

DK 485668

BA-TH 693

**CIRAD-EMVT**  
Campus international de Baillarguet  
Montferrier-sur-Lez  
B.P. 5035  
34032 MONTPELLIER Cedex 1

**Ecole Nationale Vétérinaire  
d'Alfort**  
7, avenue du Général-de-Gaulle  
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

**Institut National Agronomique  
Paris - Grignon**  
16, rue Claude Bernard  
75005 PARIS

**Muséum National  
d'Histoire Naturelle**  
57, rue Cuvier  
75005 PARIS

---

**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES  
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

---

**SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE**

**LE GORILLE DANS SON MILIEU : ETUDE DES  
INFLUENCES RECIPROQUES TISSEES ENTRE LE  
GORILLE ET SON HABITAT**

*Par*

**Delphine DEUBEL**

**CIRAD-Dist**  
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE  
Baillarguet

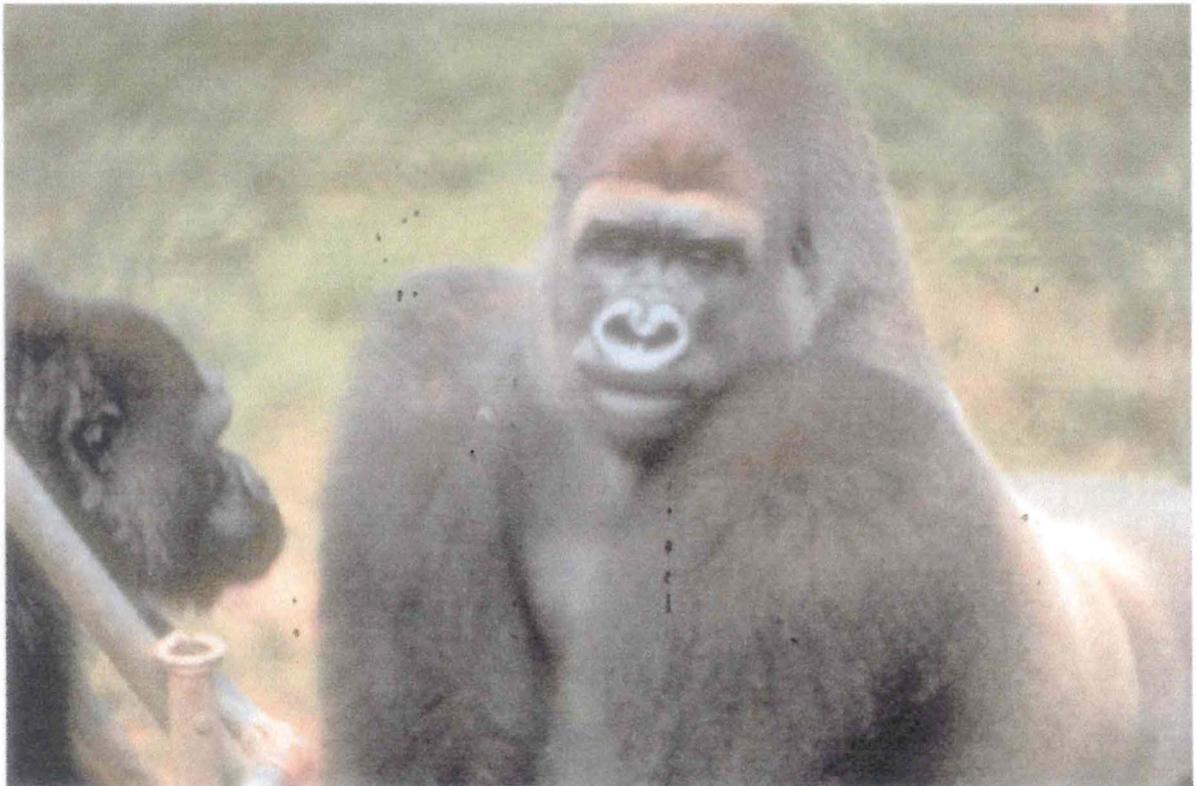
Année universitaire 1999-2000



CIRAD  
\*000009032\*

DEUBEL Delphine  
DESS PARC 1999-2000  
Synthèse bibliographique

## **LE GORILLE DANS SON MILIEU :** **Etude des influences réciproques tissées entre le gorille et son habitat**



# SOMMAIRE

SOMMAIRE.....	1
SOMMAIRE DES FIGURES.....	3
SOMMAIRE DES TABLEAUX.....	4
INTRODUCTION.....	5
HISTOIRE NATURELLE DES GORILLES.....	6
1 QUELQUES DONNÉES INTRODUCTIVES.....	6
2 MORPHOLOGIE.....	8
2.1 Généralités.....	8
2.2 Les trois sous-espèces de gorilles.....	9
2.2.1 Les gorilles de montagne ( <i>Gorilla gorilla beringei</i> ).....	9
2.2.2 Les gorilles des plaines de l'Est ( <i>Gorilla gorilla graueri</i> ).....	9
2.2.3 Les gorilles des plaines de l'Ouest ( <i>Gorilla gorilla gorilla</i> ).....	9
3 PHYSIOLOGIE ET COMPORTEMENT.....	9
3.1 Maturité sexuelle.....	9
3.2 Cycle œstral et saison de reproduction.....	10
3.3 Gestation et mise bas.....	10
3.4 Longévité.....	10
3.5 Budget temps.....	10
3.6 Alimentation.....	11
4 TERRITOIRE.....	14
5 ORGANISATION SOCIALE DES GORILLES.....	14
5.1 Composition et taille du groupe.....	14
5.2 Les différents éléments du groupe.....	15
5.2.1 Le dos argenté.....	15
5.2.2 Les dos noirs.....	16
5.2.3 Les femelles adultes.....	16
5.2.4 Les immatures.....	17
5.3 Fonctionnement du groupe.....	18
5.3.1 Cohésion.....	18
5.3.2 Toilettage mutuel.....	18
5.3.3 Création d'un nouveau groupe et méthodes de transfert.....	18
5.3.4 Protection du groupe.....	21
5.4 Construction de nids.....	21
INFLUENCE DU RÉGIME ALIMENTAIRE SUR LA SOCIO-ÉCOLOGIE DES GORILLES.....	24
1 LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES TROIS SOUS-ESPÈCES: INFLUENCE DE LA DISPONIBILITÉ DES ALIMENTS.....	24
1.1 Méthodes d'étude du régime alimentaire des gorilles.....	24
1.2 Le régime simple des gorilles de montagne.....	24
1.3 Le régime plus diversifié des gorilles des plaines de l'Est.....	25
1.4 Le régime complexe des gorilles des plaines de l'Ouest.....	26
2 INFLUENCE DE LA RESSOURCE ALIMENTAIRE SUR LES DÉPLACEMENTS JOURNALIERS ET SUR LA TAILLE DU TERRITOIRE DES GORILLES.....	30
2.1 Influence de la qualité des zones exploitées.....	30

2.2 <i>Influence du caractère saisonnier des espèces alimentaires.</i> .....	31
2.3 <i>Influences autres qu'alimentaires.</i> .....	33
3 INFLUENCE DU RÉGIME ALIMENTAIRE SUR LA STRUCTURE SOCIALE DES GORILLES.....	34
<b>CARACTÉRISTIQUES DES RESSOURCES INTERVENANT DANS LE CHOIX</b>	
<b>ALIMENTAIRE DES GORILLES.</b> .....	<b>36</b>
1 INFLUENCE DE LA FORME DE L'ARBRE SUR SON EXPLOITATION PAR LES GORILLES. ....	36
1.1 <i>Du comportement arboricole des gorilles.</i> .....	36
1.2 <i>Exploitation des arbres par les différentes catégories d'âge et de sexe.</i> .....	36
2 INFLUENCE DES CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DE L'ALIMENT SUR SON	
EXPLOITATION PAR LES GORILLES. ....	39
2.1 <i>Importance de la quantité de phénols et de tanins.</i> .....	39
2.2 <i>Influence de la composition en nutriments et de la digestibilité.</i> .....	39
2.3 <i>Rôle du goût et des couleurs dans le choix alimentaire.</i> .....	40
<b>LE GORILLE DANS SON MILIEU NUTRITIF.</b> .....	<b>41</b>
1 EFFETS DE LA CONSOMMATION DES RESSOURCES DE L'HABITAT PAR LES GORILLES. ....	41
2 GESTION DE L'HABITAT PAR LES POPULATIONS DE GORILLES.....	41
3 EXEMPLE D'UNE INTERACTION SPÉCIFIQUE PLANTE/GORILLE: <i>COLA LIZAE.</i> .....	42
4 COMPARAISON AVEC LES ESPÈCES SYMPATRIQUES. ....	43
<b>CONCLUSION</b> .....	<b>45</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE.</b> .....	<b>46</b>

## SOMMAIRE DES FIGURES

FIGURE 1: CARTE DE RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GORILLES [11].....	7
FIGURE 2: CRÂNE DE GORILLE [20].....	8
FIGURE 3: POLYGONE DE FRÉQUENCES MONTRANT L'ACTIVITÉ DE NOURRISSAGE DES GORILLES SELON LES HEURES [26].....	10
FIGURE 4: SÉQUENCES DE NOURRISSAGE [1].....	11
FIGURE 5: PHOTOGRAPHIE D'UN DOS ARGENTÉ (GORILLA GORILLA GORILLA) MONTRANT LA SELLE ARGENTÉE S'ÉTENDANT JUSQU' AUX CUISSSES [WWW.SELU.COM].....	15
FIGURE 6: FEMELLE ADULTE ( <i>GORILLA GORILLA GORILLA</i> ) AVEC SON PETIT DE L'ANNÉE ET SON AUTRE ENFANT (PERSO).....	17
FIGURE 7: CYCLE ÉVOLUTIF DES GROUPES DE GORILLES. LA LIGNE POINTILLÉE INDIQUE UNE FAIBLE PROBABILITÉ DE TRANSFERT [42].....	20
FIGURE 8: PHOTOGRAPHIE D'UN NID DE GORILLE [WWW.SELU.COM].....	22
FIGURE 9: POSITIONS CORPORELLES DE GORILLES AU REPOS ; A, G, FEMELLES TENANT UN NOUVEAU- NÉ [27].....	22
FIGURE 10: POSITIONS CORPORELLES DE GORILLES AU REPOS. A, JUVÉNILE. B, F, FEMELLES TENANT UN NOUVEAU-NÉ. D, E, G, FEMELLES. C, MÂLE DOS NOIR [27].....	23
FIGURE 11: NOMBRE D'ESPÈCES VÉGÉTALES EN TERMES DE PARTIES CONSOMMÉES PAR LES GORILLES ( <i>GORILLA GORILLA GRAUERI</i> ) PENDANT CHAQUE SAISON DANS LA RÉGION D'ITÉBÉRO [45].....	25
FIGURE 12: ANALYSES DES ÉCHANTILLONS FÉCAUX MONTRANT LA FRÉQUENCE D'ÉCHANTILLONS CONTENANT DE 0 À >4 ESPÈCES DE FRUITS PAR ÉCHANTILLON [25].....	27
FIGURE 13: HISTOGRAMME MONTRANT L'IMPORTANCE RELATIVE DES ALIMENTS CONSOMMÉS PAR LES GORILLES EN RELATIONS AVEC LES TROIS FORMATIONS VÉGÉTALES PRINCIPALES DE RIO MUNI (GUINÉE EQUATORIALE) [26].....	27
FIGURE 14: VARIATION DE L'ABONDANCE DE FRUITS ET DE FIBRES DANS LES ÉCHANTILLONS FÉCAUX SUR UNE PÉRIODE DE 27 MOIS [22].....	28
FIGURE 15: POURCENTAGES D'ALIMENTS DANS LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES GORILLES DE QUATRE RÉGIONS DIFFÉRENTES [46].....	29
FIGURE 16: FRÉQUENCES DE LONGUEURS DES DÉPLACEMENTS QUOTIDIENS PENDANT LES MOIS DE SAISON SÈCHE ET DE SAISON DES PLUIES [7].....	32
FIGURE 17: LA LONGUEUR DES DÉPLACEMENTS QUOTIDIENS PENDANT LES MOIS OÙ LES GORILLES INCORPorent PLUS DE VÉGÉTAUX (FOLIVORY) SONT SIGNIFICA TIVEMENT PLUS LONGS QUE CEUX DES MOIS PENDANT LESQUELS LES GORILLES SONT FRUGIVORES [7].....	32
FIGURE 18: RÉGRESSIONS LINÉAIRES DU NOMBRE DE (A) SITES RICHES EN FRUITS ET DE (B) SITES RICHES EN PLANTES HERBACÉES PAR RAPPORT AU DÉPLACEMENT QUOTIDIEN [7].....	33
FIGURE 19: DENSITÉ MOYENNE DE GORILLES ET DE CHIMPANZÉS DANS CHAQUE HABITAT [42].....	35
FIGURE 20: DIFFÉRENCES SEXUELLES DANS LE COMPORTEMENT ARBORICOLE [23].....	36
FIGURE 21: NOMBRES DE GORILLES POUVANT FOURRAGER ENSEMBLE DANS UN ARBRE. LES ILLUSTRATIONS DÉPEIGNENT AUSSI LE NOMBRE MOYEN DE FEMELLES, MÂLES ET JUVÉNILES. LES TYPES D'ARBRES SONT DÉCRITS DANS LE TABLEAU 8 [23].....	37
FIGURE 22: SPHÈRES DE NOURRISSAGES DES GORILLES DANS LES DIFFÉRENTS TYPES D'ARBRES. LES CERCLES DE TAILLES DIFFÉRENTES REPRÉSENTENT LES SPHÈRES DE NOURRISSAGE DES FEMELLES, MÂLES ET JUVÉNILES (À L'ÉCHELLE) [23].....	38
FIGURE 23: UTILISATION DES TYPES D'ARBRES PAR LES MÂLES ET LES FEMELLES [23].....	38
FIGURE 24: HISTOGRAMME INDIQUANT LE GOÛT DES ALIMENTS CONSOMMÉS PAR LES GORILLES DE RIO MUNI (GUINÉE EQUATORIALE) [26].....	40
FIGURE 25: HISTOGRAMME INDIQUANT LA COULEUR DES ALIMENTS INGÉRÉS PAR LES GORILLES DE RIO MUNI (GUINÉE EQUATORIALE) [26].....	40
FIGURE 26: SURVIE DES PLANTS DE <i>COLA LIZAE</i> DANS LES FÉCÈS DE GORILLES [30].....	42

FIGURE 27: COMPTAGES CUMULÉS DU NOMBRE D'ESPÈCES DE FRUITS PRÉSENTES DANS CINQ ÉCHANTILLONS FÉCAUX PAR MOIS CHEZ DES GORILLES ET DES CHIMPANZÉS [25].	43
FIGURE 28: MOYENNE MENSUELLE DE LA LONGUEUR DES DÉPLACEMENTS QUOTIDIENS POUR LES GORILLES (À GAUCHE) ET LONGUEUR MAXIMALE DU PARCOURS MENSUEL POUR LES CHIMPANZÉS (À DROITE) COMPARÉES AU POURCENTAGE MOYEN DE FRUITS DANS LES ÉCHANTILLONS FÉCAUX POUR CHAQUE MOIS [42].	44

## SOMMAIRE DES TABLEAUX

TABLEAU 1: DENSITÉS ESTIMÉES DE GORILLES DANS DES HABITATS VARIÉS [42].	7
TABLEAU 2: DONNÉES MORPHOLOGIQUES DES TROIS SOUS-ESPÈCES DE GORILLES [9, 13, 20].	9
TABLEAU 3: TAILLE MOYENNE DES GROUPES DES SOUS-ESPÈCES DE GORILLES ET EN FONCTION DE LA LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE [23].	14
TABLEAU 4: SCHÉMAS DE TRANSFERTS DE FEMELLES ET DE RELATIONS INTER GROUPES [42].	19
TABLEAU 5: NOMBRE D'ÉCHANTILLONS FÉCAUX INCLUANT DES GRAINES EN POURCENTAGE DU NOMBRE TOTAL D'ÉCHANTILLONS COLLECTÉS À CHAQUE SAISON (N) CHEZ LES GORILLES DE PLAINE DE L'EST [45].	26
TABLEAU 6: NOMBRE D'ÉCHANTILLONS FÉCAUX INCLUANT DES FRAGMENTS D'INSECTES EN POURCENTAGE DU NOMBRE TOTAL D'ÉCHANTILLONS COLLECTÉS À CHAQUE SAISON (N) [45].	26
TABLEAU 7: LONGUEUR DU TRAJET QUOTIDIEN POUR DES GROUPES DE GORILLES ET DES MÂLES SOLITAIRES DANS DIFFÉRENTS HABITATS [43].	31
TABLEAU 8: DESCRIPTION DES DIFFÉRENTS TYPES D'ARBRES UTILISÉS PAR LES GORILLES POUR LE FOURRAGEMENT [23].	37
TABLEAU 9: DIFFÉRENCES SEXUELLES DANS LE NOMBRE D'INDIVIDU DANS CHAQUE CATÉGORIE EN FONCTION DES TYPES D'ARBRES [23].	38
TABLEAU 10: PROPORTIONS DE CHAQUE TYPE D'ALIMENT DANS LES ÉCHANTILLONS DE NOURRITURE CHEZ LES GORILLES EN SAISON DES PLUIES (BAI HOKÖU, RÉPUBLIQUE CENTRAFRICAINE) [23].	39
TABLEAU 11: RÉPONSES ATTENDUES DES POPULATIONS DE GORILLES ET DE CHIMPANZÉS À UNE DIMINUTION DES ALIMENTS DE BONNE QUALITÉ [42].	44

## INTRODUCTION

Les gorilles sont des animaux restés méconnus pendant très longtemps. Il a fallu attendre les travaux de Diane Fossey sur les gorilles de montagne pour que ces animaux connaissent enfin l'engouement qu'ils méritaient auprès du monde scientifique.

Il existe trois sous-espèces de gorilles, *Gorilla gorilla gorilla*, *Gorilla gorilla graueri* et *Gorilla gorilla beringei*, séparées par de grands fleuves. Bien que réparties sur une toute petite surface de l'Afrique, ces sous-espèces occupent des milieux naturels diversifiés (montagne, plaine, forêts primaires et secondaires, marais, ...). Ces différents milieux de vie ont entraîné au fil de l'évolution des trois sous-espèces des différences de comportement tant alimentaire que social, l'habitat influençant fortement la socio-écologie de ces singes. Cependant, le gorille a lui-même une action forte sur son habitat, et ces deux entités interagissent entre elles et s'adaptent l'une à l'autre.

