



Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

13 (3-4) | 2001
2001(3-4)

Les Orangs-Outans fossiles : apport des dernières découvertes au Viêt Nam

The fossil Orangs-Utans: new discoveries in Vietnam

A.-M. Bacon, F. Demeter et Vu The Long



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/6196>
ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Édition imprimée

Date de publication : 30 novembre 2001
ISSN : 0037-8984

Référence électronique

A.-M. Bacon, F. Demeter et Vu The Long, « Les Orangs-Outans fossiles : apport des dernières découvertes au Viêt Nam », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 13 (3-4) | 2001, mis en ligne le 10 septembre 2009, consulté le 19 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/6196>

**LES ORANGS-OUTANS FOSSILES
APPORT DES DERNIÈRES DÉCOUVERTES AU VIÊTNAM
THE FOSSIL ORANGS-UTANS: NEW DISCOVERIES IN VIETNAM**

Anne-Marie BACON ¹, Fabrice DEMETER ² et VU THE LONG ³

RÉSUMÉ

La découverte du squelette complet d'un orang-outan fossile, le premier à ce jour, dans la région de Hoà Binh au Viêt Nam, apporte des informations inédites sur l'évolution de ces grands singes asiatiques. La morphologie et les dimensions dentaires de cet individu adulte sont comparées à celles de tous les orangs-outans actuels et fossiles. Ses proportions corporelles sont confrontées à celles des deux sous-espèces actuelles, de Bornéo (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) et de Sumatra (*Pongo pygmaeus abelii*). Les causes probables de l'extinction des orangs-outans sur le continent sont évoquées.

Mots-clés : orang-outan, pléistocène, Viêt Nam, plateau de Sunda.

ABSTRACT

The discovery of the first complete skeleton of a fossil orang-utan from the Hoa Binh province in Vietnam brings original information about the evolution of these asiatic apes. Dental morphology and morphometry of the adult individual are compared with those of known taxa (modern and fossil), whereas its body proportions are compared with those of the two modern subspecies, from Borneo (Pongo pygmaeus pygmaeus) and from Sumatra (Pongo pygmaeus abelii). Hypothetical causes for the extinction of orangs-utans on the continent are mentioned.

Keywords: orang-utan, pleistocene, Vietnam, Sunda shelf.

INTRODUCTION

L'aire de répartition des orangs-outans actuels est limitée à deux îles de l'archipel indonésien. Une première sous-espèce *Pongo pygmaeus pygmaeus* vit sur l'île de Bornéo tandis que la seconde, *Pongo pygmaeus abelii*, se trouve sur l'île de Sumatra. Au

-
1. UPR 2147, Dynamique de l'Évolution Humaine, 44, rue de l'Amiral Mouchez, 75014 Paris, e-mail : Bacon@ivry.cnrs.fr
 2. Chaire de Paléanthropologie et Préhistoire, Collège de France, 11, place Marcellin-Berthelot, 75005 Paris, e-mail : Demeter@college-de-France.fr
 3. National Center for social Sciences and Humanities of Vietnam. Institute of Archaeology, 61, Phan Chu Trinh, Hanoi, Vietnam.

Pléistocène moyen et supérieur, la répartition des orangs-outans s'étendait sur une aire géographique beaucoup plus vaste, comprenant une partie de la Chine, le Laos, la Thaïlande, le Viêtname, les îles indonésiennes de Java, de Bornéo et de Sumatra (Dubois, 1891 ; Pei, 1935 ; von Koenigswald, 1940 ; Hooijer, 1948 ; 1960 ; 1975 ; de Vos, 1983 ; Cuong, 1985 ; Gu *et al.*, 1987 ; Schwartz *et al.*, 1994 ; 1995 ; Drawhorn, 1995 a, b ; Lê, 1998 ; Tougard, 1998). À cette époque, et jusqu'aux alentours de 10 000 ans, la géographie était différente de celle que l'on connaît aujourd'hui puisque toute cette zone ne formait qu'une seule terre, le plateau continental de Sunda. Les recherches menées depuis la fin du XIX^e s. montrent que les orangs-outans sont de loin les primates les plus abondants dans les sites pléistocènes de cette partie de l'Asie, comme en témoignent les centaines de dents isolées et les quelques fragments de mâchoires répertoriés. Au Viêtname, les témoignages les plus anciens sont datés de 475 000 ans à Tham Kuyen, et les plus récents de 23 000 ans à Nguom Rockshelter (Long et Hoang, 1981 ; Olsen et Ciochon, 1990 ; Cuong, 1985 ; 1992 ; Long *et al.*, 1996 ; Ciochon *et al.*, 1996). Seule la Chine aurait livré des orangs-outans d'espèce indéterminée au Pléistocène inférieur (Han et Xu, 1989 et Jablonski *et al.*, 2000, pour une liste exhaustive des primates catarrhiniens découverts dans le Pléistocène de l'Asie). Néanmoins, les restes squelettiques sont pauvres et ne permettent qu'une analyse partielle des données corporelles (Hooijer, 1960 ; Drawhorn, 1995 a, b).

