, A. (1967). The social unit of chimpanzees. *Primates*, 8, 355-381.

Janson, C. H. et Goldsmith, M. L. (1995). Predicting group size in primates : Foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6, 326-336.

Kahlenberg, S. M., Emery Thompson, M., & Wrangham, R. W. (2008). Female competition over core areas in *Pan troglodytes schweinfurthii*, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 29, 931-947.

Kappeler, P. M. et van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23, 707-740.

Koops, K. (2011). Chimpanzés dans la région de Seringbara des Monts Nimba. In T. Matsuzawa, T. Humle, & Y. Sugiyama (Eds.), *The Chimpanzees of Bossou and Nimba* (pp. 277-287). Springer.

Koops, K., McGrew, W. C. et Matsuzawa, T. (2013). Écologie de la culture : les facteurs environnementaux influencent-ils l'utilisation des outils de recherche de nourriture chez les chimpanzés sauvages, *Pan troglodytes verus* ? *Animal Behaviour*, 85, 175-185.

Koops, K., McGrew, W. C., de Vries, H., & Matsuzawa, T. (2012a). Nest-building by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at seringbara, nimba mountains : Anti-prédation, thermorégulation et hypothèses anti-vectorielles. *International Journal of Primatology*, 33, 356-380.

Koops, K., McGrew, W. C., Matsuzawa, T. et Knapp, L. A. (2012b). Terrestrial nest-building by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) : Implications for the tree-to-ground sleep transition in early hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 148, 351-361.

Koops, K., Schöning, C., McGrew, W. C. et Matsuzawa, T. (2015). Chimpanzees prey on army ants at Seringbara, Nimba mountains,