Le but de cet ouvrage de synthèse est d'analyser les influences réciproques que le milieu de vie et les gorilles ont l'un sur l'autre. Pour ce faire, un bref aperçu de l'organisation sociale des gorilles sera présenté, puis les différences existant entre sous-espèces seront expliquées. Partant de ces différences, dues en grande partie aux différences de milieu de vie, on peut alors tenter d'aller plus loin et d'expliquer comment les gorilles interagissent avec leur habitat, au quotidien ainsi que sur une année entière en fonction des rythmes saisonniers.

## HISTOIRE NATURELLE DES GORILLES.

### 1 Quelques données introductives.

*Gorilla gorilla* est la seule espèce du genre, appartenant à la famille des Pongidés [9, 13, 20], et n'est retrouvée qu'en Afrique Centrale (voir Figure 1). Il y a plusieurs millions d'années, les lignées du chimpanzé et du gorille ont divergé, les deux s'étant séparés de la lignée de l'orang-outan encore plus tôt. Le gorille est le primate le plus grand du monde et est, avec le chimpanzé, celui qui se rapproche le plus de l'homme. En effet, des fossiles et des données biochimiques indiquent que les gorilles et les chimpanzés sont plus proches des hommes que ne le sont les orangs-outans, et sont sans doute les animaux terrestres les plus intelligents en dehors des humains [13].

Le nombre de gorilles présents dans le milieu sauvage n'est pas connu avec certitude, une trop petite partie de leur territoire étant actuellement surveillée. En 1980, on estimait la population à 9000 individus dans la région Ouest et 4000 dans la région Est, dont environ 365 étaient des gorilles de montagne. Cependant, en 1996, la population était estimée à 100 000 individus dans l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*), 650 dans les montagnes (*Gorilla gorilla beringei*), dont 325 dans les Virungas et 325 dans la forêt de Bwindi, et 10 000 individus dans l'Est, principalement au Zaïre (*Gorilla gorilla graueri*) [11]. Ces données sont largement supérieures aux premières, grâce aux méthodes de recensement de populations qui se sont améliorées, et aussi grâce à la découverte de populations jusque là inconnues dans certaines zones (voir Tableau 1).

Le gorille est une espèce menacée, le nombre d'animaux ainsi que la taille de leurs habitats se réduisant, sans que cette situation soit en voie d'amélioration. Sur toute la zone de répartition des gorilles, les forêts sont détruites pour l'exploitation du bois, ou pour céder la place à l'agriculture ou au développement industriel. L'explosion démographique et l'utilisation de nouvelles techniques d'agriculture plus intensives entraînent une disparition permanente de leur habitat.

La chasse constitue une autre menace, bien que ce soit un problème mineur comparé à la déforestation. En dehors de l'Ouganda et du Rwanda, les gorilles sont tués pour la nourriture et parce qu'ils détruisent les plantations. En Afrique de l'Ouest, les gorilles sont considérés comme une nuisance pour les cultures sur une majeure partie de leur territoire et l'usage des armes à feu est courant. La viande de gorille est consommée par les populations rurales mais est aussi, au Gabon par exemple, consommée dans les restaurants en ville. Dans les zones de montagne, les gorilles sont tués pour la récolte d'objets de commerce, tels que les mains ou les crânes. Le trafic d'animaux de zoos est aussi très important, et aujourd'hui encore un bébé gorille n'a pas de prix.

Une législation pour réguler la chasse et la capture de gorilles existe dans les huit pays hébergeant des gorilles (Gabon, Congo, Zaïre, Cameroun, Rwanda, Ouganda, République Centrafricaine et Nouvelle Guinée), mais le gorille n'est protégé entièrement par la loi qu'au Zaïre. La législation n'est correctement appliquée dans aucuns pays. Il existe des réserves où la chasse est théoriquement interdite, mais seul 1/3 du territoire protégé est approprié pour les gorilles.

Seule la sous-espèce des gorilles de montagne (*Gorilla gorilla beringei*) est classée en danger par l'IUCN, les deux autres étant classées vulnérables [13;20].

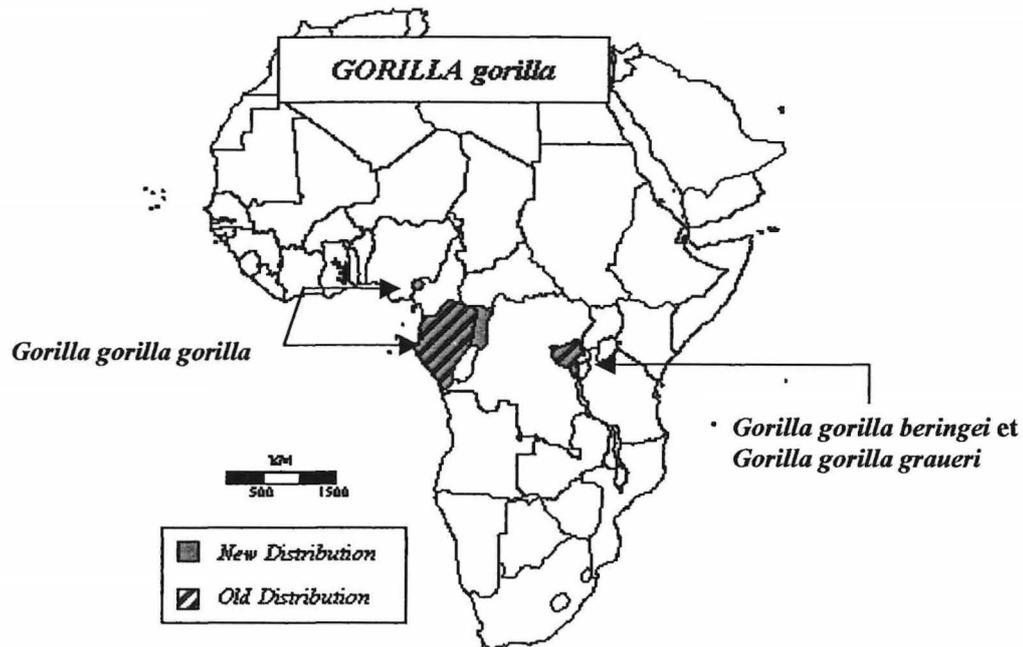


Figure 1: Carte de répartition géographique des gorilles [11].

Types d'habitat	Localité (Pays)	Densité (ind/km <sup>2</sup> )	Méthode
Forêts de plaine	(Guinée de l'Est)	0,58-0,86	N, O
Forêts de plaine	(Gabon)	0,18	L
Forêts de plaine	Lopé (Gabon)	0,3-0,1	L
Forêts de plaine	P. Loango (Gabon)	0,4	L
Forêts de plaine	Ndoki (Congo)	1,9-2,6	L
Forêts de plaine	Motaba (Congo)	0,2	L
Forêts de plaine	Mboukou (Congo)	1,1	L
Forêts de plaine	Mbomo (Congo)	0,6	L
Forêts de plaine	(RCA)	0,89-1,45	L
Forêts de plaine	Utu (RDC)	1,26	L
Forêts de plaine	Itebero (RDC)	0,27-0,32	N
Forêts de moyenne altitude	Kayonza (Ouganda)	0,57	N
Forêts de moyenne altitude	Bwindi (Ouganda)	0,31-0,43	N
Forêts de moyenne altitude	Masisi (RDC)	0,83	N
Forêts de montagne	Virunga (RRO)	1,15	N
Forêts de montagne	Virunga (RRO)	0,62-0,68	N
Forêts de montagne	Virunga (RRO)	0,73	N
Forêts de montagne	Kahuzi (RDC)	0,37	N
Forêts de montagne	Kahuzi (RDC)	0,43-0,47	N

Tableau 1: Densités estimées de gorilles dans des habitats variés [42].

Pays: RCA République Centrafricaine  
 RDC République Démocratique du Congo  
 RRO RDC, Rwanda, Ouganda

Méthode: L recensement par Line transect  
 N Recensement des nids  
 O Observation directe

Deux estimations au même site séparées par au moins deux ans.

## **2 Morphologie**

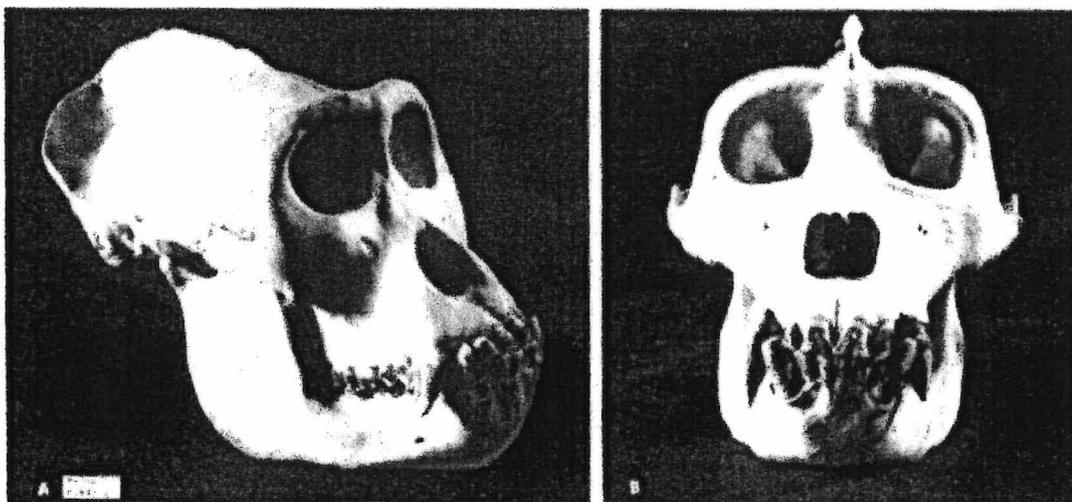
### **2.1 Généralités**

La taille moyenne d'un mâle est de 170 cm (125-180 cm), et son poids moyen varie de 135 à 275 kg. La femelle peut mesurer jusqu'à 150 cm et pèse en moyenne 90 kg (70-140 kg) [9, 13, 20].

Le pelage varie du noir au gris-brun, devenant gris avec l'âge. Les mâles possèdent une selle gris-argentée sur le dos. Le pelage est court sur le dos, long partout ailleurs. La peau, rosée à la naissance, devient rapidement noire de jais [13]. Le visage, les pieds et les mains sont imberbes, ainsi que le poitrail des mâles âgés.

Les gorilles sont essentiellement terrestres et quadrupèdes, ils se déplacent sur la sole de leurs pattes arrières et sur la face dorsale des phalanges des doigts sur lesquelles ils pivotent. Cependant certains individus, en particulier les jeunes, passent beaucoup de temps dans les arbres, et les adultes vont à certaines occasions explorer la canopée à la recherche de nourriture. Des individus de faible poids peuvent se déplacer en se balançant d'arbre en arbre à l'aide de leurs bras (brachiation). Certains individus de la zone du Mont Kahuzi ont été vus à des hauteurs de 40 mètres, et le mâle dominant, d'un poids estimé de 200 kg, a été aperçu à une hauteur de 20 mètres [20]. La collecte et la préparation de la nourriture sont faites quasi exclusivement à l'aide des mains.

Le gorille diffère de son proche parent le chimpanzé par le fait qu'il est plus large et de proportions corporelles différentes (bras plus longs, mains et pieds plus courts et étroits), et de couleur de pelage différente. L'ossature est plus lourde, et de nombreuses différences de proportions corporelles y sont reliées. En particulier, les dents beaucoup plus larges (surtout les molaires), nécessaires pour soutenir une énorme carcasse, doivent en retour être mobilisées par de plus gros muscles, comme les muscles temporaux qui chez les mâles gorilles se rejoignent au sommet du crâne, où ils sont attachés par une haute épine osseuse: l'épine sagittale (voir Figure 2). Une petite épine sagittale peut être retrouvée chez des femelles gorilles ou chimpanzés, mais la présence d'une haute épine, rejoignant un gros bourrelet osseux (l'épine nucale) à l'arrière du crâne, est un caractère distinctif des mâles gorilles et altère considérablement la forme extérieure de leur tête. De plus, les mâles gorilles ont des canines qui, en relation avec la taille du corps, sont beaucoup plus grosses que celles des mâles chimpanzés et des femelles gorilles. Le gorille a de petites oreilles et ses narines sont bordées par un pli externe (les ailes navales) qui s'étendent jusqu'à la lèvre supérieure [13].



**Figure 2: Crâne de gorille [20].**

## 2.2 Les trois sous-espèces de gorilles.

### 2.2.1 Les gorilles de montagne (*Gorilla gorilla beringei*).

Le gorille de montagne est trouvé en Ouganda, Rwanda et au Zaïre, dans des forêts de montagne et de bambous situées entre 2800 et 3965 mètres d'altitude [6]. Ils possèdent des poils plus longs que ceux des autres sous-espèces. Leur pelage est noir à l'exception de celui du mâle adulte dominant qui possède une selle argentée sur le dos et les hanches [9, 13, 20]. Cette sous-espèce est aussi globalement plus lourde que les deux autres. Il y aurait une relation significative entre le poids corporel et le fait d'être terrestre et d'avoir un régime folivore [4].

### 2.2.2 Les gorilles des plaines de l'Est (*Gorilla gorilla graueri*)

Le gorille des plaines de l'Est se situe à l'Est du Zaïre, dans les forêts primaires, secondaires et de bambous, ainsi que dans les marécages situés entre 1000 et 2400 mètres d'altitude. Ils se distinguent de leurs cousins des plaines de l'Ouest par un visage plus long et un poitrail plus large (voir Tableau 2). Leur pelage est aussi noir à l'exception du mâle adulte dominant qui possède une selle argentée sur le dos [9, 13, 20]. Il existe deux populations assez différentes, l'une étant située en plaine, et l'autre à haute altitude, ressemblant plus à son cousin des montagnes [45].

### 2.2.3 Les gorilles des plaines de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*).

Le gorille des plaines de l'Ouest se répartit dans les pays allant du Nigeria au Zaïre (Nigeria, Cameroun, République Centrafricaine, Guinée Equatoriale, Gabon, Congo, Angola, Zaïre), dans des forêts denses primaires et secondaires, des marais de plaine et des forêts de montagne jusqu'à 3050 mètres d'altitude. Le dessus de la tête des individus de cette sous-espèce est marron. Le reste du corps est brun-gris. Les mâles adultes ont une crête sagittale très développée et une couleur argentée sur le dos qui s'étend à la croupe et aux cuisses [9, 13, 20].

	Taille (millimètres)	Envergure des bras (millimètres)	Poids (kilogrammes)
<i>Gorilla gorilla beringei</i>	1725	2286	155
<i>Gorilla gorilla graueri</i>	1750	2590	165
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	1666	2336	140

Tableau 2: Données morphologiques des trois sous-espèces de gorilles [9, 13, 20].

## 3 Physiologie et comportement.

### 3.1 Maturité sexuelle.

Les femelles gorilles sont matures sexuellement à sept ou huit ans, mais ne se reproduisent que vers 10 ans, à peu près l'âge où les émigrations ont lieu. Cette maturité se manifeste par un gonflement vulvaire et des comportements sexuels [10, 13, 20].

Les mâles deviennent matures plus tard, mais à cause des compétitions entre eux pour les partenaires sexuels, très peu se reproduisent avant l'âge de quinze ou vingt ans [13, 20].

### 3.2 Cycle œstral et saison de reproduction.

Le cycle œstral dure en moyenne 27 jours, et l'œstrus dure de un à trois jours [20].

Les gorilles n'ont pas de saison de reproduction marquée [9, 13, 20], sans doute en liaison avec leur milieu de vie tropical ou semi-tropical, lui-même sans saisons.

### 3.3 Gestation et mise bas.

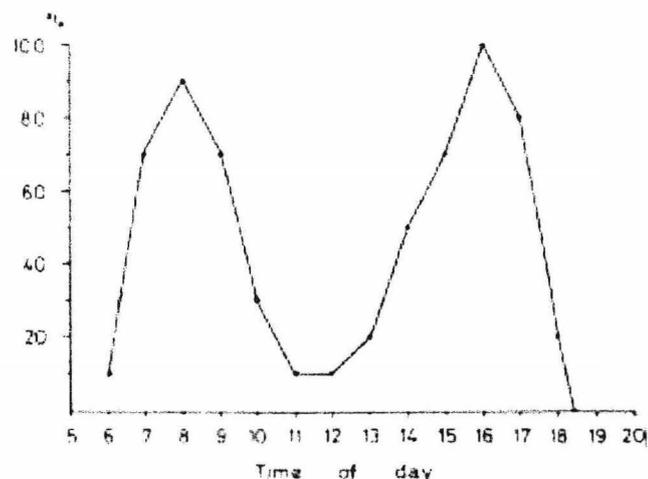
La gestation dure de 250 à 295 jours [13, 20]. Les naissances sont le plus souvent simples. Dans les rares cas de jumeaux, les nouveau-nés sont souvent si petits et la mère, qui doit porter les petits pendant les premiers mois de la vie, éprouve de telles difficultés à s'occuper de deux petits à la fois, qu'au moins un des deux meurt. Les petits pèsent 1,8 à 2,3 kg à la naissance et leur peau rose grisâtre est parsemée de poils. Les petits ne peuvent pas s'accrocher à leur mère sans aide, bien que le réflexe de prise soit entièrement développé dès la naissance. Ils commencent à ramper vers neuf semaines et marchent vers la trentième ou quarantième semaine. Les petits sont sevrés vers 2,5 ans et les femelles mettent bas tous les 3,5 à 4,5 ans environ. Cependant, un taux de mortalité de 40% dans les trois premières années de vie implique qu'un petit viable n'est produit que tous les six à huit ans dans la vie reproductive d'une femelle [13, 20]. Les femelles ne donnent en général naissance qu'à deux ou trois petits dans leur vie reproductive.

### 3.4 Longévité.

La longévité est de 35 ans en milieu sauvage, 50 ans en captivité [13, 20].

### 3.5 Budget temps.

Le gorille est diurne, sa plage d'activité s'étend entre 06h00 et 18h00 (voir Figure 3). Après le réveil, les animaux se nourrissent intensément pendant un moment, puis se reposent de 10h00 à 14h00, puis se déplacent et se nourrissent jusqu'au moment de refaire un nid pour la nuit (vers 18h00) [2]. Les gorilles passent 45% à 55 % de leur temps à manger [2, 35]. Le reste du temps est dévolu au repos et aux interactions sociales [35].