C'est dans ce contexte qu'il convient de mesurer l'impact de la découverte dans la province de Hoà Binh au Viêtname, en 1997, du premier squelette complet d'un orang-outan adulte (Bacon et Long, 2001). Le squelette de ce spécimen étant quasiment entier, son analyse apporte pour la première fois des informations sur les proportions dents/crâne, sur les proportions corporelles et sur ce qu'a pu être le mode de locomotion de ces orangs-outans fossiles. La description anatomique de ce squelette et sa comparaison avec tous les taxons connus nous permettent de présenter en parallèle un bref bilan des connaissances sur l'évolution de ces grands singes au Pléistocène. Dans une dernière partie, les causes probables de leur extinction sur la zone continentale sont évoquées.

PALÉOGÉOGRAPHIE DE L'ASIE DU SUD-EST AU PLÉISTOCÈNE ET À L'HOLOCÈNE

Les études faites sur l'évolution du niveau marin en Eurasie et particulièrement en Asie du Sud-Est nous indiquent qu'il a toujours été instable en raison de facteurs tectoniques et surtout climatiques (Molengraaff, 1921 ; de Terra, 1943 ; Fairebridge *et al.*, 1961 ; Hopkins, 1967 ; van Heekeren, 1972 ; Chappell, 1974 ; Allen *et al.*, 1977 ; Dunn et Dunn, 1977 ; Farrell et Clark, 1977 ; Chappell et Shackleton, 1986 ; Gibbons et Clunie, 1986 ; Kershawa, 1988 ; Van Der Kaars, 1990 ; Voris, 2000). Les périodes glaciaires et interglaciaires ont eu un impact particulier en Asie du Sud-Est, car les conditions

climatiques de la chaîne himalayenne et du plateau tibétain ont amplifié l'intensité des variations de températures. Outre l'instabilité de la croûte terrestre et les éruptions volcaniques corrélatives, le phénomène glaciaire, par ses conséquences sur l'évolution du niveau marin (eustatisme), a ainsi été un agent extrêmement efficace de la transformation de certains paysages, au point de relier, à différentes reprises, des terres qui jusqu'alors étaient séparées par des bras de mer larges de plusieurs kilomètres. Dans le nord de l'Eurasie, ces terres nouvellement émergées ont formé la Bérिंगie. Au centre et au sud, elles ont formé les plateaux de Sunda et de Sahul. De ces trois entités, Sunda a été géomorphologiquement la région la plus dynamique du Sud-Est asiatique, en apparaissant, à la faveur de cet eustatisme, sous la forme d'un véritable continent ou sous la forme d'un chapelet d'îles (Allen *et al.*, 1977 ; Voris, 2000) (*fig. 1*).

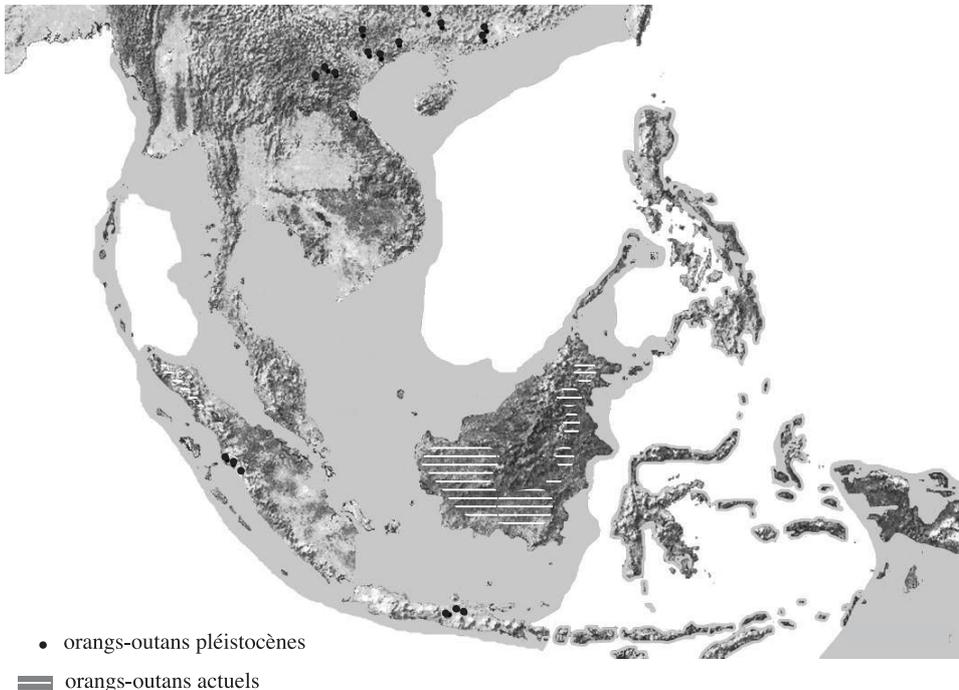


Fig. 1 - Répartition des orang-outans fossiles et actuels sur le plateau continental de Sunda avec une isobathe de -125 m (modifié d'après Demeter, 2000).