- Guinée : Predation patterns and tool use characteristics. *American Journal of Primatology*, 77, 319-329.
- Koops, K., Wrangham, R. W., Cumberlidge, N., Fitzgerald, M. A., van Leeuwen, K. L., Rothman, J. M., & Matsuzawa, T. (2019). La pêche au crabe par les chimpanzés dans les montagnes de Nimba, en Guinée. *Journal of Human Evolution*, 133, 230-241.
- Koops, K., Humle, T., Frandsen, P., Fitzgerald, M., D'Auvergne, L., Jackson, H. A., Børsting, C., Siegismund, H. R., Soumah, A. G., & Hvilsum, C. (2023). Genetics as a novel tool in mining impact assessment and biomonitoring of critically endangered Western chimpanzees in the Nimba Mountains, Guinea. *Conserv Sci Pract*, 5, e12898.
- Kummer, H. (1971). *Les sociétés de primates : Techniques collectives d'adaptation écologique*. Aldine Publishing Company.
- van Leeuwen, K. L., Matsuzawa, T., Sterck, E. H. M., & Koops, K. (2020). Comment mesurer la taille des groupes de chimpanzés ? A methodological comparison. *Primates*, 61, 201-212.
- Lehmann, J. et Boesch, C. (2004). To fission or to fusion : effects of La taille de la communauté sur l'organisation sociale des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes verus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 207-216.
- Lehmann, J. et Boesch, C. (2005). Bisexually bonded ranging in chimpanzés (*Pan troglodytes verus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 525-535.
- Lowe, A. E., Hobaiter, C., Asimwe, C., Zuberbühler, K., & Newton-Fisher, N. E. (2020). Infanticide intra-communautaire chez les chimpanzés sauvages de l'Est : A 24-year review. *Primates*, 61, 69-82.
- Matsumoto-Oda, A., Hosaka, K., Huffman, M. A., & Kawanaka, K. (1998). Factors affecting party size in chimpanzees of the Mahale Mountains. *International Journal of Primatology*, 19, 999-1011.
- McCarthy, M. S., Després-Einspinner, M. L., Samuni, L., Mundry, R., Lemoine, S., Preis, A., Wittig, R. M., Boesch, C., & Kühl, H. S. (2018). Une évaluation de l'efficacité des pièges photographiques pour étudier la composition et la variation démographiques chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 80, e22904.
- McDougall, P. (2012). L'observation passive d'animaux habitués est-elle vraiment passive ? *Journal of Ethology*, 30, 219-223.
- Mitani, J. C. (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds (Les chimpanzés mâles forment des liens sociaux durables et équitables). *Animal Behaviour*, 77, 633-640.
- Mitani, J. C., Watts, D. P. et Lwanga, J. S. (2002). Ecological and social correlates of chimpanzee party size and composition. In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (pp. 102-111). Cambridge University Press.
- Nishida, T. (1968). The social group of wild chimpanzees in the Mahali mountains. *Primates*, 9, 167-224.
- Nishida, T. et Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Chimpanzés et bonobos : Cooperative relationships among males (relations de coopération entre les mâles). In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. D. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 165-180). Chicago University Press.
- Péter, H., Zuberbühler, K. et Hobaiter, C. (2022). Creusement de puits dans une communauté de chimpanzés sauvages d'Afrique de l'Est (*Pan troglodytes schweinfurthii*) vivant dans la forêt. *Primates*, 63, 355-364.
- Prado-Martinez, J., Sudmant, P. H., Kidd, J. M., Li, H., Kelley, J. L., Lorente-Galdos, B., Veeramah, K. R., Woerner, A. E., O'Connor, T. D., Santpere, G., Cagan, A., Theunert, C., Casals, F., Laayouni, H., Munch, K., Hobolth, A., Halager, A. E., Malig, M., Hernandez-Rodriguez, J., ... Marques-Bonet, T. (2013). La diversité génétique des grands singes et l'histoire des populations. *Nature*, 499, 471-475.
- Reynolds, V. (2005). *Les chimpanzés de la forêt de Budongo : Ecologie, comportement et conservation*. Oxford University Press.
- Robbins, M. M. & Boesch, C. (Eds.). (2019). *Parmi les singes africains : Histoires et photos de terrain*. Presses de l'Université de Californie.
- Roberts, S. J. et Cords, M. (2013). La taille du groupe mais pas le rang de dominance prédit la probabilité de conception chez un primate frugivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 1995-2009.
- Sakura, O. (1994). Factors affecting party size and composition of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) Bossou, Guinea. *International Journal of Primatology*, 15, 167-183.
- Samuni, L., Mundry, R., Terkel, J., Zuberbühler, K. et Hobaiter, C. (2014). Socially learned habituation to human observers in wild chimpanzees (Habituation socialement apprise aux observateurs humains chez les chimpanzés sauvages). *Animal Cognition*, 17, 997-1005.
- Samuni, L., Preis, A., Mielke, A., Deschner, T., & Wittig, R. M. (2018). Les liens sociaux facilitent le partage coopératif des ressources chez les chimpanzés sauvages. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, 20181643.
- Samuni, L., Mielke, A., Preis, A., Crockford, C. et Wittig, R. M. (2020). Intergroup competition enhances chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) in-group cohesion. *International Journal of Primatology*, 41, 342-362.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships among female primates. In V. Standen, & R. A. Foley (Eds.), *Comparative Socioecology. The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals* (pp. 195-218). Blackwell, Oxford.
- Schielzeth, H. (2010). Des moyens simples pour améliorer l'interprétabilité de Sokal RR & Rohlf FJ. 1995. Biometry - the principles and practice of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 103-113.
- Snyder-Mackler, N., Alberts, S. C. et Bergman, T. J. (2012). Concessions d'un mâle alpha ? Cooperative defence and shared reproduction in multi-male primate groups. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279, 3788-3795.
- Sommer, V., Adanu, J., Faucher, I., & Fowler, A. (2004). Les chimpanzés nigériens (*Pan troglodytes vellerosus*) à Gashaka : Two years of habituation efforts. *Folia Primatologica*, 75, 295-316.
- Strier, K. (2021). *Primate Behavioral Ecology* (Sixième édition.). Routledge.
- Sugiyama, Y. (1973). The social structure of wild chimpanzees. In R. P. Mitchell, & J. H. Crook (Eds.), *Comparative ecology and behavior of primates* (pp. 375-410). Academic Press.
- Sugiyama, Y. (1999). Socioecological factors of male chimpanzee migration at Bossou, Guinea. *Primates*, 40, 61-68.
- Takemoto, H. (2004). Seasonal change in terrestriality of chimpanzees in relation avec le microclimat dans la forêt tropicale. *American Journal of Physical Anthropology*, 124, 81-92.
- Tanwar, K. S., Sadhu, A. et Jhala, Y. V. (2021). Camera trap placement for evaluating species richness, abundance, and activity. *Scientific Reports*, 11, 23050.
- Tutin, C. E. G., McGrew, W. C., & Baldwin, P. J. (1983). Social organization of savanna dwelling chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal. *Primates*, 24, 154-173.
- Vink, D. N., Stewart, F. A. et Piel, A. K. (2020). Comparaison des méthodes d'évaluation de la taille des groupes de chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) : Observations, camera traps, and bed counts from a savanna- woodland mosaic in the Issa valley, Tanzania. *International Journal of Primatology*, 41, 901-915.
- Wakefield, M. L. (2008). Grouping patterns and competition among femelle *Pan troglodytes schweinfurthii* à Ngogo, Parc national de Kibale, Ouganda. *International Journal of Primatology*, 29, 907-929.
- Wallis, J. (1995). Seasonal influence on reproduction in chimpanzees of Gombe National Park. *International Journal of Primatology*, 16, 435-451.
- Wallis, J. (2002). Seasonal aspects of reproduction and sexual behavior in two chimpanzee populations : A comparison of Gombe (Tanzania) and Budongo (Uganda). In C. Boesch, G. Hohmann, & L. Marchant (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (pp. 181-191). Cambridge University Press.
- Webster, M. M. et Rutz, C. (2020). How STRANGE are your study animals ? *Nature*, 582, 337-340.
- Williams, J. M., Pusey, A. E., Carlis, J. V., Farm, B. P. et Goodall, J. (2002). Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. *Animal Behaviour*, 63, 347-360.