**Figure 3: Polygone de fréquences montrant l'activité de nourrissage des gorilles selon les heures [26].**

### 3.6 Alimentation

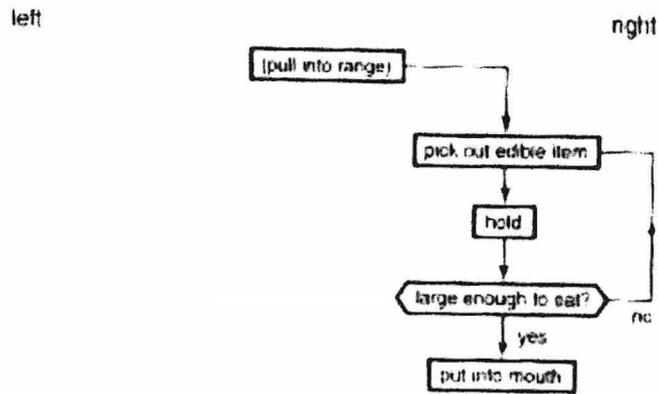
Les gorilles sont des animaux folivores. Cependant, pour les deux sous-espèces de plaine, la quantité de fruits ingérée est non négligeable, devenant même majoritaire chez les gorilles des plaines de l'Ouest pendant la saison des pluies. Ces-derniers sont d'ailleurs considérés comme étant des frugivores [1, 6, 9, 13, 20, 33, 41, 45].

Les gorilles ingèrent différentes parties de végétaux, effectuant un tri lors du prélèvement des aliments (voir Figure 4) [1]. Ils se nourrissent de feuilles, de tiges, de la moelle des plantes herbacées, de l'écorce des arbres, de racines, de pousses de bambous, etc.... Ces aliments constituent le régime de base. Se surajoutent une quantité plus ou moins importante de fruits en fonction des populations, de la situation géographique et des saisons, ainsi que des insectes.

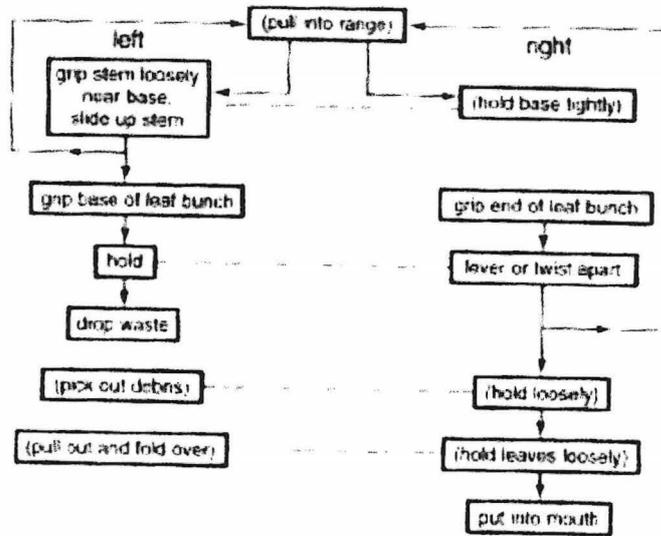
#### **Figure 4: Séquences de nourrissage [1].**

Dans chacun des diagrammes, la séquence des actions (qui commence quand un animal trouve un aliment à manger) débute en haut et progresse vers le bas. Les cadres rectangulaires décrivent des actions, alors que les losanges représentent des embranchements, avec le critère apparent de décision indiqué. Un procédé peut donc être répété jusqu'à ce qu'un critère d'une décision autre soit obtenu. Les actions effectuées normalement par la main gauche sont indiquées à gauche, et l'inverse pour celles effectuées par la droite ; s'il n'y a pas de différence significative, le cadre est placé au centre. Chaque séquence se termine par une poignée de nourriture placée dans la bouche.

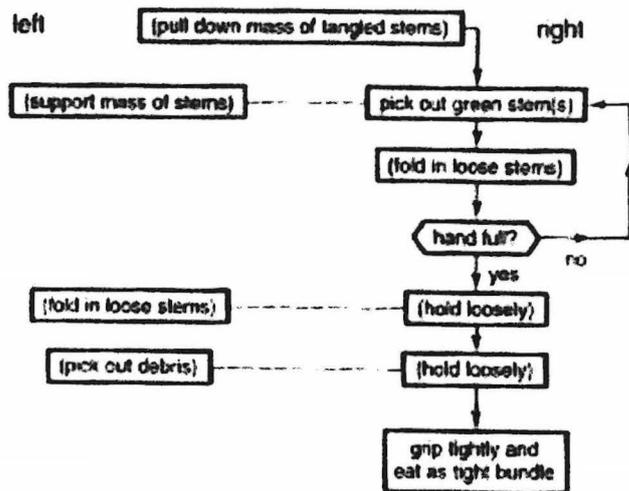
(a) Undefended



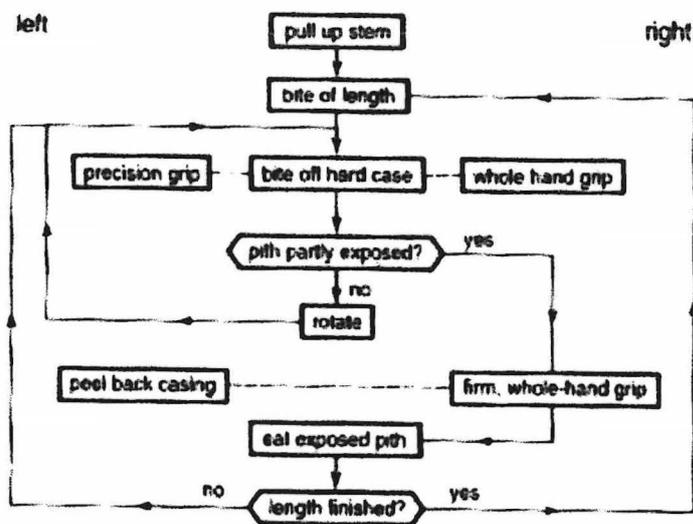
(b) Nettle



(c) Bedstraw



(d) Celery



## **4 Territoire**

Le territoire d'un groupe de gorilles fait, selon les auteurs, 25 à 40 km<sup>2</sup> [9] ou 5 à 30 km<sup>2</sup> [13] de superficie, dans lequel ils se déplacent en permanence à la recherche de nourriture, de cent mètres à cinq kilomètres par jour [9]. Quand les groupes dont les territoires se chevauchent se rencontrent, il n'y a en général pas de combats, les mâles se contentant de se surveiller.

La taille importante des gorilles et leurs habitudes folivores impliquent que ces animaux ne peuvent pas régulièrement se déplacer sur de longues distances et en même temps trouver l'occasion de rechercher de la nourriture et digérer leur régime volumineux. En fait, grâce à l'abondance de leurs sources de nourriture, dans des conditions naturelles, ils n'ont pas besoin de se déplacer beaucoup quotidiennement. Au sein d'un territoire de 5 km<sup>2</sup>, une circonférence de 8 kilomètres devrait être patrouillée pour assurer la défense du territoire, ce qui est difficile pour ces animaux trop gros et se déplacent trop lentement. En conséquence, il existe un chevauchement important de territoires entre groupes voisins, et même des chevauchements dans les zones «cœur» les plus utilisées [13]. En définitive, le rôle du mâle dominant est de défendre son groupe, et non son territoire.

Ils occupent une grande diversité d'habitats, les forêts secondaires et/ou dérangées par les humains étant plus importantes en superficie que les forêts primaires. Les gorilles utilisent une végétation variée, ils sont moins sensibles aux perturbations humaines que les espèces sympatriques (espèces de même répartition géographique) [15].

## **5 Organisation sociale des gorilles**

### **5.1 Composition et taille du groupe**

La plupart des gorilles vivent en groupes soudés comprenant un mâle dominant, le dos argenté, qui est nettement le chef et le foyer social du groupe, et un nombre variable d'autres mâles adultes, femelles adultes, et d'immatures. Il y a souvent plus de femelles adultes que de mâles adultes. Certains mâles adultes voyagent seuls et s'associent rarement à un groupe.

La taille du groupe varie de 6 à 13 membres. La composition moyenne des groupes à travers tout le territoire de *Gorilla* est de 1 dos argenté, 1 dos noir, 3 femelles adultes et 2 à 3 immatures. Les plus petits groupes, de 4 à 8 membres, sont trouvés pour la sous-espèce de plaine occidentale [9]. Cependant, il arrive parfois que plusieurs dos argentés cohabitent au sein d'un groupe de femelles. Par exemple, dans la région des volcans Virunga, la taille des groupes oscille entre 2 et 30 individus, avec une moyenne de 16,9 individus, y compris 1,7 mâles adultes (dos argentés), 1,5 mâles subadultes (dos noirs); 6,2 femelles adultes ou subadultes, 2,9 juvéniles (3 à 6 ans), et 4,6 petits (moins de 3 ans) [6].

<b>Sous-espèce</b>	<b>Taille des groupes</b>
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	
Bai Hoköu	3,6 – 8
Ndoki	1,6 - 7,3
Rio Muni	6,4 – 7,1
Lopé	3,7 – 10
<i>Gorilla gorilla graueri</i>	
Kahuzi	10,8 – 15,6
<i>Gorilla gorilla beringei</i>	7,1 – 16,9

**Tableau 3: Taille moyenne des groupes des sous-espèces de gorilles et en fonction de la localisation géographique [23].**

## 5.2 Les différents éléments du groupe

### 5.2.1 Le dos argenté.

Le rôle du dos argenté (voir Figure 5) en tant que chef est net. Dans les groupes comprenant plus d'un dos argenté, un seul (le plus âgé) est clairement dominant, les autres occupants des postes périphériques. Le dos argenté est le protecteur du groupe; c'est lui qui le plus souvent met fin aux combats intra-groupe et qui contrôle la durée et la direction des déplacements. Les animaux se regroupent le plus souvent autour du dos argenté dominant, même quand le groupe n'est pas dérangé. Seul le dos argenté et non les dos noirs se reproduit avec les femelles primipares ou multipares, mais les deux catégories copulent avec les femelles adolescentes et les femelles adultes nullipares [10].

La hiérarchisation est souvent floue au sein du groupe de femelles, seule la position dominante du dos argenté sur son harem est stable [20]. Les femelles sont attirées par le dos argenté de façon notoire surtout pendant la période de repos du milieu de journée, quand les animaux jouent (surtout les jeunes), dorment, ou se toilettent entre eux.



**Figure 5: Photographie d'un dos argenté (*Gorilla gorilla gorilla*) montrant la selle argentée s'étendant jusqu'aux cuisses [www.selu.com].**

### 5.2.2 Les dos noirs.

Les dos noirs ont tendance à passer beaucoup de temps loin des autres animaux, mais ils font néanmoins visiblement partie du groupe. Malgré leur position périphérique, ils ont parfois des interactions intimes et longues avec d'autres animaux, bien que rarement avec des femelles adultes. Quand les dos noirs approchent de l'âge de dos argenté, ils semblent devenir dominants sur les femelles adultes en cas d'interactions agonistiques. Les dos noirs copulent avec les femelles adolescentes et juvéniles, mais jamais avec des femelles primipares ou multipares. Les dos noirs, en particulier les plus âgés, jouent plus que les femelles de même âge, probablement parce que les femelles portent ou ont porté un petit [10].

### 5.2.3 Les femelles adultes.

Les femelles adultes interagissent très peu entre elles et avec les dos noirs. Elles sont attirées par le dos argenté, et celles avec de jeunes petits passent beaucoup de temps près de lui. Il semble y avoir une hiérarchie de dominance lors des interactions agonistiques entre les femelles, mais les cas sont rares car elles s'évitent [10]. Au contraire des femelles de la plupart des autres mammifères, les femelles gorilles quittent leur groupe d'origine à la puberté pour rejoindre une autre troupe. Etant donc d'origines différentes, les femelles adultes du harem d'un dos argenté ont peu de liens de parenté et les liens sociaux entre elles sont faibles [13]. Cette organisation renforce encore le rôle du dos argenté dans la cohésion du groupe.

Les femelles montrent pour la première fois un gonflement sexuel et des comportements sexuels manifestes entre sept ans et huit ans. Il arrive que des femelles s'accouplent entre elles, mais ces manifestations sont rares. Certaines femelles gestantes ont été vues copuler avec des mâles au cours du dernier mois de gestation [10].

Pendant à peu près dix jours suivant une parturition, le schéma spatial du groupe diffère du schéma habituel en ce que les adultes, et en particulier les immatures, sont attirés par la mère et son petit (voir Figure 6). Les mères avec un petit ne jouent pas, mais les primipares qui perdent leur petit rejouent après le décès. Les relations mère-petit sont fortes au sein du groupe: les animaux s'associent plus fréquemment avec leur mère qu'avec les autres individus. La relation entre une mère et son petit continue même après qu'un petit plus jeune soit né, bien que les femelles s'associent alors plus avec leur nouveau petit qu'avec le plus âgé (voir Figure 6). Au fur et à mesure que le petit vieillit, les relations avec leur mère deviennent moins serrées, et les petits sont plus responsables que leur mère dans le maintien de ces relations. Les femelles adultes toilettent leur petit plus qu'elles ne toilettent les autres animaux [10].



**Figure 6: Femelle adulte (*Gorilla gorilla gorilla*) avec son petit de l'année et son autre enfant (perso).**

#### 5.2.4 Les immatures.

Les immatures, en particulier les nourrissons âgés et les juvéniles, sont attirés par le dos argenté, même quand leur mère est présente. Quand le groupe se déplace ou se nourrit, ils suivent parfois le dos argenté et non leur mère: un groupe d'immatures à proximité du dos argenté n'est pas rare. Cette relation entre le dos argenté pourrait être importante pour la survie des immatures, si leur mère mourrait ou quittait le groupe. Néanmoins, même avec cette relation, les immatures sont plus vulnérables s'ils deviennent orphelins. Les immatures toilettent leur mère, leurs frères ou sœurs, et, selon l'immature, les dos argentés, plus qu'ils ne toilettent n'importe quel autre animal. Les immatures ont plus tendance à jouer avec les immatures proches d'eux par la taille, bien que des préférences d'idiosyncrasies pour certains compagnons de jeu entraînent des exceptions à cette règle. Des frères ou sœurs jouent plus entre eux malgré leur différence de taille [10].

### 5.3 Fonctionnement du groupe

#### 5.3.1 Cohésion

Le gorille a des schémas de regroupement stables. Les mêmes adultes vont se déplacer ensemble pendant des mois, et même parfois pendant des années [13].

La séparation des groupes en sous-groupes plus petits est peu fréquente et temporaire [9]. Les gorilles font éventuellement des groupes de formations restructurables comme la "fission-fusion" vue chez les chimpanzés et d'autres primates. Cette séparation n'existe que dans les groupes comprenant plusieurs dos argentés, et dans ce cas, chaque dos argenté dirige un sous-groupe. Les femelles et leurs jeunes ne se déplacent jamais sans la présence d'un mâle dominant protecteur [15].

Le dos argenté est l'élément le plus important pour la cohésion du groupe. Contrairement au cas d'autres primates, ce sont les liens entre chaque femelle et le dos argenté, et non les liens entre femelles, qui maintiennent la cohésion du groupe. Ce phénomène est lié au fait que les mâles et les femelles du groupe migrent à l'âge adulte, et qu'il n'existe donc pas de liens de parenté entre les individus adultes [42].

#### 5.3.2 Toilettage mutuel

Les gorilles pratiquent le toilettage mutuel. Quand il a lieu, c'est en général entre une mère et son petit, une femelle et un dos argenté, et parfois entre le dos argenté et un immature, en particulier si le petit est orphelin. Le toilettage social entre femelles est rare. Ce toilettage, qui garde la peau saine de parasites et propre, et est une expression des affinités, n'est pas aussi fréquent chez les gorilles que chez les autres primates [9, 13].

#### 5.3.3 Création d'un nouveau groupe et méthodes de transfert

Chez les gorilles, les mâles et les femelles sont susceptibles de quitter leur groupe d'origine une fois l'âge adulte atteint [6, 10, 13, 20].

La plupart des jeunes mâles adultes quittent le groupe et se déplacent seuls, parfois pendant des années, jusqu'à ce qu'ils obtiennent des femelles d'autres groupes et installent leur harem. Ces jeunes dos argentés quittent leur groupe de leur propre volonté plutôt que d'en être chassé par le dos argenté dominant [6].

En général, les femelles quittant leur groupe d'origine préfèrent rejoindre un mâle solitaire ou de petits groupes plutôt que de grands groupes déjà établis. Les mâles solitaires semblent disposés à faire plus d'efforts pour des femelles que ne le feront les dominants de groupes déjà établis, et donc représentent une plus grande menace pour ces dominants [42].

Quand deux unités sont proches l'une de l'autre, les femelles (jamais les mâles) se transfèrent occasionnellement d'une unité à l'autre: les mâles qui quittent leur groupe d'origine (pas tous le font) deviennent solitaires (voir Figure 7). Les femelles sont en général nullipares quand elles se transfèrent pour la première fois d'une unité à une autre. La majorité des déplacements se fait volontairement, il est difficile de concevoir comment une femelle réticente pourrait être transférée contre son gré dans une autre unité [42].

Les déplacements de femelles entraînent plus de changements dans la composition du groupe que le déplacement de mâles. Parce que les dos noirs et les dos argentés dominés ont si peu d'interactions avec les autres membres de leur groupe, leur émigration a probablement peu d'effets sur la structure des groupes. Le déplacement de femelles entraîne cependant des changements dans le schéma des interactions dans le groupe d'origine et dans le groupe dans lequel elles se sont

transférées, c'est-à-dire que les relations au sein des groupes ont changé. De tels changements affectent, sur une petite échelle, la structure des groupes. Le transfert d'une ou plusieurs femelles vers un dos argenté solitaire crée des séries de relations qui n'existaient pas avant le transfert. Si les relations se stabilisent, alors un groupe nouveau et soudé se forme. Le peu de preuves disponibles suggère que c'est de cette façon que les nouveaux groupes se forment [10].

Quand des femelles quittent leur groupe d'origine, elles ne restent en général pas avec le premier mâle pour lequel elles se sont déplacées. Le nombre de transferts par femelles est en moyenne de quatre, elles retournent parfois et pour de courtes périodes vers leur groupe d'origine [10]. Beaucoup de facteurs influencent sans doute leurs choix. Il pourrait y avoir d'une part la qualité de l'habitat du territoire du mâle, mais il y a sûrement d'autre part la prouesse du mâle au combat, ce qui fournit à la femelle des informations sur la capacité du mâle à la défendre avec son petit contre les prédateurs et les autres mâles. La protection contre les autres mâles est importante: à peu près un quart des mortalités infantiles sont dues aux infanticides par un mâle qui n'est pas le père du petit. L'explication la plus plausible pour ce comportement est qu'un mâle étranger qui tue le petit d'une femelle peut alors s'accoupler avec elle, et donc commencer à se reproduire plus tôt que ne le ferait un mâle qui ne pratiquerait pas l'infanticide.

Il semble qu'une fois qu'un mâle a établi un harem stable, il reste avec pour toute la durée de sa vie [9;10;13;20].