Ainsi, la faune mammalienne, l'homme y compris (Demeter, 2000), a pu se déplacer en période de refroidissement sur des terres nouvellement exondées et gagner des îles alors hors d'atteinte. Inversement, en période de réchauffement, ces nouvelles terres ont été immergées par la fonte des glaces, isolant ainsi les populations. Des analyses palynologiques montrent que le refroidissement des températures au cours du Pléistocène

s'est accompagné d'un remplacement progressif des espèces végétales en place par des espèces plus adaptées au froid et à l'aridité (Kershawa, 1988 ; Van Der Kaars, 1990 ; Jablonski *et al.*, 2000) et ceci en direction des régions méridionales. La progression de l'aridité vers le sud nous laisse suggérer que le froid est d'abord apparu dans les régions de hautes latitudes.

Les limites de côtes du plateau de Sunda

C'est à partir de 1945 que l'intérêt des scientifiques s'est porté sur l'étude de l'eustatisme dans la région du Sud-Est asiatique. Déjà en 1921, Molengraaf lançait le débat en précisant que le niveau actuel des mers résultait d'une remontée des eaux d'au moins 73 m. En 1943, de Terra ajoutait que si une limite de 73 m semblait acceptable pour la quatrième glaciation, en ce qui concerne la deuxième, un niveau au moins égal à 125 m devait être envisagé. Depuis, de nombreuses recherches ont confirmé cette limite de 125 m (Fairebridge *et al.*, 1961 ; Farrell et Clarck, 1977 ; Gibbons et Clunie, 1986 ; Voris, 2000). Au Pléistocène supérieur récent, de 45 000 à 35 000 ans, le plateau de Sunda avait la même physionomie qu'aujourd'hui. Entre 35 000 et 18 000 ans, le niveau marin a baissé jusqu'à atteindre, selon certains auteurs (Dunn *et al.*, 1977 ; Gibbons et Clunie, 1986 ; Voris, 2000), moins de 125 m par rapport au niveau actuel. À la fin du Pléistocène supérieur, entre 18 000 et 10 000 ans, la ligne côtière de Sunda ne semble pas avoir beaucoup varié (Gibbons et Clunie, 1986 ; Voris, 2000). Une isobathe située entre 60 et 40 m semblerait marquer la période dès 15 000 ans. À partir de 10 000 ans, de rapides transgressions marines ont amené l'isobathe de Sunda à celle que nous connaissons aujourd'hui. Précisons toutefois que le niveau actuel des mers a été atteint après 5 000 ans (Farrell et Clarck, 1977 ; Gibbons et Clunie, 1986).

Le tableau 1 (modifié d'après H.R. Van Heekeren, 1972) indique pour quatre isobathes données, la superficie du plateau de Sunda. Le premier chiffre proposé, 183 m, correspond à la représentation de Sunda par de Terra en 1943. Avec un niveau aussi bas, l'île de Palawan aurait certainement été reliée à l'actuelle île de Bornéo alors partie de Sunda. Si les limites définies par l'isobathe de 125 m sont correctes, on peut déduire que Sunda couvrait une surface quatre fois supérieure à celle d'aujourd'hui, entre 22 000 et 18 000 ans. En isolant sur une carte bathymétrique les différentes isobathes qui concernent cette étude, à savoir 183 m, 125 m, 73 m et 40 m, il est possible de mettre en évidence les terres qui ont été ou non reliées entre elles (reconstitution faite par Demeter, 2000). Ainsi, nous constatons que les archipels de la Sonde et l'île de Bornéo ont été reliés à la péninsule malaise et au continent eurasiatique dès que l'isobathe d'environ 73 m a été atteinte. Ceci s'est produit à plusieurs reprises vers 110 000 ans et 65 000 ans, entre 30 000 et 18 000 ans, puis entre 14 000 et 11 000 ans (Demeter, 2000). La faune a ainsi pu se déplacer à ces périodes du continent eurasiatique vers les îles de Sumatra, de

Java, de Bali et de Bornéo. L'isobathe 40 m représente l'étendue de Sunda vers 10 000 ans, c'est-à-dire juste avant la dernière remontée des eaux. Avec cette isobathe, l'Asie du Sud-Est aurait représenté une superficie supérieure de 60 % par rapport à la superficie actuelle. C'est au début de l'Holocène vers 10 000 ans, qu'une montée du niveau marin de 120 m provoque l'immersion de Sunda et la scission du continent eurasiatique en deux entités géomorphologiques : continentale et insulaire, celle-ci étant composée notamment des îles de Bornéo, de Java, de Sumatra et de Palawan.

Isobathe en mètres	-183	-125	-40	Actuel
Longueur de côte en % de l'actuel	47	54	62	100
Continent en km²	1 850 000	1 725 000	1 600 000	990 000
Continent en % de l'actuel	187	174	162	100

Tabl. 1 - Isobathes, longueurs de côte et superficies de Sunda (d'après van Heerkeren, 1972).