- Wilson, M., Hauser, M. et Wrangham, R. (2007). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) modify grouping and vocal behaviour in response to location-specific risk (Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) modifient leur comportement vocal et de groupe en réponse au risque spécifique au lieu). *Behaviour*, 144, 1621-1653.
- Wilson, M. L., Boesch, C., Fruth, B., Furuichi, T., Gilby, I. C., Hashimoto, C., Hobaiter, C. L., Hohmann, G., Itoh, N., Koops, K., Lloyd, J. N., Matsuzawa, T., Mitani, J. C., Mjungu, D. C., Morgan, D., Muller, M. N., Mundry, R., Nakamura, M., Pruetz, J., ... Wrangham, R. W. (2014). L'agression mortelle chez *Pan* est mieux expliquée par les stratégies adaptatives que par les impacts humains. *Nature*, 513, 414-417.
- Wrangham, R. W. (1975). *The Behavioural Ecology of Chimpanzees in Gombe National Park*, thèse de doctorat, Université de Cambridge, Cambridge.
- Wrangham, R. W. et Smuts, B. B. (1980). Sex differences in the behavioural ecology of chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement*, 28, 13-31.
- Wrangham, R. W., Clark, A. P., & Isabirye-Basuta, G. (1992). Female social relationships and social organization of Kibale Forest chimpanzees. In T. Nishida, W. C. McGrew, P. Marler, M. Pickford, & F. B. de Waal (Eds.), *Topics in Primatology* (pp. 81-98). University of Tokyo Press.

Comment citer cet article : Koops, K., Akankwasa, W., Camara, H. D., Fitzgerald, M., Keir, A., Mamy, G., Matsuzawa, T., Péter, H., Vicent, K., Zuberbühler, K. et Hobaiter, C. (2024). Flexible grouping patterns in a western and eastern chimpanzee community. *American Journal of Primatology*, 86, e23593. <https://doi.org/10.1002/ajp.23593>