Les transferts de femelles ont souvent lieu lors d'interactions entre unités [42]. Ils se font rapidement et sont fréquemment accompagnés de manifestations ou contacts agressifs entre dos argentés. Les femelles gorilles se déplacent rarement seules. Même après la mort du mâle dominant, elles se transfèrent immédiatement vers les groupes voisins ou s'associent avec des mâles solitaires, plutôt que de devoir se déplacer seules. Les infanticides fréquents pratiqués par les mâles non apparentés pourraient forcer les femelles à rechercher un mâle protecteur, et à s'associer étroitement avec lui, entraînant alors une forte sélectivité de la part des femelles lors du choix de son futur groupe social (voir Tableau 4).

Caractéristiques sociales	Données pour les gorilles
Transfert de femelles	
Occasion	Rencontres entre unités
Durée	Immédiate
Déplacement solitaire	Jamais
Etat reproductif	Sexuellement matures Jamais pendant la lactation
Sélection de l'unité sociale	Elevée
Sélection du partenaire de reproduction	Elevée
Infanticide	Avant et après le transfert
Structure sociale	
Taille du groupe	2 à 42
Composition du groupe	Un mâle et plusieurs femelles
Fission-fusion	Rare
Chevauchement des territoires	Extensif
Relations inter groupes	Agonistiques à amicales

**Tableau 4: Schémas de transferts de femelles et de relations inter groupes [42].**

Les populations de gorilles comprennent des unités sociales variées. La formation de groupes est initialisée par les gorilles solitaires qui prennent des femelles dans des groupes bisexuels. Ceci est suivi par le transfert d'autres femelles vers le groupe nouvellement formé, et enfin un groupe de composition multimâle est formé à travers les naissances et les maturations de petits mâles. Les dos argentés coexistants au sein d'un même groupe sont souvent apparentés, un père et ses fils, avec quelques exceptions où des frères et des mâles non apparentés coexistent. Des groupes incluant plus d'un dos argenté ont été observés dans de nombreux habitats. Des groupes ne comprenant que des mâles sont souvent formés quand le mâle dominant meurt [4, 6, 20].

Etant donné que les territoires de groupes voisins se chevauchent largement, les interactions sont fréquentes entre différents types d'unités sociales. De telles interactions résultent de la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles ou à des fruits préférés, plutôt que pour la défense du territoire. La durée des interactions et l'intensité des agressions entre mâles varient avec la composition du groupe. Les interactions mettant en jeu des mâles solitaires ou des groupes nouvellement formés ont tendance à durer plus longtemps, et un fort taux de migrants potentiels (femelles cyclées) est un signe avant-coureur d'agressions de contact. Des mâles coexistants dans un groupe peuvent parfois coopérer pour empêcher une femelle de migrer. Les femelles ont tendance à migrer vers des petits groupes, probablement pour éviter la compétition pour la nourriture avec les femelles résidentes, bien que des émigrations vers de larges groupes aient lieu, probablement à la recherche de la protection d'un mâle. Ainsi, le cycle évolutif d'un groupe est promu par les tactiques de reproduction du mâle et le choix des femelles pour une unité sociale.

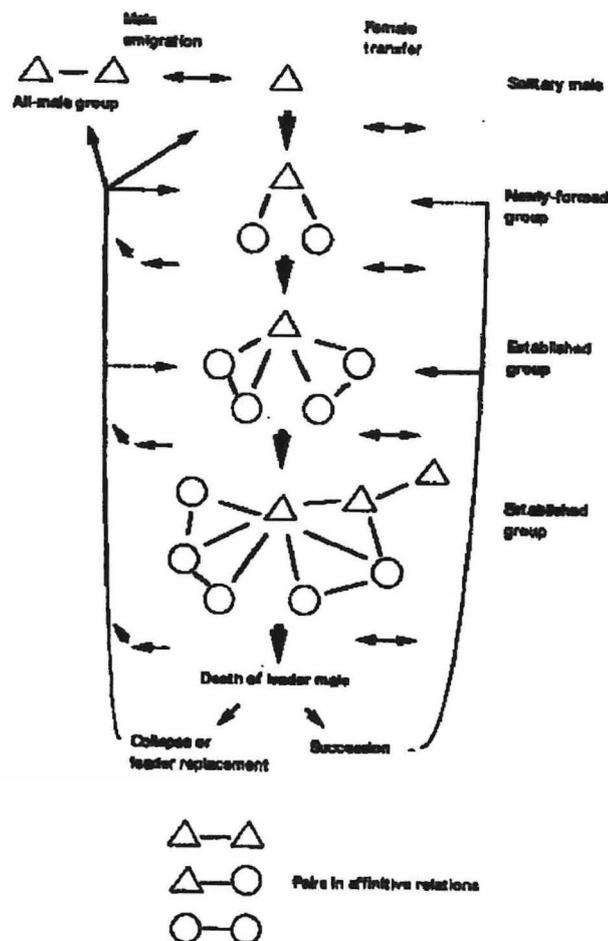


Figure 7: Cycle évolutif des groupes de gorilles. La ligne pointillée indique une faible probabilité de transfert [42].

### 5.3.4 Protection du groupe

Quand deux unités (une unité est soit un autre groupe, soit un dos argenté solitaire) sont à proximité, les interactions entre elles varient de presque amicales à agressives. La nature, la qualité et le schéma des interactions entre deux unités données varient, mais pas de façon marquée, c'est-à-dire qu'il semble exister un type de relations plus ou moins stable entre paires d'unités données [10].

Les agressions chez les gorilles sont extrêmement rares et des combats sérieux n'ont lieu que quand un dominant rencontre le dominant d'un autre groupe ou, plus fréquemment, un dos argenté solitaire. Les deux mâles accomplissent alors des actes de menace élaborés: ils se frappent la poitrine, accompagné d'ululements, de rugissements et d'aboiements, d'arrachage de végétation, et de chocs latéraux, tous désignés à intimider l'adversaire et peut-être aussi pour impressionner et attirer certaines de ses femelles nubiles [13]. En fait, le comportement d'intimidation se déroule comme suit: le mâle commence par une série de cris, qui deviennent de plus en plus aigus et le mâle jette en même temps des tiges et feuilles en l'air. Au climax, le mâle se tient sur ces pattes arrières en se cognant la poitrine. Puis il court de côté, arrachant la végétation. En dernier, il frappe le sol avec le plat de la main [9]. Les gorilles prononcent environ 22 sons différents quand ils communiquent entre eux, certains pouvant être entendus à 1 kilomètre, ce qui permet le repérage et l'individualisation de groupe pendant les études [28].

Les mâles solitaires suivent les trajets d'alimentation des groupes, et il est probable que les pistes et les nids donnent des informations aux mâles et aux groupes sur la présence, l'activité et l'identité des conspécifiques. Contrairement aux gorilles de montagne, où les déplacements sur une courte distance sont fréquents et les rencontres entre dos argentés sont rares (74% et 17% respectivement), les rencontres à la Lopé sont plus fréquentes mais pacifiques entre groupes distants d'au moins 50 mètres (7% d'attaques). Il semble probable que les gorilles de plaine ne se battent pas pour l'accès à la nourriture, même pour les fruits succulents, mais que, comme pour les gorilles de montagne, les interactions violentes aient surtout lieu pour s'approprier ou pour défendre une femelle [28].

La lutte entre mâles pour l'appropriation de femelles est intense, et certains y voient le facteur évolutif déterminant dans le dimorphisme sexuel important en matière de taille, force et dentition [13].

### 5.4 Construction de nids

Les gorilles se nourrissent en général le matin et l'après-midi et se reposent pendant quelques heures vers le milieu de la journée. La nuit, ils construisent des "nids" - des plates-formes ou des coussins de branches et de feuilles tirées et pliées sous eux - qui les isolent du froid la nuit, leur évitent de glisser le long d'une pente raide, ou les soutiennent dans un arbre pour la nuit (voir Figure 8). Les végétaux utilisés dans l'élaboration des nids sont pour la majorité non comestibles [27].

Chaque adulte et juvénile se construit son propre nid dans lequel dormir, et parfois même dans lequel ils se reposent la journée (figures 7 et 8). Le temps de construction dure moins de cinq minutes. Près de 90% des nids sont construits sur le sol, mais peuvent aussi être construits dans les arbres, essentiellement par les jeunes individus. Un nid n'est jamais utilisé plus d'une seule nuit [27].

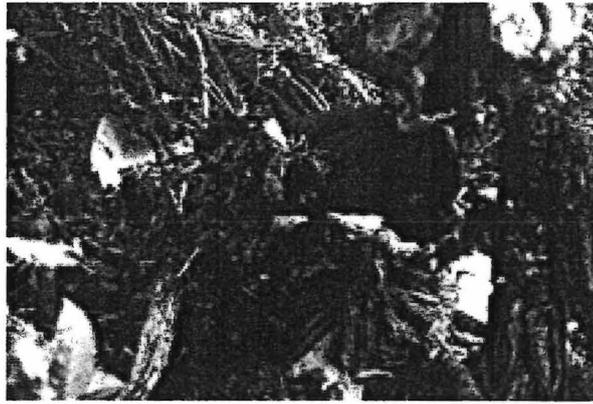


Figure 8: Photographie d'un nid de gorille [www.selu.com]

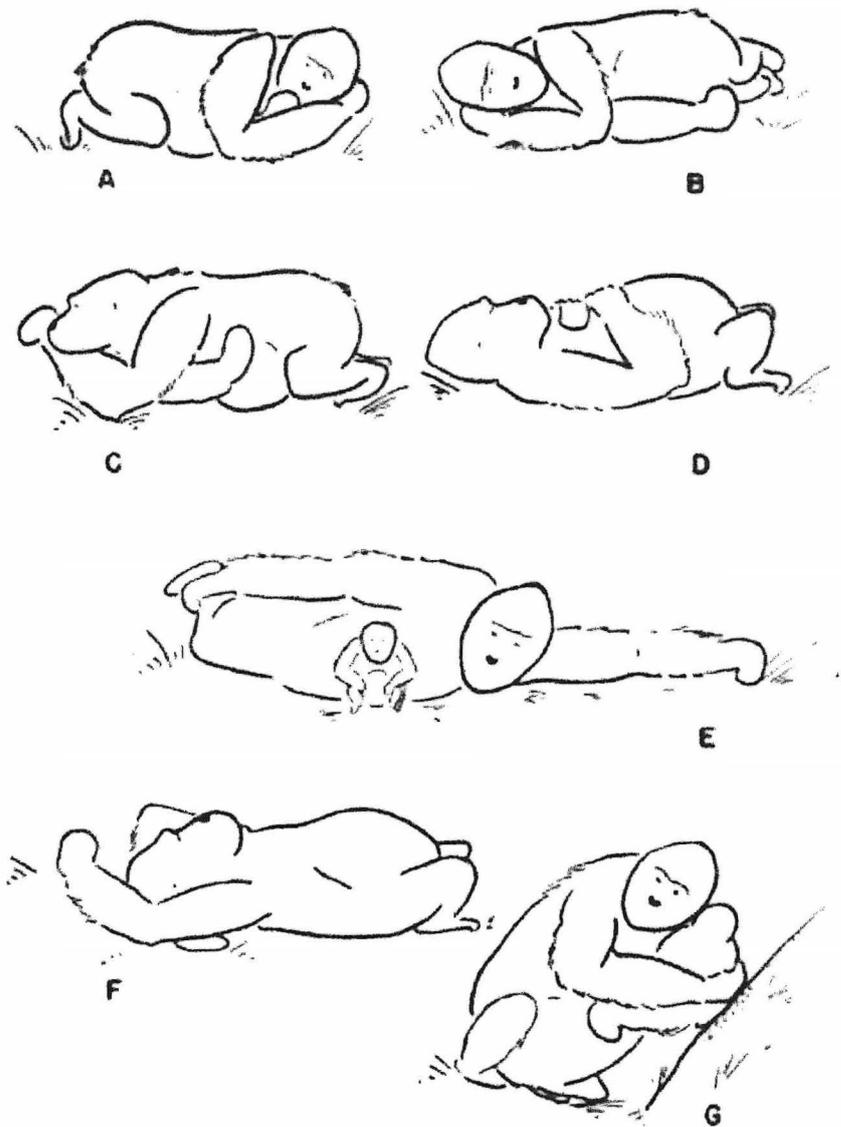
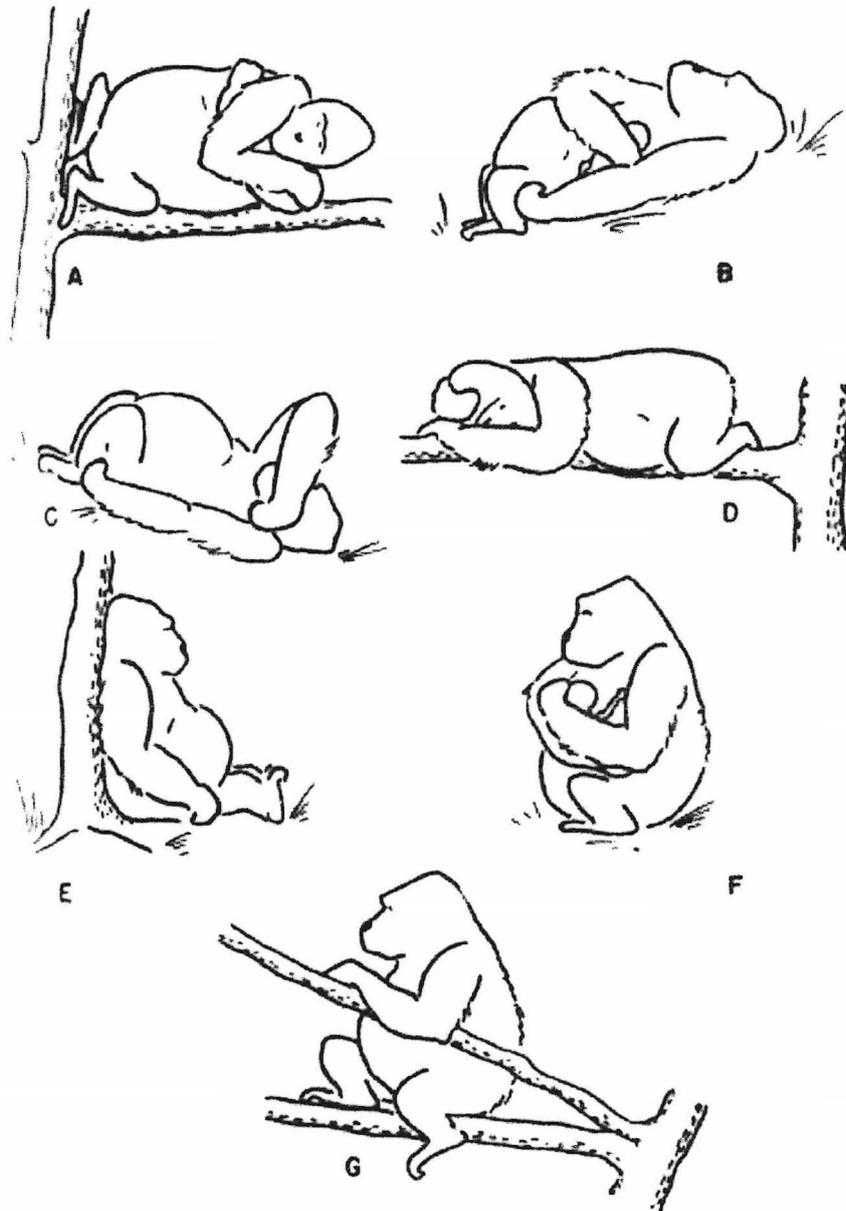


Figure 9: Positions corporelles de gorilles au repos ; A, G, femelles tenant un nouveau-né [27].



**Figure 10: Positions corporelles de gorilles au repos. A, juvénile. B, F, femelles tenant un nouveau-né. D, E, G, femelles. C, mâle dos noir [27].**

## **INFLUENCE DU REGIME ALIMENTAIRE SUR LA SOCIO-ÉCOLOGIE DES GORILLES.**

### **1 Le régime alimentaire des trois sous-espèces: influence de la disponibilité des aliments.**

#### **1.1 Méthodes d'étude du régime alimentaire des gorilles.**

Afin de déterminer la nature et les proportions des aliments ingérés par les gorilles, deux types d'études complémentaires sont réalisées sur le terrain [27].

Une première méthode consiste à suivre un groupe d'individus et de noter tous les aliments ingérés. Il est ainsi possible d'inclure ou d'exclure une espèce de plante dans le régime alimentaire des animaux. Il est aussi important de prendre en compte les parties de la plante qui seront ingérées (écorce, feuille, fruit, tige, moelle, ...).

La deuxième méthode, indirecte, est basée sur l'étude des résidus présents dans les excréments des animaux. Cette méthode permet parfois la mise en évidence d'éléments qui n'ont pas été vus ingérés par les gorilles. La portion d'insectes du régime n'est pas déterminable par cette méthode, ainsi que la période à laquelle les éléments ont été digérés, à cause des interférences liées à la digestion. Pour ce type d'étude, les échantillons doivent être prélevés rapidement, et dans ce cas, seule l'ingestion d'une partie des excréments par les insectes bousiers (Scarabeidae) constitue un biais [16].

#### **1.2 Le régime simple des gorilles de montagne.**

Le gorille de montagnes est un folivore qui montre une grande spécialisation dans les parties de plantes, les espèces et les familles consommées [1, 6, 8, 33]. Son régime alimentaire est constitué à 85,5 % de feuilles, pousses et tiges, à 6,9 % d'écorces, à 3,3 % de racines, à 2,3% de fleurs, à 1,7 % de fruits, et à 0,1 % de proies animales (fourmis, escargots, larves, ...). Ces gorilles ingèrent des éléments appartenant à 142 espèces de plantes différentes, mais seulement trois types de fruits. Les feuilles et plantes comestibles ingérées par les gorilles sont disponibles toute l'année, alors que les fruits sont presque totalement absents de leur habitat, ce qui explique le peu d'importance de ces derniers dans leur régime alimentaire [40].

La composition chimique en nutriments du régime des gorilles de montagne est constant tout au long de l'année. Les différences constatées sont situées au niveau des espèces consommées et des quantités ingérées. Ces variations ont une origine géographique, en relation avec la diversité du milieu, et non temporelle (absence de saisons). Ces fluctuations dans le régime alimentaire peuvent être enregistrées au sein d'un groupe au gré de ses déplacements, au entre groupes de gorilles, en fonction de la localisation de leur territoire [32]. L'habitat montagneux des gorilles de montagne est caractérisé par l'absence de saisons marquées, en raison de l'altitude, et il n'existe donc pas de grandes variations de disponibilité des matières premières. Leur schéma alimentaire est facilité par la richesse générale de leur habitat [33]. Leur alimentation est basée presque exclusivement sur des fourrages pérennes. Leur environnement est hétérogène, et la variabilité spatiale de disponibilité des aliments influence plus leur régime alimentaire que la variabilité temporelle. Les individus au sein du même groupe possèdent le même schéma de fourrage, et ce même schéma est retrouvé d'une manière générale chez tous les groupes étudiés, les différences de régimes constatées étant principalement dues aux différences dans les ressources alimentaires trouvées sur les territoires exploités. La ressemblance des schémas de sélection de nourriture et des préférences est en partie liée à l'abondance de ces aliments [6, 32, 33, 40].