LA SYSTÉMATIQUE DES ORANGS-OUTANS DU PLÉISTOCÈNE

L'analyse du matériel mis au jour dans les gisements de Chine, de Sumatra et du Viêtnam, a permis de définir six sous-espèces de *Pongo pygmaeus* et une nouvelle espèce *Pongo hooijeri*. En 1948, Hooijer décrit deux premières sous-espèces, *P. p. palaeosumatrensis* à partir du matériel récolté sur le site de Padang à Sumatra, et *P. p. weidenreichi* à partir du matériel provenant de plusieurs sites du sud de la Chine. Son interprétation de la systématique repose sur les dimensions des dents. Il différencie ces deux sous-espèces au moyen de l'estimation de la surface de la couronne (longueur mésio-distale x largeur bucco-linguale). Plus tard, en 1994, Schwartz et ses collaborateurs entreprennent l'étude des dents de *Pongo pygmaeus* extraites des sites vietnamiens. Sur la base des mêmes critères que ceux proposés par Hooijer (1948), ils mettent en évidence quatre morphotypes dans quatre sites différents et définissent ces sous-espèces, *P. p. ciochoni* (Lan Trang), *P. p. devosi* (Hang Hum), *P. p. fromageti* (Tham Om) et *P. p. kahlkei* (Tham Khuyen) (Schwartz *et al.*, 1995). Ils créent également une nouvelle espèce *P. hooijeri* (Tham Khuyen) qui se distingue de *P. pygmaeus* par l'absence de crénulations et de stries sur la surface occlusale des molaires et des prémolaires supérieures, ainsi qu'au niveau des bassins des prémolaires inférieures (Schwartz *et al.*, 1995, p. 17). *Langsonia*, le nouveau genre d'Hominoïde défini dans ce même site, à Tham Khuyen, est pauvrement connu.

La reconnaissance de ces six sous-espèces reste toutefois sujette à discussion. Qu'il s'agisse des travaux de Hooijer (1948) ou bien plus tard de ceux de Schwartz *et al.* (1995), on peut en effet émettre quelques réserves sur la validité de ces taxons. Premièrement, en tenant compte uniquement de la morphologie dentaire, il est impossible de distinguer les orangs-outans pléistocènes des actuels, ces deux groupes montrant une

variabilité comparable (Hooijer, 1948 ; Swindler, 1976 ; Swindler et Olshan, 1988 ; Swarts, 1988 ; Bacon et Vu The Long, 2001). Cette variabilité concerne surtout le degré de développement du cingulum sur la face linguale des incisives et des canines, la présence ou non de crêtes médiales et de crêtes marginales sur les incisives, l'intensité du nombre de crénulations sur la surface occlusale des prémolaires et des molaires, le développement des cuspidés sur les molaires ainsi que leur nombre sur les troisièmes molaires. Les prémolaires montrent particulièrement une grande variabilité. Les P3 présentent une forte variation de la taille relative du talonide et du trigonide ainsi qu'une variation appréciable dans le prolongement mésial du cingulum lingual. Les P4 sont également très variables au niveau de la taille des deux bassins, mais aussi au niveau de la distance entre les deux cuspidés principales, celles-ci pouvant être éloignées ou fortement rapprochées. Nous confirmons qu'il est de plus difficile de reconnaître avec certitude une M1 d'une M2, ou d'une M3 sur le seul critère morphologique, même en tenant compte des facettes de contact. Celles-ci sont en effet peu marquées chez certains individus, particulièrement les subadultes. Quant au schéma dentaire (M1<M2>M3), il est fréquent mais pas unique puisque d'autres combinaisons ont également été notées chez *P. p. pygmaeus* et *P. p. abelii* (Schwartz *et al.*, 1995 ; Groesbeek, 1996 ; Uchida, 1998).

Schwartz *et al.* (1995) utilisent la surface de la couronne des différentes classes de dents pour distinguer les quatre sous-espèces vietnamiennes, sans faire cependant de distinction entre M1, M2 et M3 comme l'avait fait Hooijer (1948). Les moyennes calculées dépendent cependant fortement de la taille des échantillons, très inégale pour chaque site. Si l'on tient compte des dimensions mésio-distales et bucco-linguales des molaires présentées sous la forme de graphiques bivariés (*fig. 2 et 3*), on remarque que les nuages de points de tous les taxons se recoupent. Les deux graphiques montrent cependant des différences entre les molaires inférieures et supérieures. Pour les molaires supérieures, la variabilité des orangs-outans actuels recouvre en partie seulement celle des formes pléistocènes. Ainsi, *P. p. ciochoni* et *P. hooijeri* ont des molaires supérieures bien plus grandes que celles des plus grands mâles actuels de notre échantillon. Pour les molaires inférieures, la variabilité des actuels englobe celle des taxons pléistocènes. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que chez les actuels la différence de taille entre les trois molaires inférieures d'un même individu est plus prononcée que celle des trois molaires supérieures. La M2 des individus peut être en particulier bien plus grande que la M1 ou la M3. On remarque également que la variabilité de *P. p. pygmaeus* est supérieure à celle de *P. p. abelii*, ce qui laisse suggérer une plus grande hétérogénéité des formes de Bornéo. Ceci rejoint les résultats des études crâniennes qui mettent en évidence la nécessité d'une approche populationnelle, plutôt que sous-spécifique (Courtenay *et al.*, 1988 ; Groves *et al.*, 1992 ; Uchida, 1992 ; 1998 ; Braga, 1995 ; Prat, 2000). Les différences observées entre toutes les formes pléistocènes ne justifient donc pas une distinction taxinomique de rang sous-spécifique.

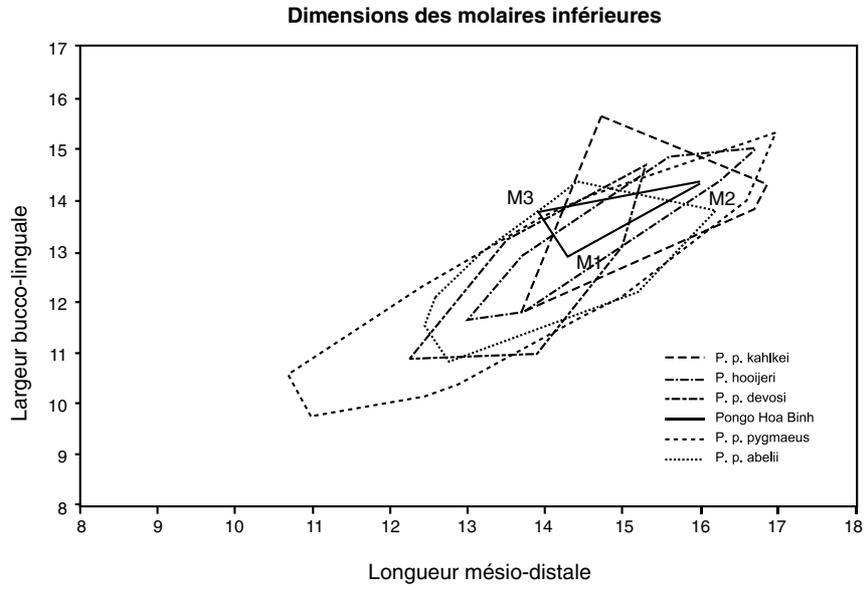


Fig. 2 - Graphique bivarié de la longueur mésio-distale et de la largeur bucco-linguale des molaires inférieures.

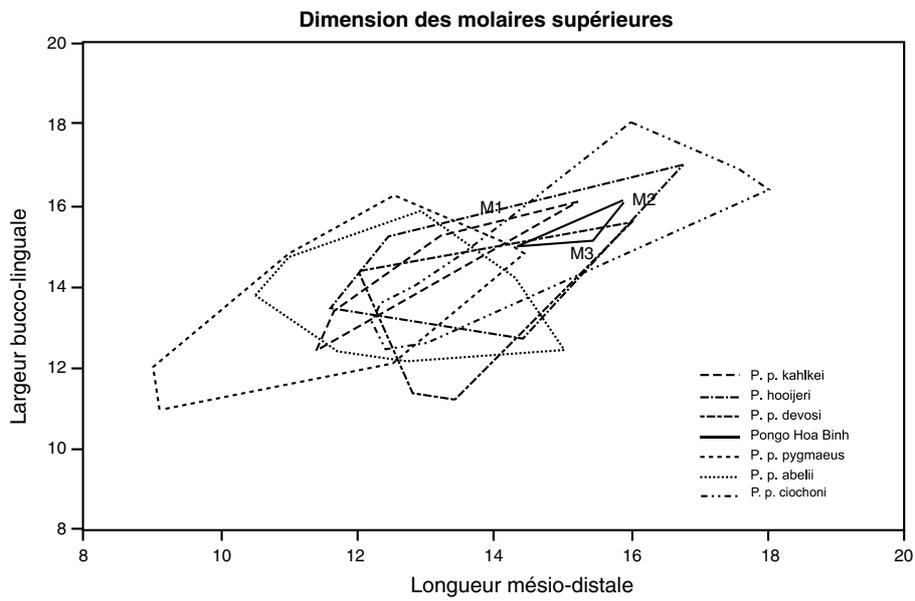


Fig. 3 - Graphique bivarié de la longueur mésio-distale et de la largeur bucco-linguale des molaires supérieures.

L'ORANG-OUTAN DE HOÀ BINH

Les caractéristiques dentaires

La comparaison du nouvel orang-outan de Hoà Binh avec tous les taxons connus a renforcé ces observations : sa morphologie dentaire entre dans la variabilité de l'espèce *P. pygmaeus* (présente ou passée), tandis que ses proportions dentaires (hormis celles des canines) sont proches de celles des taxons pléistocènes (Bacon et Long, 2001). Les canines de petite taille portent un cingulum bien développé sur la face linguale comme chez les femelles des populations actuelles (Hooijer, 1948 ; Swindler et Olshan, 1988).

Avec uniquement le matériel dentaire comme critère de comparaison, il apparaît difficile de rapprocher l'individu de Hoà Binh de l'une des six sous-espèces définies pour le Pléistocène. Seules deux caractéristiques permettent d'avancer une ressemblance avec *P. p. palaeosumatrensis* et *P. p. ciochoni* : l'absence de tubercule lingual sur les incisives centrales supérieures, observée chez *P. p. ciochoni* par Schwartz *et al.* (1995) et chez *P. p. palaeosumatrensis* par Hooijer (1948), et des surfaces dentaires de grandeur proche (Hooijer, 1948 ; Schwartz *et al.*, 1995 ; Bacon et Long, 2001) (*tabl. 2*). Les dimensions des molaires supérieures se confondent avec celles de *P. p. ciochoni* et *P. hooijeri*, mais restent en dehors de celles des formes actuelles (*fig. 2 et 3*). Les dimensions des molaires inférieures chevauchent celles de tous les autres taxons. On retrouve ici avec l'individu de Hoà Binh ce que l'on observe chez les actuels, à savoir que la différence de taille entre les trois molaires inférieures est nettement plus grande que celle qui existe entre les trois molaires supérieures.