Il existe une exception à l'homogénéité temporelle du régime alimentaire des gorilles de montagne: certains groupes exploitent de façon saisonnière les pousses de bambous (*Alpina alpina*), et organisent leurs déplacements en fonction de la disponibilité de cette richesse [32, 40]. Quand ces pousses sont abondantes, elles sont incorporées en grandes quantités dans le régime [32].

### 1.3 Le régime plus diversifié des gorilles des plaines de l'Est.

Le gorille des plaines de l'Est est aussi folivore, mais son régime incorpore beaucoup plus de fruits que celui des gorilles de montagne [17, 18, 26]. Des graines de fruits sont présentes dans 89 % des fécès, et les fruits représentent environ 25 % des aliments consommés [45]. Une grande variété de feuilles et d'éléments fibreux restent tout de même incorporée au régime [45]. Il dépend aussi de ressources saisonnières telles que les pousses et racines de plantes présentes dans les forêts marécageuses (*Hydrocharis* sp.) [44].

Une certaine variation saisonnière est constatée dans la caractéristique chimique du régime (voir Tableau 5). La consommation d'aliments fibreux augmente en effet en saison des pluies lorsque la quantité de fruits disponibles diminue (voir Figure 11) [45]. Cependant, la présence de sources abondantes et très nutritives comme les plantes des marécages tempère cette influence saisonnière, qui n'est pas aussi marquée que pour les gorilles des plaines de l'Ouest.

La composition du régime des gorilles reflète la diversité de ses habitats, celui des gorilles des plaines de l'Est à basse altitude étant intermédiaire entre celui des gorilles des plaines de l'Ouest et celui des populations situées à haute altitude [1, 45].

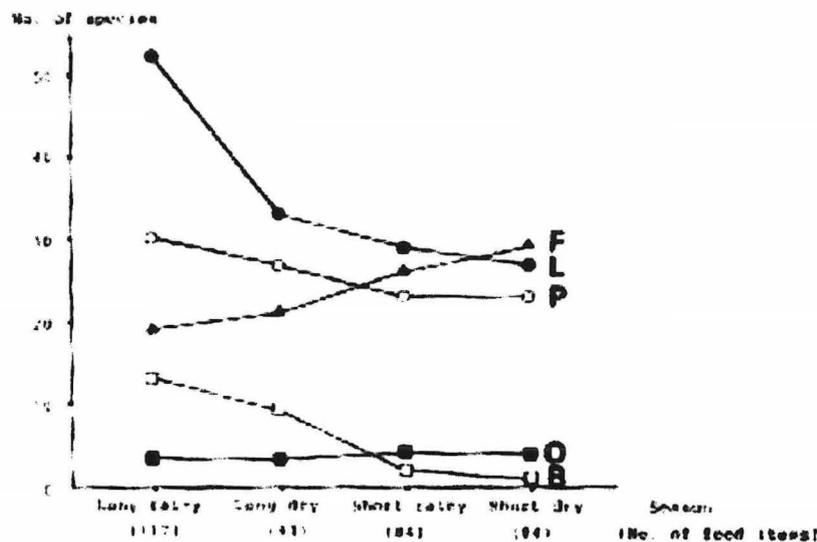


Figure 11: Nombre d'espèces végétales en termes de parties consommées par les gorilles (*Gorilla gorilla graueri*) pendant chaque saison dans la région d'Itébéro [45].

F fruits; L feuilles; P tiges ou moelles; B écorces; O autres parties.

Saison	N	Quantité relative de graines (%)				Total
		-	+	++	+++	
Peu de fruits						
Longue pluvieuse	76	13	44	25	13	87
Longue sèche	80	33	51	16	0	67
Beaucoup de fruits						
Courte pluvieuse	102	0	22	37	41	100
Courte sèche	69	0	14	41	45	100

**Tableau 5: Nombre d'échantillons fécaux incluant des graines en pourcentage du nombre total d'échantillons collectés à chaque saison (N) chez les gorilles de plaine de l'Est [45].**

#### 1.4 Le régime complexe des gorilles des plaines de l'Ouest.

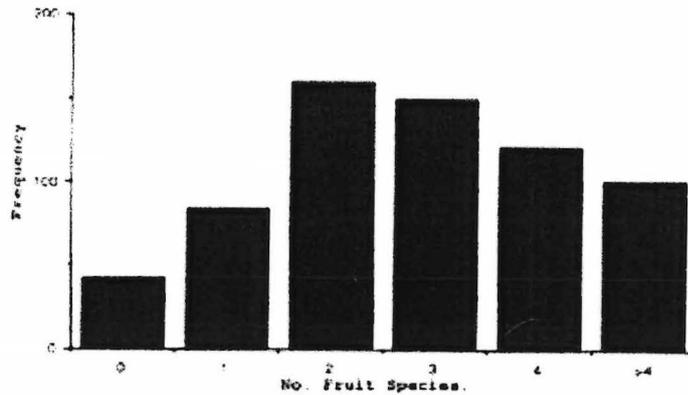
Le gorille des plaines de l'Ouest peut être considéré comme un frugivore saisonnier [18, 19, 22, 41]. Il ne peut pas être classé parmi les folivores, étant donné que son régime incorpore plus de 65 % de fruits à certaines saisons [31, 41], ressemblant en cela aux chimpanzés. Il complète son régime par des végétaux (17 %), et une part importante de proies animales (3 %), ingérant des termites tous les jours. L'ingestion d'insectes par les gorilles des plaines de l'Est et de l'Ouest est régulière et volontaire, indépendante des saisons (voir Tableau 6) [45], ce qui contraste avec leur ingestion accidentelle chez les gorilles de montagne [35].

Saison	N	Pourcentage des échantillons fécaux (%)			Total
		Fourmis	Termites	Autres insectes	
Longue pluvieuse	76	20	0	0	20
Longue sèche	80	29	5	9	43
Courte pluvieuse	102	41	4	1	46
Courte sèche	69	30	9	3	42

**Tableau 6: Nombre d'échantillons fécaux incluant des fragments d'insectes en pourcentage du nombre total d'échantillons collectés à chaque saison (N) [45].**

Le régime frugivore des gorilles des plaines de l'Ouest, qui contraste tant avec le régime folivore du gorille des montagnes, est possible grâce à la disponibilité du milieu en fruits succulents et sucrés. Dans les forêts de plaines, 70 à 90 % des espèces végétales ont des fruits adaptés à la dispersion par les animaux [28].

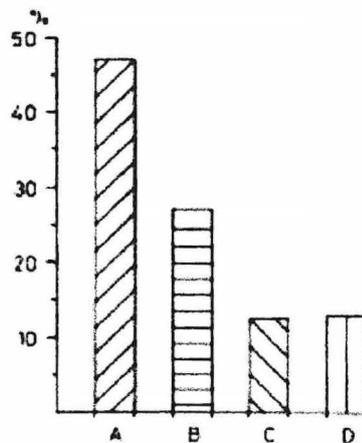
Des restes de fruits peuvent être présents dans plus de 95 % des fèces des animaux, et le nombre moyen de fruits par fèces est de trois (voir Figure 12), illustrant ainsi l'importance de cette ressource à certaines périodes de l'année [22, 30]. Les fruits sont avalés entiers. Les graines peuvent d'une certaine manière diminuer la valeur nutritive du fruit étant donné leur faible digestibilité, mais elles apportent aussi des protéines et des lipides. De plus, le temps gagné à ne pas extraire les graines permet de compenser la perte de digestibilité par l'ingestion de plus grandes quantités de fruits [41].



**Figure 12: Analyses des échantillons fécaux montrant la fréquence d'échantillons contenant de 0 à >4 espèces de fruits par échantillon [25].**

La disponibilité en fruits varie en fonction des saisons. En saison sèche (ou si la saison des pluies est pauvre en fruits), les fruits sont rares. Les gorilles opèrent alors un changement de régime alimentaire, en augmentant la part de feuilles, fleurs et insectes [18, 22, 31]. Les plantes herbacées, écorces et feuilles sont ingérées toute l'année, leurs proportions ne faisant qu'augmenter lorsque la disponibilité en fruits diminue (voir Figure 14). *Afromomum* (aussi appelée "herbe à gorilles") est un aliment majeur pour les gorilles, avec *Haumania* (voir Figure 13). Ce sont des aliments constants, disponibles toute l'année, et facilement accessibles sur le sol. Les fruits d'*Afromomum* sont aussi très appréciés. De telles ressources permanentes pourraient jouer un rôle important dans l'écologie des gorilles en diminuant les compétitions pour d'autres aliments [41].

Les végétaux trouvent donc aussi leur importance dans cette sous-espèce grâce à leur disponibilité, et les Marantaceae et les Zingiberaceae sont des aliments stables [18]. Ils permettent aux gorilles de subsister pendant les mois où les fruits sont rares. Par contre, dès que les fruits sont à nouveau disponibles, ils sont incorporés en grandes quantités dans le régime alimentaire au détriment des végétaux [2, 18, 19, 22, 29, 30, 31, 46].



**Figure 13: Histogramme montrant l'importance relative des aliments consommés par les gorilles en relations avec les trois formations végétales principales de Rio Muni (Guinée Equatoriale) [26].**

A *Afromomum*; B forêt secondaire ou héliotrope; C plantations naturelles; D forêts denses. *Afromomum*, bien que faisant partie des forêts secondaires, a été mis à part pour souligner son importance.

Il arrive aussi parfois que les ressources herbacées soient préférées aux fruits, si les gorilles ont accès à des plantes riches en nutriments et facilement digestibles telles que les pousses d'*Haumania* sp. et les racines d'*Hydrocharis* sp. [19, 22]. Les fruits semblent être un choix alternatif d'aliment, ce qui augmente largement le nombre de ressources disponibles pour cette sous-espèce [19].

Comme pour les gorilles de montagne, la culture alimentaire des groupes de gorilles des plaines est propre à chaque région. La proportion de fruits consommés par les gorilles de la forêt de la Lopé est supérieure à celle des gorilles de la forêt de Ndoki dans laquelle se trouvent les marécages riches en *Haumania* sp. et *Hydrocharis* sp.. De plus, alors que les mêmes espèces de fruits sont retrouvées dans les deux forêts, les espèces consommées ne sont pas les mêmes [19].

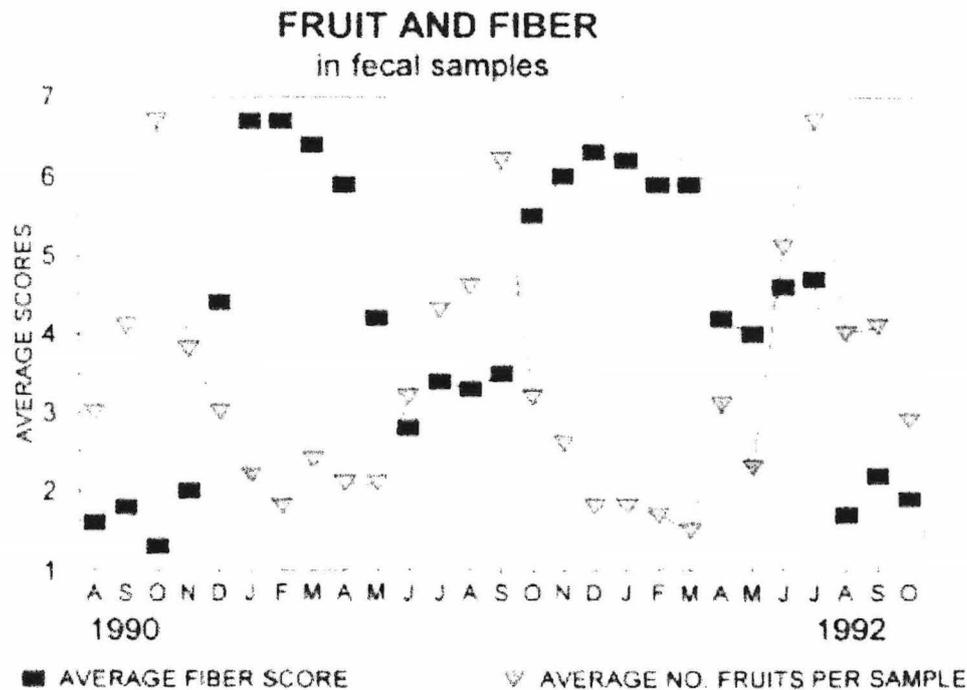


Figure 14: Variation de l'abondance de fruits et de fibres dans les échantillons fécaux sur une période de 27 mois [22].

Les gorilles de plaine font partie de la population des frugivores, mais ils s'en distinguent par le fait qu'ils peuvent exploiter une niche écologique beaucoup plus large et utiliser des fruits gros et fibreux, des feuilles âgées et des tiges, et qu'ils supportent des niveaux élevés de composés phénolés (phénols et tanins).

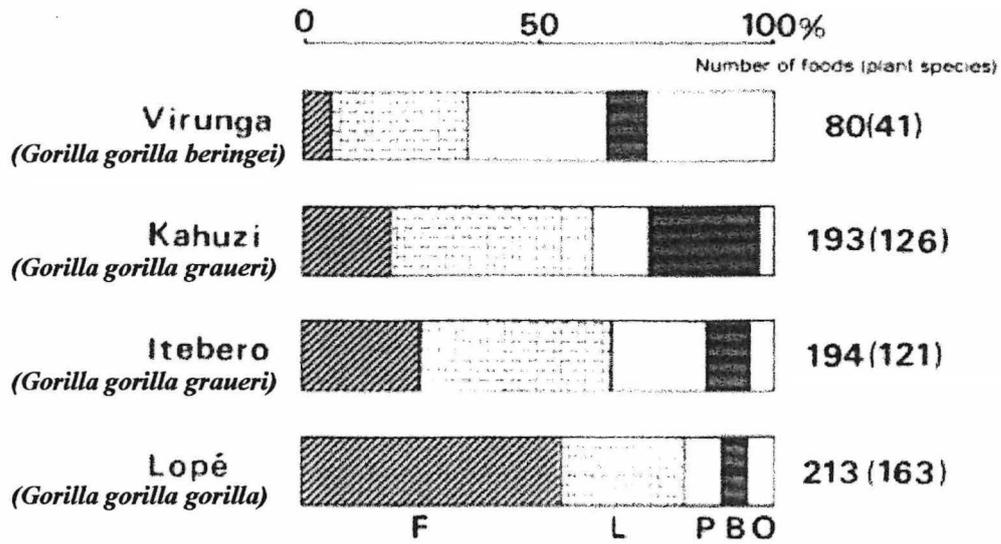


Figure 15: Pourcentages d'aliments dans le régime alimentaire des gorilles de quatre régions différentes [46].

F Fruits ou graines; L feuilles; P tige ou moelle; B écorce; O autres, tels que fleurs, racines, etc....

## **2 Influence de la ressource alimentaire sur les déplacements journaliers et sur la taille du territoire des gorilles.**

### **2.1 Influence de la qualité des zones exploitées.**

Il existe une relation significativement positive entre la taille du territoire et la biomasse des aliments au kilomètre carré. De même, si la biomasse des aliments est constante, elle n'est plus significativement corrélée à la taille des groupes [38].

Pour le gorille de montagne, pour lequel on sait que les ressources alimentaires ne subissent presque pas de variation saisonnière, une variation significative est retrouvée dans les proportions d'activité en fonction des différentes zones de végétation utilisées par les groupes. Les individus passent moins de temps à se déplacer (voir Tableau 7) et à manger dans les zones où la biomasse et la densité de sources alimentaires sont élevées, et où le régime est riche en protéines et en aliments facilement digestibles [35, 37, 38]. La durée de nourrissage est réglée en fonction du rapport existant entre le taux d'ingestion et la capacité digestive d'une part, et la digestibilité des aliments d'autre part. Une nourriture de piètre qualité digestive est plus longue à digérer et demande donc une prise plus régulière. De plus, la nécessité d'augmenter ses déplacements augmente les dépenses énergétiques de l'animal [37].

L'étude comparative des déplacements des mâles solitaires dans les habitats de plaine et dans les habitats de montagne apporte des précisions sur l'influence de la disposition géographique des ressources sur les déplacements des gorilles [43].

Les mâles solitaires des forêts tropicales ont tendance à se déplacer sur de plus longues distances (voir Tableau 7), à visiter plus de types de végétation et à consommer plus de catégories d'aliments que les mâles solitaires des forêts de montagne. Or leur régime est beaucoup plus varié, les aliments ingérés sont de distributions spatiale et temporelle plus aléatoires [43].

Site	Habitat	Echantillon	Longueur du trajet quotidien	
			N	Moyenne
<i>Gorilla gorilla beringei</i>				
Virunga	Forêt de montagne	7 groupes	114	472
		1 groupe	41	522
		4 groupes	160	575
			33	473
			32	683
		2 mâles solitaires	29	1034
			91	385
		35	460	
		1 mâle solitaire	69	378
<i>Gorilla gorilla graueri</i>				
Kahuzi	Forêt de montagne	1 groupe	209	1057
		2 groupes	53	1333
Itébéro	Forêt tropicale	3 mâles solitaires	22	789
			8	1531
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>				
Lopé	Forêt tropicale	3 groupes	12	1238
			10	1368
			5	1190

**Tableau 7: Longueur du trajet quotidien pour des groupes de gorilles et des mâles solitaires dans différents habitats [43].**

## 2.2 Influence du caractère saisonnier des espèces alimentaires.

Les différences entre la longueur des déplacements quotidiens des gorilles de plaine et des gorilles de montagne sont dues à des différences de distribution et de disponibilité des ressources alimentaires dans les habitats. Le territoire des espèces folivores est plus réduit car leur ressource est omniprésente, disponible facilement et toute l'année [14].

Les mouvements dans l'année des groupes de gorilles ne sont pas faits au hasard, mais suivent un schéma migratoire préétabli qui respecte la disponibilité de nourriture [2]. Les modifications de déplacements sont liés à l'existence de sources appétentes et abondantes, telles que la présence de fruits pour la sous-espèce de plaine [28].

Les gorilles des plaines de l'Est migrent de façon saisonnière vers les lieux d'abondance des pousses de bambou. Ils recherchent aussi des fruits en saison des pluies, les fibres restant quant à elles un élément constant de leur régime. Ces recherches saisonnières ont agrandi le territoire de cette sous-espèce par rapport à celui des gorilles de montagne, effet encore plus marqué pour les gorilles des plaines de l'Ouest [44]. De même, le territoire est plus grand et les déplacements effectués plus longs chez les sous-espèces de plaine car les fruits sont plus importants dans le régime [23, 28].