Le crâne

Plusieurs auteurs ont mis en évidence sur les crânes de *P. p. pygmaeus* et de *P. p. abelii* des différences morphologiques qui permettraient de les distinguer (Van Bemmelen, 1968 ; Jacobshagen, 1979 ; Groves, 1986 ; Röhrer-Ertl, 1988 ; Braga, 1995 ; Uchida, 1992 ; 1998) (*tabl. 3*). Les observations que nous avons faites sur les crânes de ces deux sous-espèces nous amènent cependant à réviser en partie ces données. En effet, chaque sous-espèce présente une grande variabilité surtout au niveau de la forme et du profil de la face, de la morphologie de la suture zygomatoco-maxillaire, de la longueur et de la forme de la boîte crânienne ainsi que de la hauteur du plan nuchal, autant de caractères qui discriminent mal les deux sous-espèces. Courtenay et collaborateurs (1988) ont montré par ailleurs que le prognathisme des formes de Bornéo n'était qu'apparent.

Chez les orangs-outans actuels, les mesures crâniennes ont permis de montrer que les deux populations de Bornéo (Sud-Ouest Kalimantan et Nord-Ouest Kalimantan), séparées par la rivière Kapuas, présentaient plus de différences entre elles qu'il n'en existe entre les formes de Sumatra et de Bornéo (Courtenay *et al.*, 1988 ;

	<i>P. p.</i> <i>pygmaeus</i>	<i>P. p.</i> <i>abelii</i>	<i>Pongode</i> <i>Hoa Binh</i>	<i>P. p.</i> <i>palaeosumatrensis</i>	<i>P. p.</i> <i>ciochoni</i>	<i>P. p.</i> <i>devosi</i>	<i>P. p.</i> <i>kalkhei</i>	<i>Pongode</i> <i>Nguom</i>	<i>Pongode</i> <i>Keo Leng</i>	<i>P. hooijeri</i>
I1	116,1 (10)	183,5 (5)	220,6	197,8 (17)	195,8 (3)	-	-	-	-	-
I2	77 (15)	65,5 (6)	94,3	91,4 (28)	61,6 (2)	-	-	-	-	-
C	177,6 (18)	194,1 (6)	196,7	213,8 (44)	-	-	275,8 (2)	-	-	174,8 (3)
P3	121,6 (21)	123,1 (9)	175,1	147,3 (164)	159,1 (4)	148,7 (3)	-	-	162,9	140 (3)
P4	118,8 (21)	115,6 (9)	174	138,1 (257)	164,1 (8)	143,8 (4)	-	-	156,4	144,6 (2)
M1/M2/M3	155,4 (61)	171,8 (26)	234,1	183 *	222 *	172,6 (7)	188,9 (6)	-	181	241,1 (11)
I1	83,5 (12)	84,9 (5)	107,6	101,2 (9)	-	-	77,4 (3)	91,8	-	-
I2	84,3(13)	89,6 (5)	114,1	106,8 (96)	-	91,8 (2)	-	88,9	-	-
C	127,9 (16)	162,6 (6)	146,1	180,7 (76)	-	-	-	184,7	-	172,2 (3)
P3	138,1 (21)	132,5 (9)	150,6	170,2 *	154,9 (17)	139,5 (5)	-	139,6	-	168,9 (15)
P4	117,7 (20)	115,8 (8)	147,3	151,4 *	161 (18)	145,7 (11)	-	-	-	-
M1/M2/M3	158,9 (61)	171,5 (25)	201,5	193 *	228 *	165,3 (19)	234,3 (4)	-	-	225,4 (5)

Tabl. 2 - Moyennes de la surface de la couronne (longueur méso-distale x largeur bucco-linguale) pour les orangs-outans actuels et fossiles. Les chiffres entre parenthèses représentent l'effectif pour chaque échantillon. Toutes ces moyennes ont été calculées par les auteurs sauf celles suivies d'un astérisque, estimées d'après les travaux de Schwartz et al. (1995).

Caractères	<i>P. p. pygmaeus</i>	<i>P. p. abelii</i>	Specimen de Hoà Binh
* Forme de la face (1)	large	longue et plate	longue
Prognathisme alvéolaire (2)	marqué (mâles)	moins marqué (mâles)	marqué
Région interorbitaire (2)	plus proéminente	moins proéminente	moins proéminente
* Boîte crânienne (3)	longue	courte	longue
* Surface nuchale (3)	courte	longue	longue
* Profil de la face (4)	concave	"droite et oblique"	concave
Orientation des dents antérieures (4)	labiale	vers l'avant	droite
Région zygomatique (4)	concave	convexe	concave
* Suture zygomatico-maxillaire (4)	en "S"	diagonale et symétrique	diagonale
Ouverture piriforme (4)	triangulaire	pas complètement arrondie	pas complètement arrondie
Séquence dentaire (5)	M1=M2>M3	M1>M2>M3	M1<M2>M3
Indice intermembral (6)	139,6 (128,5-144,2)	141,1 (137,1-144,2)	143
Indice huméro-fémoral (6)	131,2 (123,7-135,7)	132 (124,8-140,4)	131
Indice brachial (6)	99,7 (93,4-103,4)	98 (92,6-101,1)	103
Indice crural (6)	87,7 (83,3-94,5)	85,3 (80,6-89,4)	86