La disponibilité et la distribution des fruits ingérés par les gorilles de plaines de l'Ouest varient de façon saisonnière. Quand l'incorporation de fruits dans le régime est élevée, les gorilles se déplacent plus (moyenne: 3,1 km/j) que quand le régime est essentiellement à base de végétaux (moyenne: 2,1 km/j) (voir Figure 16, Figure 17 et Figure 18) [7, 17, 22, 44]. La quantité de végétation herbacée dans le régime ne varie pas avec les saisons et n'influence donc pas les déplacements journaliers (voir Figure 18) [7]. Chez les gorilles de Bai Hokou (République

Centrafricaine), les déplacements journaliers sont en moyenne de 2,6 km/j, dans un environnement où le coefficient de dispersion des fruits (coefficient prenant en compte les densités et le schéma spatial des fruits) est relativement élevé. Chez les gorilles du Gabon, le déplacement moyen est de 1,7 km/j, et chez les gorilles de montagne, dans l'habitat duquel le coefficient de dispersion des fruits est quasiment nul, les déplacements journaliers sont de 0,5 km/j en moyenne [7].

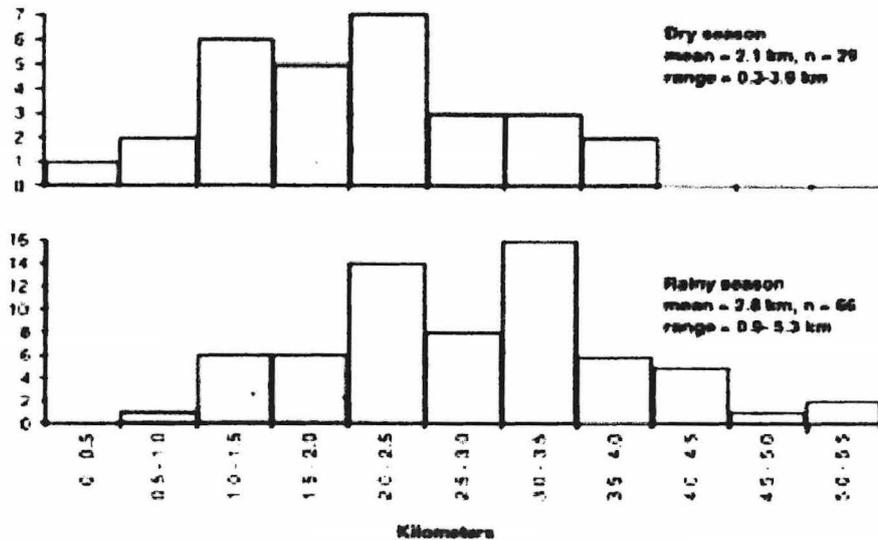


Figure 16: Fréquences de longueurs des déplacements quotidiens pendant les mois de saison sèche et de saison des pluies [7].

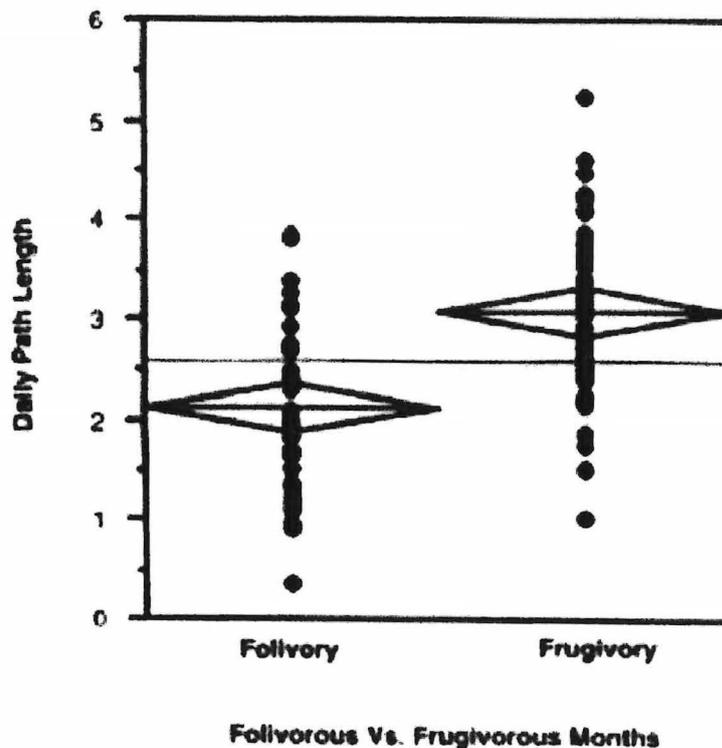


Figure 17: La longueur des déplacements quotidiens pendant les mois où les gorilles incorporent plus de végétaux (folivory) sont significativement plus longs que ceux des mois pendant lesquels les gorilles sont frugivores [7].

Lorsque la densité des fruits augmente, il est aussi constaté une augmentation de la longueur des déplacements (voir Figure 18), phénomène illustrant la mise en place d'une sélection par les gorilles des fruits consommés, en fonction de critères physiques, chimiques et nutritionnels (voir paragraphe Influence des caractéristiques physiques et chimiques de l'aliment sur son exploitation par les gorilles.) [7].

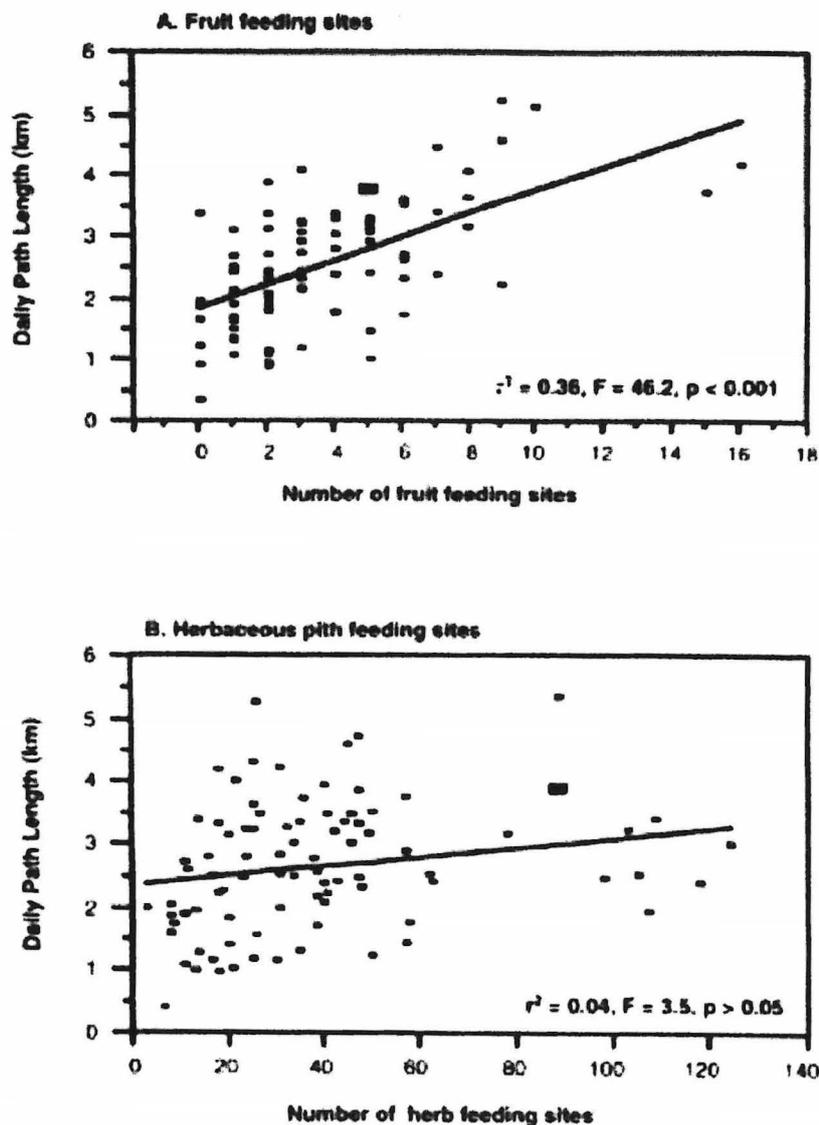


Figure 18: Régressions linéaires du nombre de (A) sites riches en fruits et de (B) sites riches en plantes herbacées par rapport au déplacement quotidien [7].

### 2.3 Influences autres qu'alimentaires.

Pour les gorilles de plaine, la disponibilité en certains aliments très recherchés joue un rôle très important dans les déplacements d'un groupe à l'intérieur de son territoire [28]. Chez les gorilles de montagne, on retrouve aussi une modification des déplacements, mais les contraintes sociales et de reproduction jouent un rôle beaucoup plus important [36, 37]. Chez les deux espèces, cependant, les conflits entre groupes ne sont pas liés à l'accès aux ressources alimentaires, et si les groupes s'évitent ou s'affrontent, il faut le relier à l'acquisition ou à la défense des femelles [35, 37]. Il ne faut en effet pas oublier que c'est le dos argenté qui décide des déplacements de son groupe [42].

Les facteurs écologiques influencent moins les mâles solitaires que les groupes [38]. Les mâles solitaires approchent et suivent régulièrement un groupe. Leur territoire est plus grand que celui des groupes, afin de maximiser les chances de rencontres [35, 38]. Cherchant à s'approprier des femelles, la répartition de cet individu dans son territoire est directement liée aux interactions avec les groupes partageant une partie de son territoire. Les relations de cet individu avec les autres groupes deviennent plus conservatrices une fois qu'il a récupéré des femelles, et, contrairement aux attentes basées sur les besoins métaboliques, le territoire de ce groupe nouvellement formé est plus petit que celui du mâle solitaire. La taille du territoire peut graduellement augmenter par la suite en parallèle à l'extension du groupe. Cependant, des groupes établis peuvent brusquement changer de lieux d'exploitation et de taille de territoire si des interactions avec d'autres groupes ou des mâles solitaires ont lieu trop fréquemment, d'autant plus si ces échanges ont donné lieu à des migrations de femelles en dehors du groupe [36, 38].

La présence de prédateurs ou de braconniers peut aussi décider des déplacements d'un groupe à l'intérieur de son territoire [7, 35]. La pluie a tendance à diminuer les déplacements journaliers. Les sites de construction des nids, qui sont des lieux où les trous de lumières sont nombreux, et où certaines espèces végétales, telles que les Marantaceae et les Zingiberaceae sont fortement représentées, modifient la direction des déplacements [7].

### **3 Influence du régime alimentaire sur la structure sociale des gorilles.**

Les différences intraspécifiques de structure sociale sont dues en partie aux différences d'habitat, en particulier en ce qui concerne les facteurs de disponibilité de nourriture et de prédation [5]. A l'intérieur des zones pauvres des montagnes, le régime des gorilles de montagne est plus diversifié afin de répondre aux besoins journaliers de façon optimale. C'est aussi dans ces zones que les compétitions intra-groupe sont les plus élevées [40]. A l'intérieur de zones riches (constituants de bonne qualité), la diminution des déplacements nécessaires limitent les pertes énergétiques. Le degré de compétition au sein des groupes varie en fonction de la disponibilité des ressources. Ces deux données varient en parallèle, et la nécessité de se nourrir rejoint celle de maintenir la cohésion du groupe, motivant par là même la recherche de sites de bonne qualité nutritionnelle [35].

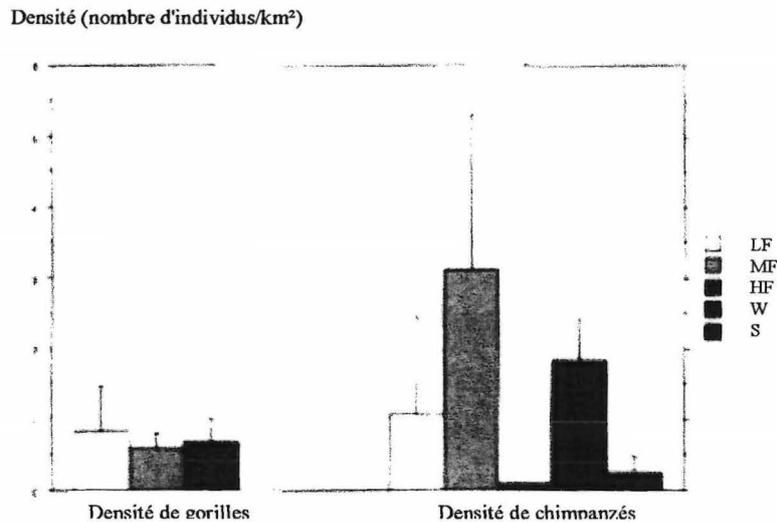
La taille des groupes de gorilles des plaines est plus petite que celle des groupes des gorilles de montagne [13, 20, 28]. Il semblerait qu'il y ait une relation entre la taille des groupes de singes et le degré auquel ils sont frugivores [3]. La taille des groupes de primates est aussi liée à l'abondance, la densité et la distribution de la ressource alimentaire [3].

Chez les gorilles des plaines, la contrainte majeure tient dans le nombre de places disponibles dans les arbres pour les individus. Ce nombre est limité par le nombre de branches capables de supporter le poids des animaux et l'accessibilité de ces branches, les gorilles n'étant pas de bons grimpeurs (en particulier les mâles) [23, 28].

Les groupes de gorilles de plaines de l'Ouest peuvent parfois contenir deux dos argentés ou plus. Ces unités se scindent parfois en sous-groupes de fourragement, chacun mené par un dos argenté, et dormant même à l'occasion séparément (950 mètres d'écart en moyenne). Sous certaines conditions du milieu nutritif, les gorilles peuvent adapter la taille de leurs groupes de fourragement pour diminuer les compétitions à l'intérieur du groupe pour l'accès à la nourriture. Cependant, la possibilité d'incorporer de fortes quantités de fibres dans la ration diminue les contraintes exercées sur la taille des groupes de fourragement et facilite le maintien de la cohésion du groupe [23].

La diminution de la disponibilité en fruits modifie les schémas de regroupement des gorilles de l'Ouest. La taille des groupes de cette sous-espèce serait plus petite afin de diminuer les compétitions intra-groupe pour l'accès aux ressources alimentaires (nombre d'arbres à fruits par

parcelle, place dans les arbres pour les individus, etc....) [22]. Lorsque la disponibilité en fruits diminue, les gorilles changent de régime, deviennent folivores; leurs groupes peuvent se scinder si plusieurs mâles dominant coexistent et la taille du territoire diminue. Ces adaptations permettent de limiter les rencontres entre unités sociales, facteurs favorables au transfert de femelles. Les unités sociales de gorilles pourraient ainsi se rassembler ou se disperser de façon à atteindre la densité optimale. Cette tendance pourrait expliquer les densités similaires de gorilles à travers les différents habitats (voir Figure 19). La mesure de la densité et l'appréciation des relations entre les groupes de gorilles sont des bons critères pour juger de la viabilité d'une population donnée [42].



**Figure 19: Densité moyenne de gorilles et de chimpanzés dans chaque habitat [42].**

Types d'habitats: LF forêts de plaine; MF forêts de moyenne altitude (1000 à 1500 m); HF forêts de montagne (>2000m); W régions boisées; S savane.

## CARACTERISTIQUES DES RESSOURCES INTERVENANT DANS LE CHOIX ALIMENTAIRE DES GORILLES.

### 1 Influence de la forme de l'arbre sur son exploitation par les gorilles.

#### 1.1 Du comportement arboricole des gorilles.

Toutes les espèces de singes frugivores, y compris les terrestres, obtiennent la majorité de leur nourriture à partir des arbres. La proportion d'aliments cueillie dans les arbres varie de 64 à 100 % selon les espèces [31].

Les gorilles des plaines de l'Ouest sont plus arboricoles que leurs cousins, sans doute par nécessité du fait de leur régime frugivore. Leurs taille et poids sont d'ailleurs moindres comparés à ceux des deux autres sous-espèces. Toutes les classes d'âge se nourrissent dans les arbres, jusqu'à trente mètres au-dessus du sol, même les dos argentés [41], ce qui contraste de façon notoire avec les gorilles des montagnes qui passent 86 % de leur temps sur le sol [26, 33]. Cependant, les mâles ont tout de même tendance à être moins dans les arbres que les femelles et les juvéniles, dont le poids est plus favorable au développement du comportement arboricole (voir Figure 20) [23].

Cependant, les fruits exploités majoritairement sont situés à basse hauteur, comme ceux d'*Afromomum*, ou prélevés directement sur le sol [26]. Les gorilles développent aussi des comportements coopératifs: les jeunes individus grimpent aux arbres pour manger des fruits et font tomber des fruits que les adultes ramassent.

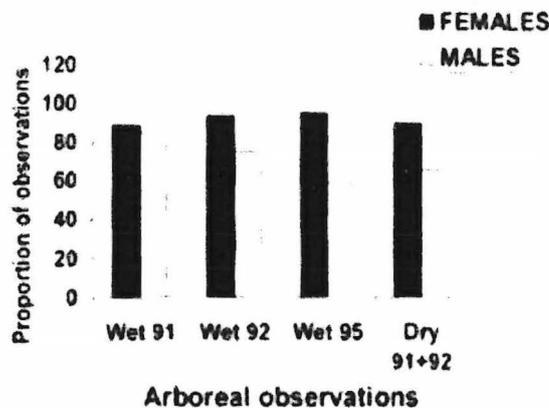


Figure 20: différences sexuelles dans le comportement arboricole [23].

#### 1.2 Exploitation des arbres par les différentes catégories d'âge et de sexe.

Les arbres exploités pour leurs fruits peuvent être classés en cinq types différents (voir Tableau 8). En fonction de la forme de l'arbre il sera plus ou moins exploitable par les gorilles en général, et par certaines catégories d'âge et de sexe en particulier.

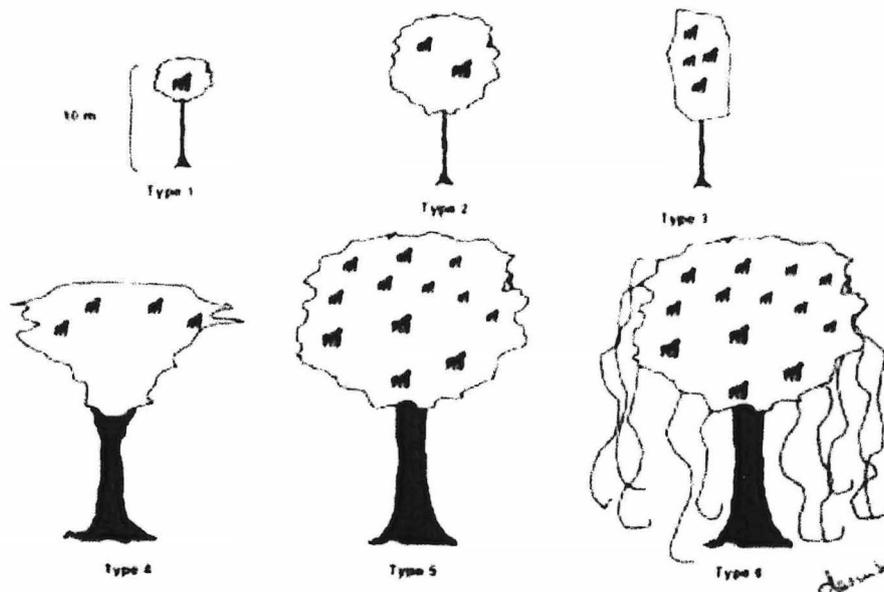
Les femelles gorilles gardent le même niveau de comportement arboricole dans les saisons ou les années pauvres et riches en fruits, mais les dos argentés deviennent plus terrestres quand les fruits sont rares et plus difficiles d'accès.

Type d'arbre	Diamètre du tronc (cm)	Largeur du houppier (m)	Hauteur du houppier (m)	Sites de nourrissage	Forme générale de l'arbre
1	21,4	5,5	3,8	Rares et proches du cœur	Petit hémisphérique
2	31,6	9,8	7,4	Proches du tronc et du cœur	Petit irrégulier
3	27,4	7,6	8,6	Tronc et minces branches externes	Rectangulaire oblong
4	87,2	19,2	12,8	Périphérie supérieure	Triangle inversé
5	76,2	20,1	11,3	Centre et périphérie	Large hémisphérique

**Tableau 8: Description des différents types d'arbres utilisés par les gorilles pour le fourragement [23].**

Les arbres de formes différentes présentent un nombre différents de sites de nourrissage accessibles aux mâles et aux femelles plus petites (voir Figure 21 et Figure 22). La fréquence à laquelle les mâles grimpent aux arbres est influencée par l'abondance de fruits et le nombre de petits arbres avec un houppier étroit permettant un accès facile aux fruits à partir du tronc (voir Tableau 9 et Figure 23).

Les dépenses déployées par un mâle lorsqu'il grimpe verticalement et les contraintes mécaniques imposées par les sites de nourrissage situés sur les petites branches situées de la périphérie des arbres limitent le comportement arboricole des mâles.



**Figure 21: Nombre de gorilles pouvant fourrager ensemble dans un arbre. les illustrations dépeignent aussi le nombre moyen de femelles, mâles et juvéniles. Les types d'arbres sont décrits dans le Tableau 8 [23].**

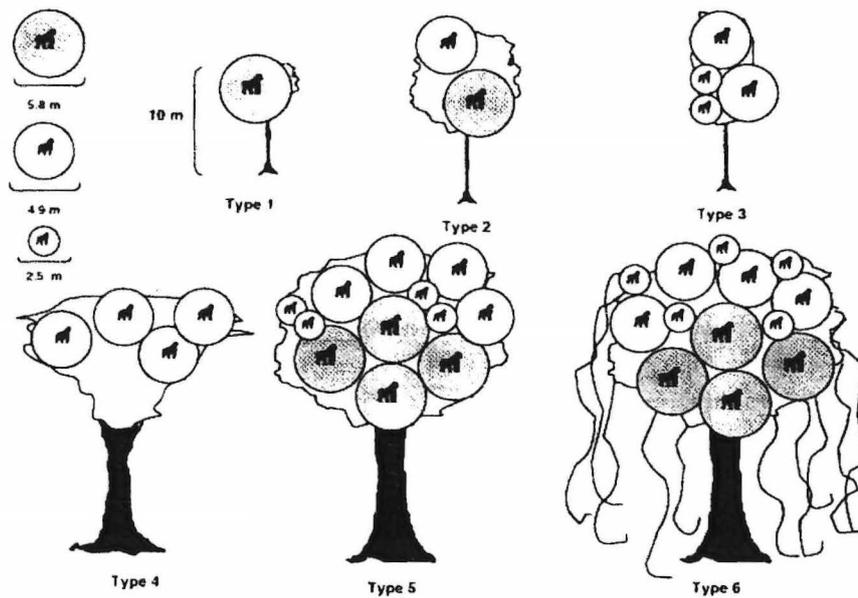


Figure 22: Sphères de nourrissages des gorilles dans les différents types d'arbres. Les cercles de tailles différentes représentent les sphères de nourrissage des femelles, mâles et juvéniles (à l'échelle) [23].

Nombre d'individus par catégorie	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4	Type 5	Type 6
Femelles	2,8	3,4	2,5	3,7	4,1	4,3
Mâles	1	2,3	-	-	9	5,8

Tableau 9: Différences sexuelles dans le nombre d'individu dans chaque catégorie en fonction des types d'arbres [23].

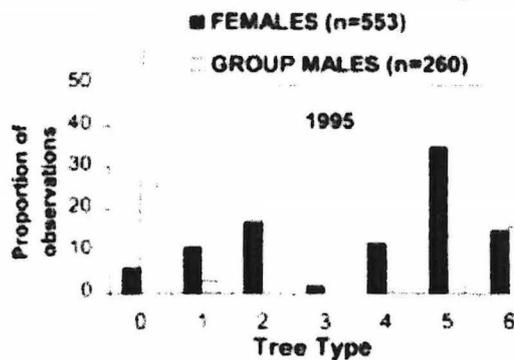


Figure 23: Utilisation des types d'arbres par les mâles et les femelles [23].

Les mâles ne peuvent pas grimper dans tous les types d'arbres, et, à l'intérieur d'un arbre donné, ils n'ont pas accès à tous les sites de nourrissage. Lors de saisons ou d'années pauvres en fruits, leur régime incorpore plus de végétaux que celui des femelles et des juvéniles, ces-derniers ayant un meilleur accès aux rares fruits disponibles. Par contre, pendant les saisons ou années riches en fruits, les mâles peuvent ingérer plus de fruits que les individus des autres catégories d'âge et de sexe (voir Tableau 10) [23].

Année		Fruits (%)	Feuilles (%)	Lianes (%)	Herbes(%)
1991	Mâles (n=315)	63	20	0	11
	Femelles (n=96)	66	16	0	7
1992	Mâles (n=124)	69	17	0	13
	Femelles (n=101)	27	68	0	0
1995	Mâles (n=192)	16	53	19	13
	Femelles (n=293)	58	22	12	8

**Tableau 10: Proportions de chaque type d'aliment dans les échantillons de nourriture chez les gorilles en saison des pluies (Bai Hokou, République Centrafricaine) [23].**

*n* est le nombre total d'échantillons de nourriture. Les années 1991 et 1995 étaient pauvres en fruits, 1992 était riche en fruits.

## 2 Influence des caractéristiques physiques et chimiques de l'aliment sur son exploitation par les gorilles.

### 2.1 Importance de la quantité de phénols et de tanins.

La sélection des aliments permet de maintenir une microflore et une microfaune intestinales et une batterie d'enzymes adaptées au régime. Les gorilles de montagne préfèrent par exemple des matières premières pauvres en tanins condensés [40].

Le régime des gorilles de plaine est un équilibre entre des fruits sucrés, des feuilles riches en protéines et des tiges riches en fibres [2, 18, 24, 41]. La plupart des fruits et des tiges herbacées sont succulents, mais certains fruits plus secs et riches en fibres peuvent aussi être consommés, ainsi que des écorces. Les graines font aussi partie du régime. Les fruits, graines et écorces peuvent chacun contenir des niveaux élevés de phénols et de tanins, mais les tiges herbacées n'en contiennent que très peu. Les phénols et les tanins diminuent la digestibilité d'un aliment. Les gorilles sélectionnent donc en premier des aliments pauvres en ces constituants. En saison sèche, cependant, les fruits sont plutôt secs et fibreux, riches en tanins, et les gorilles incorporent une portion non négligeable d'écorces pour pallier la diminution de la disponibilité en fruits. La diminution de la digestibilité de la ration est tempérée par l'existence d'un large colon, qui trahit les origines folivore de cette sous-espèce. De plus, de nombreux individus ont été vus ingérer leurs fécès [24].

Les feuilles consommées par les gorilles de plaine contiennent plus de tanins que celles consommées par les gorilles de montagne, du fait de la plus grande part de plantes ligneuses présentes dans le régime des gorilles de plaine (les plantes herbacées sont plus abondantes en montagne) [2].

### 2.2 Influence de la composition en nutriments et de la digestibilité.

Les analyses chimiques des aliments des gorilles mises en relation avec leurs préférences alimentaires indiquent qu'ils sélectionnent leur nourriture essentiellement par rapport à la quantité de lignine, de protéines brutes, et à la digestibilité [2].

Les gorilles des plaines de l'Est ignorent les fruits verts et se contentent de ramasser les fruits mûrs tombés au sol, sans doute pour éviter de grimper aux arbres. Ils délaissent aussi les fruits à forte teneur lipidique alors qu'ils consomment les feuilles et écorces des ces mêmes arbres [24, 45]. Dans les régions où la compétition avec les espèces sympatriques sont plus intenses, les gorilles consomment pourtant des fruits à forte teneur en lipides [24, 44].

Les gorilles sélectionnent des feuilles riches en protéines et pauvres en fibres par rapport au reste de la végétation [24]. Le ratio de protéines par rapport aux inhibiteurs de la digestion est un excellent indicateur prévisionnel du choix des aliments par les gorilles [39]. Quand les fruits et les feuilles jeunes sont rares, les feuilles matures, les écorces riches en protéines et les moelles riches en sucres sont des sources intéressantes de nutriments [24].

### 2.3 Rôle du goût et des couleurs dans le choix alimentaire.

Le goût et les couleurs des fruits jouent aussi un rôle important dans la sélection des gorilles. Ces animaux montrent un goût prononcé pour les aliments acides et sucrés (voir Figure 24). Quant à la couleur, le vert domine le choix pour les feuilles, et le rouge à des intensités diverses gouverne celui des fruits (voir Figure 25) [26].

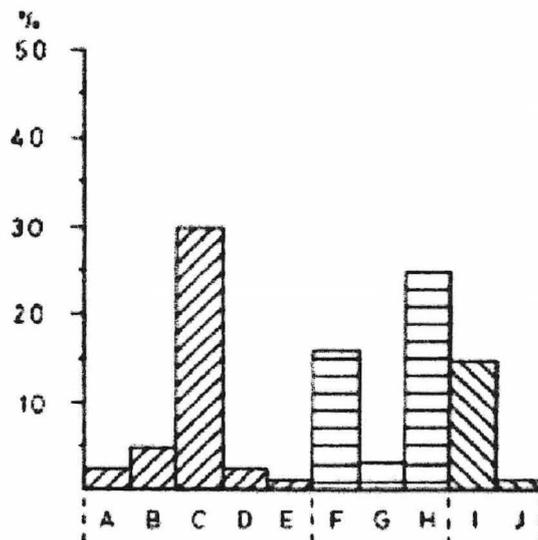


Figure 24: Histogramme indiquant le goût des aliments consommés par les gorilles de Rio Muni (Guinée Equatoriale) [26].

A sucré; B sucré, légèrement acidulé; C Idem, avec un degré d'acidité plus élevé; D Idem avec une composante résineuse; E Idem, avec une composante fermentée; F insipide; G farineux; H farineux, mais légèrement acide; I légèrement amer; J amer.

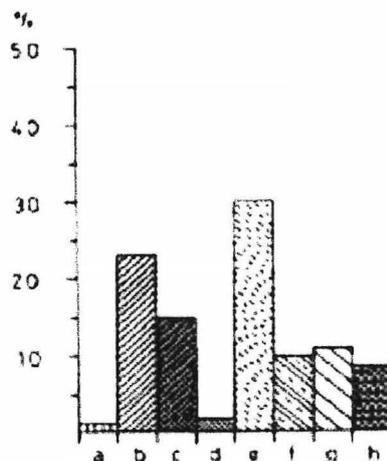


Figure 25: Histogramme indiquant la couleur des aliments ingérés par les gorilles de Rio Muni (Guinée Equatoriale) [26].

(a) Violet; (b) Rouge; (c) Orange; (d) Jaune; (e) Vert; (f) Jaune vert; (g) Jaune clair; (h) Marron.

## LE GORILLE DANS SON MILIEU NUTRITIF.

### 1 Effets de la consommation des ressources de l'habitat par les gorilles.

Les effets du gorille sur son habitat sont la conséquence de ses activités de fourragement, mais il faut aussi prendre en compte le piétinement et l'arrachage de plantes lors des déplacements, des jeux, des manifestations agressives des mâles, de la construction de nids, etc....

L'effet immédiat du comportement alimentaire des gorilles est de diminuer la disponibilité de la ressource. Cependant, la densité des tiges augmente au fur et à mesure des passages successifs des groupes [34, 39]. Elle est aussi supérieure dans ces zones par rapport aux zones non visitées par les gorilles. Le comportement alimentaire influence la productivité de leur habitat, et les zones précédemment utilisées contiennent plus de jeunes pousses, aliments de haute qualité alimentaire, lors du passage suivant des groupes. Cette augmentation est due en partie aux levées de dominance apicales et à l'apparition de bourgeons suite au cassage ou à l'arrachage de branches par les gorilles. Ils créent aussi des trous de lumière dans la strate herbacée, favorisant ainsi la photosynthèse [34].

En cueillant des fruits dans les arbres, les gorilles cassent les branches, essentiellement les terminales qui rompent sous le poids des animaux. Ils modifient ainsi la structure générale de l'arbre et rendent par la suite les fruits des branches terminales plus accessibles à partir du tronc [41].

Les zones de forte qualité sont plus souvent exploitées, et une utilisation excessive de ces zones pourrait faire craindre un appauvrissement sur le long terme des sites. Cependant, les effets complémentaires d'une densité initiale d'aliments élevée, du renchérissement, de l'effet positif du passage des gorilles sur la repousse des plants pourraient maintenir le niveau de qualité de ces parcelles à condition que les visites soient suffisamment espacées [39].

Cependant, l'amélioration de la densité et de la qualité des aliments sous l'action du fourragement des gorilles a sans doute une limite supérieure. Si les zones, ne sont pas réutilisées au bout de six à huit mois, la compétition intra et interspécifique va à nouveau réguler la croissance et augmenter la mortalité des plants. Le taux de croissance et la densité des tiges convergeraient sans doute finalement vers les valeurs d'origine ou les moyennes de l'habitat [34].

Les dégâts causés par les gorilles peuvent aussi rendre les végétaux plus sensibles aux agressions extérieures (gel nocturne par exemple) et fragiliser l'équilibre de l'habitat.

### 2 Gestion de l'habitat par les populations de gorilles.

Les gorilles sont attirés vers des zones où la biomasse protéique et la biomasse totale sont élevées. Il existe en effet une corrélation positive entre la richesse de certaines zones et la fréquence de retour des gorilles vers ces zones [32, 35]. Il n'existe par contre pas de corrélation avec le taux de repousse, bien qu'il ait été constaté que le temps passé entre deux visites a tendance à augmenter lorsque les pluies sont moins fréquentes [32]. Dans ces zones riches, le gorille répond à ses besoins journaliers avec des dépenses de fourragement relativement faibles [39].

Chez les gorilles de montagne, chez qui le régime est constant tout au long de l'année, la variabilité dans l'exploitation du territoire est plus liée à la nécessité de laisser le temps aux ressources de se renouveler qu'aux nécessités saisonnières [40]. Cependant, le chevauchement des territoires entre groupes de gorilles est parfois très important, surtout chez les espèces de plaine [34]. Parfois, le temps écoulé entre les visites de deux groupes différents sur un site est inférieur à la durée optimale pour la régénération des plantes. Toute faculté d'un groupe à gérer son milieu serait mise à mal par l'impossibilité de prédire les schémas de déplacement des autres groupes. L'habitat des gorilles est constitué d'une mosaïque complexe et changeante de petites zones qui varient en valeur alimentaire. La dynamique de cette mosaïque est affectée par les différents groupes de gorilles, les autres grands herbivores, la compétition entre les plantes, les phénomènes de sénescence des végétaux, etc.... Pourtant, l'utilisation régulière de certaines zones par les gorilles

pendant des périodes prolongées pourraient les maintenir à un niveau de productivité élevé, même si les phénomènes de chevauchement rendent la gestion par un groupe impossible.

La gestion de l'habitat par les groupes de gorilles se limite à deux phénomènes. L'intervalle de temps entre deux visites successives augmente lorsque la durée de la première visite augmente. L'intervalle moyen entre deux visites est plus élevé dans les zones où la nourriture est de moins bonne qualité et/ou moins abondante. La biomasse des aliments comestibles et appétents influence positivement la fréquence de visite et négativement la durée de l'intervalle entre deux visites successives. La durée des visites et l'abondance de nourriture au site pourraient avoir une influence complémentaire sur la fréquence de retour au même site [39].

### 3 Exemple d'une interaction spécifique plante/gorille: *Cola lizae*.

Les gorilles (*Gorilla gorilla gorilla*) de la réserve de la Lopé (Gabon) sont frugivores, ils dispersent les graines de plus de 65 espèces de fruits morphologiquement et chimiquement variés [30].

Les gorilles mangent de grandes quantités de fruits de *Cola lizae*, dès qu'ils sont disponibles. Ce fruit est une espèce endémique avec une distribution géographique limitée, mais courant dans la réserve de la Lopé. Ils sont consommés par de nombreuses autres espèces de primates, mais seuls les gorilles arrivent à ingérer les grosses graines.

Les gorilles déposent dans leurs fécès entre 11000 et 18000 graines de Cola au kilomètre carré.

Le taux de germination dans les fécès est élevé, mais la mortalité des graines dans les huit premières semaines l'est aussi. Par contre, il existe une différence significative entre les taux de survie des graines des fécès déposées à proximité des nids par rapport à ceux des graines des fécès déposées dans les autres zones de la forêt (voir Figure 26). Les zones où les gorilles établissent leurs nids sont à couvert faible, les trous de lumière y sont abondants, conditions qui sont favorables à la photosynthèse. Six mois après leur dépôt, 40 % des graines survivent, alors que seulement 1 % des graines se développent dans les autres zones de forêt.

L'analyse chimique du mésocarpe de *Cola lizae* (seule partie digestible par les gorilles) a révélé un fort taux de sucre et une très bonne digestibilité. Ces fruits sont un aliment de bonne valeur nutritive pour les gorilles.

Les gorilles semblent être les seules à disperser ses grosses graines. La relation étroite entre ces animaux et cette plante semble bénéfique, les arbres de Cola étant représentés à une densité moyenne de 6100 arbres/km<sup>2</sup> dans la zone d'étude.