Tabl. 3 - Description des caractères crâniens chez les deux sous-espèces actuelles d'orangs-outans (*P. p. pygmaeus* et *P. p. abelii*) et chez l'orang-outan de Hoà Binh : (1) Van Bemmel, 1968 ; (2) Jacobsstagen, 1979 ; (3) Groves, 1986 ; (4) Röhrer-Ertl, 1988 ; (5) Uchida, 1998 ; (6) Bacon et Vu The Long, 2001 ; (*) caractères montrant une forte variabilité ; Indice intermembral = longueur de l'humérus + longueur du radius / longueur du fémur + longueur du tibia x 100 ; Indice brachial = longueur du radius / longueur de l'humérus x 100 ; Indice huméro-fémoral = longueur de l'humérus/longueur du fémur x 100 ; Indice crural = longueur du tibia / longueur du fémur x 100. Toutes les mesures des indices ont été prises par les auteurs.

Groves *et al.*, 1992). Ceci est particulièrement significatif chez les mâles, tandis que les mesures prises chez les femelles sont moins concluantes. Les différences les plus marquées chez les mâles sont la hauteur de la face, la largeur biorbitaire et la longueur basale du crâne. Globalement, les spécimens de Sumatra se situent entre les formes les plus petites de Bornéo (nord-ouest) et les formes les plus grandes (sud-ouest) (Courtenay *et al.*, 1988). Il est clair que la systématique usuelle ne reflète pas ce que « dit » la variabilité et qu'il est difficile actuellement d'y voir clair.

Si l'on s'en tient aux caractères discriminants énoncés par ces auteurs, le crâne de l'orang-outan de Hoà Binh présente un mélange de caractères présents à la fois chez *P. p. pygmaeus* (le prognathisme marqué, l'implantation verticale des incisives inférieures, le profil concave de la face et la boîte crânienne plutôt longue) et chez *P. p. abelii* (la face longue, la région interorbitaire peu proéminente, le plan nuchal long). Ainsi, comme ce qui a été dit pour les caractéristiques dentaires, la morphologie et les dimensions crâniennes du spécimen de Hoà Binh entrent dans la variabilité globale de l'espèce actuelle, sans que l'on puisse dire pour l'instant de quelle sous-espèce il se rapproche le plus.

Les mesures prises sur l'individu de Hoà Binh montrent que le crâne est de même taille que ceux des mâles des deux populations actuelles avec toutefois des proportions différentes puisque la mâchoire est plus grande par rapport à l'ensemble du crâne.

Les proportions corporelles

Les orangs-outans du Pléistocène n'étant connus que par des dents, les auteurs se sont posé la question de la taille du corps. Compte tenu de la taille des dents, étaient-ils plus grands que les orangs-outans actuels ou étaient-ils de taille voisine ? (Hooijer, 1948 ; MacKinnon, 1973 ; Smith et Pilbeam, 1980 ; Drawhorn, 1983 ; Groves, 1986). Pour Smith et Pilbeam (1980), par exemple, une plus grande taille du corps chez les populations pléistocènes aurait une incidence directe sur le mode locomoteur, les obligeant à adopter plus fréquemment des déplacements et des activités au sol. Pour d'autres auteurs, comme Groves (1986), la présence de dents de plus grande taille ne signifie aucunement que le corps soit aussi plus imposant.

Cette question peut aujourd'hui être abordée concrètement grâce au squelette complet de l'orang-outan trouvé à Hoà Binh. Comparées aux proportions des membres des orangs-outans actuels (Aiello, 1981 ; Jungers, 1985 ; Groves, 1986 ; Morbeck et Zilhman, 1988), celles du spécimen de Hoà Binh sont proches (*tabl. 3*) (Bacon et Long, 2001 et erratum en préparation). Rien ici ne permet de rejeter en tout cas l'hypothèse d'une locomotion arboricole pour cet orang-outan du Pléistocène.