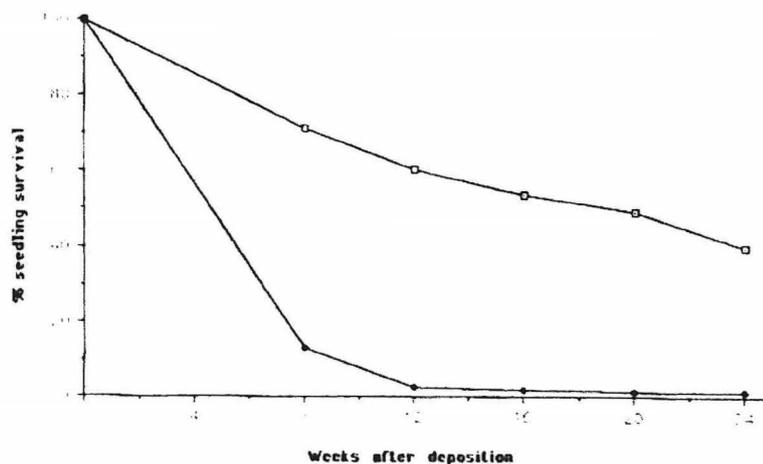


Figure 26: Survie des plants de *Cola lizae* dans les fécès de gorilles [30].

Carrés vides: à proximité des nids; Losanges pleins: autres zones de la forêt.

#### 4 Comparaison avec les espèces sympatriques.

Les espèces sympatriques entrent en compétition avec les gorilles pour l'accès aux ressources alimentaires. Cette compétition a très peu d'importance pour les gorilles de montagne, dont on a déjà dit que les ressources alimentaires étaient très abondantes et bien réparties sur l'ensemble de son territoire [33].

Les fruits recherchés par les gorilles de plaine sont par contre répartis de façon hétérogène, et leur disponibilité varie en fonction des saisons et d'une année sur l'autre. La compétition pourrait alors être intense entre les différentes espèces de singes partageant le même territoire et se disputant les mêmes sources alimentaires, en particulier les chimpanzés (voir Figure 27) [25, 31].

Dans la réserve de la Lopé (Gabon), 46 % des espèces comestibles n'étaient exploitées que par une espèce de singe, et seulement quatre aliments (1 %) l'étaient par les huit espèces sympatriques [31]. De plus, les strates utilisées par les singes pour le fourragement étaient différentes, certains étant arboricoles, d'autres terrestres. La répartition des territoires de chaque espèce se fait donc non seulement sur le plan horizontal, mais aussi sur le plan vertical.

Lorsque la disponibilité en fruits diminue dans le milieu, les gorilles de plaine s'adaptent en augmentant la part de végétaux dans leur ration. Cette faculté leur est unique, la taille de leur estomac étant plus grande que celui des chimpanzés, et ils possèdent donc une capacité plus grande à bénéficier du régime herbacé quand les fruits se font plus rares [25]. De plus, la morphologie crânio-dentaire des gorilles leur permet de mastiquer plus efficacement les aliments fibreux [19]. Lors d'une diminution de la qualité de la nourriture, les gorilles changent de régime et diminuent la taille de leurs territoires, contrairement aux chimpanzés qui gardent le même régime mais augmentent leur répartition (voir Figure 28 et Tableau 11) [42]

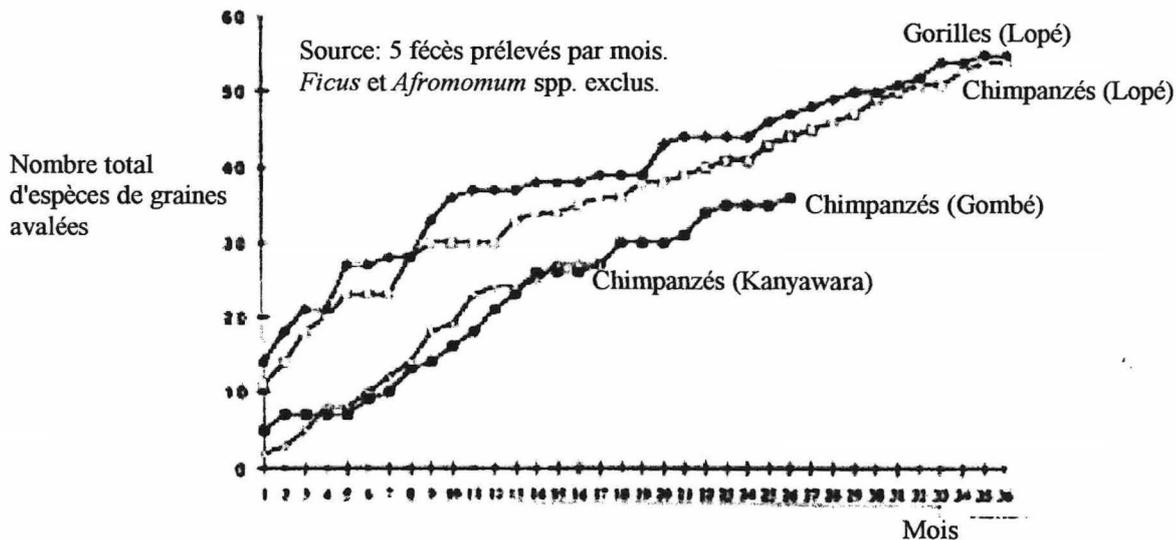


Figure 27: Comptages cumulés du nombre d'espèces de fruits présentes dans cinq échantillons fécaux par mois chez des gorilles et des chimpanzés [25].

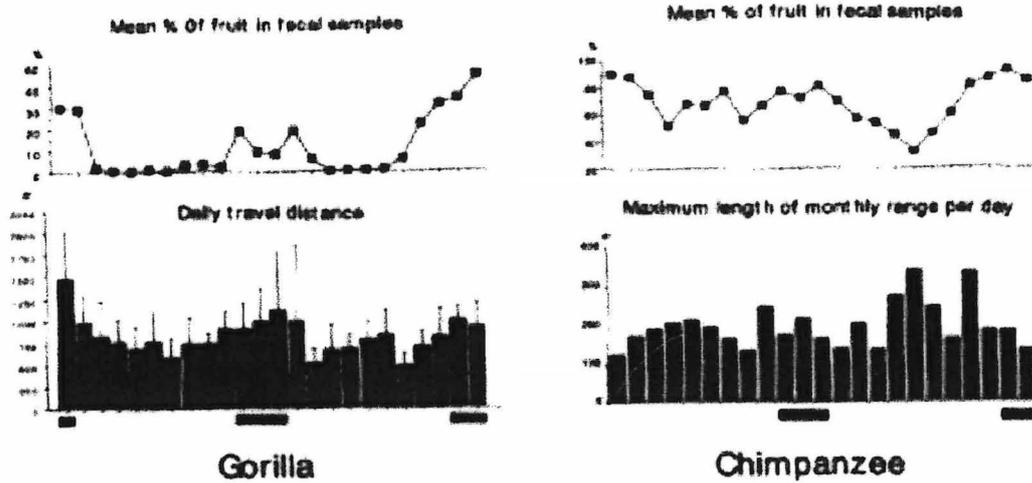


Figure 28: Moyenne mensuelle de la longueur des déplacements quotidiens pour les gorilles (à gauche) et longueur maximale du parcours mensuel pour les chimpanzés (à droite) comparées au pourcentage moyen de fruits dans les échantillons fécaux pour chaque mois [42].

Caractéristiques écologiques	Gorille	Chimpanzé
Régime	Frugivore → folivore	Pas de changements
Parcours quotidien	Diminution	Augmentation
Parcours mensuel	Diminution	Augmentation
Parcours annuel	Pas de changements	Augmentation
Densité	Pas de changements	Diminution

Tableau 11: Réponses attendues des populations de gorilles et de chimpanzés à une diminution des aliments de bonne qualité [42].

## CONCLUSION

Les influences existantes entre les gorilles et leur milieu sont importantes et évoluées.

D'une part, la végétation s'adapte à la dispersion des graines par les animaux, et dans le cas de certaines plantes, comme *Cola lizae*, à la dispersion spécifique par les gorilles. La repousse du milieu dépend aussi de son utilisation par les gorilles. Jusqu'à un certain stade, le prélèvement de végétation par les gorilles favorise l'apparition de bourgeons et accélère la croissance de la plante, améliorant ainsi la qualité globale de la végétation.

D'autre part, l'augmentation de la quantité de fruits dans le milieu augmente le degré auquel les gorilles sont frugivores. Parallèlement à cette augmentation, la taille des groupes diminue, le déplacement quotidien augmente, le territoire s'agrandit.

Les variations de ce degré d'adaptation des gorilles se font à deux niveaux. Il existe des différences nettes entre sous-espèces, liées en majeure partie aux différences de composition de leurs différents milieux de vie. Au sein d'une même sous-espèce, l'utilisation du milieu varie en fonction des rythmes saisonniers et de la richesse en fruits d'une année sur l'autre. L'absence ou la présence de fruits ou d'autres aliments à haute valeur métabolique semblent être les facteurs les plus déterminants dans les modifications du comportement socio-écologique des gorilles.

Cette souplesse des comportements socio-écologiques permet aux gorilles de survivre quand la quantité de fruits est faible, et aussi de s'adapter à différents habitats.

La souplesse du milieu vis-à-vis de son utilisation par les gorilles permet une amélioration de la qualité pour ces animaux, une meilleure dispersion pour la végétation, et une meilleure repousse.

Ces interactions sont cependant limitées, d'une part par le chevauchement de territoire des gorilles et la présence d'espèces sympatriques, et d'autre part par le seuil de tolérance de la végétation au degré de prélèvement et de piétinement par les gorilles. Il ne faut pas non plus oublier que le comportement des gorilles est fortement influencé par les relations avec des composants du milieu autres que la végétation (congénères, prédateurs, ...), et que la composition du milieu est tributaire en priorité des conditions climatiques et environnementales. Cette étude est donc intéressante si l'on se concentre sur la socio-écologie des gorilles, mais il ne faut jamais oublier de considérer les choses à une plus large échelle.

## BIBLIOGRAPHIE.

1. BYRNE, R. W. (1996): The misunderstood ape: cognitive skills of the gorilla. In: Reaching into thought: the minds of the great apes. Cambridge University Press, ed. Russon, A. E., Bard, K. A., Parker, S. T., pp 111-130.
2. CALVERT, J. J. (1985): Food selection by western gorillas (*G. g. gorilla*) in relation to food chemistry. **Oecologia**, 65:236-246.
3. CHAPMAN, C. A. (1990): Ecological constraints of group size in three species of neotropical primates. **Folia Primatologica**; 55: 1-9.
4. CLUTTON BROCK, T. H., HARVEY, P. H. (1977): Primate ecology and social organisation. **Journal of zoology**; 183(1): 1-39.
5. EISENBERG, J. F., MUCKENHIRN, N. A., RUDRAN, R. (1972): The relation between ecology and social structure in Primates. **Science**; 176: 863-874.
6. FOSSEY, D. (1983): Gorillas in the mist. Houghton Mifflin, Boston (USA).
7. GOLDSMITH, M. L. (1999): Ecological constraints on the foraging effort of western gorillas (*gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic. **International journal of primatology**; 20(1): 1-23.
8. GOODALL, A. G. (1977): Feeding and ranging behavior of a mountain gorilla group (*Gorilla gorilla beringei*) in the Tshibinda-Kahuzi region (Zaire). In: Clutton-Brock, T. H. (Ed.), Primate ecology. Academic Press, New York (USA), 450-479.
9. GRZIMEK, B. (1990): The gorilla. In: Grzimek's encyclopaedia of mammals, volume 2. McGraw publishing company, New York (USA), pp 424-448.
10. HARCOURT, A. H. (1979): The social relations and group structure of wild mountain gorilla. In: the Great apes, ed. Hamburg, .A. and McCown; E., pp 187-192.
11. HARCOURT, A. H. (1996): Is the gorilla a threatened species? How should we judge? **Biological conservation**, 75:165-176.
12. KURODA, S., NISHIHARA, t., SUZUKI, S., OKO, R. A. (1996): Sympatric chimpanzees and gorillas in the Ndoki forest, Congo. In: McGrew, W. C., Marchant, L. T., Nishida, T. (eds.), *Great Ape Societies*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 71-81.
13. MAC DONALD, D. (Ed), (1984): Encyclopaedia of mammals, vol. 1, pp 432-439.
14. MILTON, K., MAY, M. L. (1976): Bodyweight, diet, and home range area in primates. **Nature**; 259:459-462.
15. MITANI, M. (1992): Preliminary results of the study on wild western lowland gorillas and other sympatric diurnal primates in the Ndoki Forest, Northern Congo. In: Topics in primatology, vol. 2, ed. Itoigawa, N., Sugiyama, Y., Sackett, G. P., Thompson, R. K. R., pp 215-224.

16. MORENO-BLACK, G. (1978): The use of scat samples in primate diet analysis. **Primates**, 19(1):215-221.
17. MWANZA, N., YAMAGIWA, J., YUMOTO, T., MARUHASHI, T. (1992): Distribution and range utilisation of eastern lowland gorillas. *In: Topics in primatology*, vol. 2, ed. Itoigawa, N., Sugiyama, Y., Sackett, G. P., Thompson, R. K. R., pp 283-300.
18. NISHIHARA, T. (1992): Preliminary report on the feeding habits of western lowland gorillas in the Ndoki Forest (Northern Congo). *In: Topics in primatology*, vol. 2, ed. Itoigawa, N., Sugiyama, Y., Sackett, G. P., Thompson, R. K. R., pp 225-240.
19. NISHIHARA, T. (1995): Feeding ecology of western lowland gorillas in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo. **Primates**; 36(2):151-168.
20. NOWAK, R. M. (1991): Walker's mammals of the world, 5<sup>th</sup> edition, volume 1. John Hopkins University Press, Baltimore (USA), pp 503-506.
21. REMIS, M. J. (1997a): Ranging and grouping patterns of a western lowland gorilla group at Bai Hoköu, Central African Republic. **American journal of primatology**, 43:111-133.
22. REMIS, M. J. (1997b): Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) as seasonal frugivores : use of variable resources. **American journal of primatology**; 43(2):87-109.
23. REMIS, M. J. (1999): Tree structure and sex differences in arboreality among western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). **Primates** 40(2):383-396.
24. ROGERS, M. E., MAISELS, F., WILLIAMSON, E. A., FERNANDEZ, M., TUTIN, C. E. G. (1990): Gorilla diet in the Lopé Reserve, Gabon: a nutritional analysis. **Oecologia**, 84:326-339.
25. ROGERS, M. E., MAISELS, F., WILLIAMSON, E. A., TUTIN, C. E. G., FERNANDEZ, M. (1992): Nutritional effects of Gorilla food choice in the Lopé Reserve, Gabon. *In: Topics in primatology*, vol. 2, ed. Itoigawa, N., Sugiyama, Y., Sackett, G. P., Thompson, R. K. R., pp 255-266.
26. SABATER PI, J. (1977): Contribution to the study of alimentation of lowland gorillas in the natural state, in Rio Muni, Republic of Equatorial Guinea (West Africa). **Primates**; 18(1):183-204.
27. SCHALLER, G.B. (Ed.) (1963): The mountain gorilla: ecology and behaviour. The University of Chicago Press, USA.
28. TUTIN, C. E. G. (1996): Ranging and social structure of lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. *In: Great Ape Societies*, ed. McGrew, W. C., Marchant, L. F., Nishida T., pp 58-70.
29. TUTIN, C. E. G. (1999): Fragmented living: behavioral ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. **Primates**; 40(1):249-265.
30. TUTIN, C. E. G., WILLIAMSON, E. A., ROGERS, M. E., FERNANDEZ, M. (1991): A case study of a plant-animal relationship: Cola lizae and Lowland Gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. **Journal of tropical ecology**; 7(2):181-199.

31. TUTIN, C. E. G., HAM, R. M., WHITE, L. J. T., HARRISON, M. J. S. (1997): The primate community of the Lopé reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. **American journal of primatology**; 42(1):1-24.
32. VEDDER, A. L. (1984): Movement patterns of a group of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. **American journal of primatology**; 7(2):73-88.
33. WATTS, D. P. (1984): Composition and variability of mountain gorilla diets in the Central Virungas. **American journal of primatology**, 7:323-356.
34. WATTS, D. P. (1987): Effects of mountain gorilla foraging activities on the productivity of their food plant species. **African journal of ecology**; 25(3):155-163.
35. WATTS, D. P. (1988): Environmental influences on mountain gorilla time budgets. **American journal of primatology**; 15(3):195-211.
36. WATTS, D. P. (1991): Strategies of habitat use by mountain gorillas. **Folia Primatologica**; 56(1):1-16.
37. WATTS, D. P. (1994): The influence of male-mating tactics on the habitat use in mountain gorillas (*gorilla gorilla beringei*). **Primates**; 35(1):35-47.
38. WATTS, D. P. (1998a): Long-term habitat use by mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). 1. Consistency, variation, and home range size and stability. **International journal of primatology**; 19(4):651-680.
39. WATTS, D. P. (1998b): Long-term habitat use by mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). 2. Reuse of foraging areas in relation to resource abundance, quality, and depletion. **International journal of primatology**; 19(4):681-702.
40. WATTS, D. P., WHITE, F. J. (1998): Seasonality in the ecology and life histories of mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). Seasonality in the Great apes. **International journal of primatology**; 19(6):929-948.
41. WILLIAMSON, E. A., TUTIN, C. E. G., ROGERS, M. E., FERNANDEZ, M. (1990): Composition of the diet of Lowland Gorillas at Lopé in Gabon. **American journal of primatology**; 21(4):265-277.
42. YAMAGIWA, J. (1999): Socioecological factors influencing population structure of gorillas and chimpanzees. **Primates**; 40(1):87-104.
43. YAMAGIWA, J., MWANZA, N. (1994): Day-journey length and daily diet of solitary male gorillas in lowland and highland habitats. **International journal of primatology**, 15(2):207-222.
44. YAMAGIWA, J., MWANZA, N., YUMOTO, T., MARUHASHI, T. (1992): Travel distances and food habitat of Eastern lowland gorillas: a comparative analysis. *In: Topics in primatology*, vol. 2, ed. Itoigawa, N., Sugiyama, Y., Sackett, G. P., Thompson, R. K. R., pp 267-281.

45. YAMAGIWA, J., MWANZA, N., YUMOTO, T., MARUHASHI, T. (1994): Seasonal change in the composition of the diet of eastern lowland gorillas. **Primates**; 35(1):1-14.
46. YAMAGIWA, J., MARUHASHI, T., YUMOTO, T., MWANZA, N. (1996): Dietary and ranging overlap in sympatric gorillas and chimpanzees in Kahuzi-Biega National Park, Zaïre. *In: Great Ape Societies*, ed. McGrew, W. C., Marchant, L. F., Nishida T., pp 82-98.