DISPARITION DES POPULATIONS D'ORANGS-OUTANS SUR LE CONTINENT ET SUR L'ÎLE DE JAVA

Si, à la fin du Pléistocène, une hausse du niveau marin permet d'expliquer la séparation des orangs-outans en populations insulaires et continentales, comment expliquer qu'ils aient disparu du continent et survécu uniquement sur les deux plus grandes îles de l'archipel indonésien, Bornéo et Sumatra ? Une autre conséquence des variations climatiques en Asie fut une profonde modification de la distribution des zones subtropicales et tropicales (Winkler et Wang, 1993). Ces zones ont reculé à la fois vers l'est et vers le sud, de telle façon qu'au Pléistocène supérieur, la Chine s'est retrouvée dépourvue de ses contrées tropicales. Il a été montré récemment que le déplacement de populations humaines peut être corrélé à un milieu lui-même changeant (Demeter, 2000) : des populations arrivées dans le nord de l'Asie extrême-orientale, au cours du Pléistocène supérieur, auraient longé la côte eurasiatique en direction du sud à mesure que le froid s'installait dans les hautes latitudes. Ces profonds bouleversements climatiques et environnementaux ont également influencé au cours du Pléistocène la répartition des grands mammifères et des primates, mais de manière sélective (Ferguson, 1993 ; Jablonski *et al.*, 2000). En ce qui concerne les primates, les réponses adaptatives à ces modifications de l'environnement ont été multiples. Alors que *Macaca* et *Hylobates* ont une répartition peu modifiée au cours du Pléistocène, *Pongo* plus vulnérable présente une répartition qui ne cesse de se déplacer vers le sud (Pan et Jablonski, 1987 ; Jablonski, 1998). D'autres primates, comme *Rhinopithecus*, montrent au contraire une expansion de leurs territoires vers le nord, colonisant aussi bien les zones tempérées, que subtropicales et tropicales (Jablonski, 1993). Les orangs-outans présents sur le continent ont fort probablement disparu au cours de l'Holocène (Harcourt et Schwartz, 2001). Seules ont subsisté les populations des deux grandes îles, Sumatra et Bornéo. Notons que l'insularité de Java s'est également accompagnée d'une extinction de ses populations d'orang-outans.

À côté de ces bouleversements climatiques à grande échelle, la présence de l'homme est supposée avoir eu un impact non négligeable sur la disparition de certaines populations d'orang-outans. Il a en effet été trouvé dans des grottes de Sarawak et de Sabah, deux enclaves malaises sur l'île de Bornéo, de nombreux restes d'orang-outans qui ont pu être les proies de chasseurs (Hooijer, 1960). La vulnérabilité de ces grands singes, relativement faciles à tuer car se déplaçant lentement, aurait donc été un facteur important de réduction de leur effectif voire de leur disparition, mais cela reste toutefois très localisé. L'intervention de l'homme ne peut en effet expliquer la disparition de ce primate sur le continent et on peut se demander en quoi les orangs-outans seraient plus fragiles que les autres primates.

Delgado et Van Shaik (2000) dressent l'inventaire des particularités anatomiques et physiologiques qui peuvent remettre en question la survie de cette espèce sous certaines conditions (climatique, environnemental ou anthropique). La liste est longue et il est difficile de dire lequel de ces paramètres est le plus influent : une durée de gestation assez longue et une première gestation tardive, un intervalle de temps entre les naissances très long puisqu'il peut atteindre huit années, la nécessité d'une nourriture abondante et énergétique, un régime alimentaire composé principalement de fruits et de jeunes feuilles. Pour Jablonski et collaborateurs (2000), ce serait aussi la combinaison d'un poids du corps élevé avec un cerveau volumineux, deux caractéristiques nécessitant une nourriture abondante et énergétique, qui fait que les orangs-outans ne pourraient survivre dans une forêt où l'alternance de saisons trop contrastées prédominerait. En effet, si les ressources en fruits deviennent rares ou trop espacées, compte-tenu du vaste territoire de ces grands singes, les animaux ne peuvent maintenir leur poids corporel. La première reproduction des femelles s'en trouvant retardée, la survie de l'espèce est menacée.

Pour Harcourt et Schwartz (2001), les paramètres évoqués ci-dessus ne seraient cependant pas les principaux responsables de la fragilité des orangs-outans. À partir d'une étude statistique, ils avancent d'autres paramètres comme une faible densité de population, la nécessité de parcourir une grande superficie pour la recherche de la nourriture ou encore une localisation des populations au niveau des basses latitudes, proches de l'Équateur. Quoi qu'il en soit, ce qui ressort de l'ensemble de ces analyses est qu'une forte spécialisation, alimentaire ou autre, est supposée être la cause d'un manque de plasticité adaptative, sous certaines conditions climatiques et environnementales.

CONCLUSION

L'orang-outan de Hoà Binh se présente comme un individu aux mâchoires robustes (Bacon et Vu The Long, 2001). Par ses caractéristiques dentaires et crâniennes, il reste plus proche des formes anciennes que des formes actuelles, sans que l'on puisse cependant trouver une affinité convaincante avec aucun des taxons du Pléistocène.

BIBLIOGRAPHIE

- AIELLO (L.C.) 1981, Locomotion in the Miocene Hominoidea, in C.B. Stringer (ed.), *Aspects of human evolution*, Taylor and Francis, London, p. 63-98.
- ALLEN (J.), GOLSON (J.), JONES (R.) 1977, Sunda and Sahul, Prehistoric Studies, in *Southeast Asia, Melanesia and Australia*, Academic Press, London.
- BACON (A.-M.), LONG (V.T.) 2001, The first discovery of a complete skeleton of a fossil orang-utan in a cave of the Hoa Binh Province, Vietnam, *J. Hum. Evol.* 41, 3: 227-241.
- BRAGA (J.) 1995, *Définition de certains caractères discrets crâniens chez Pongo, Gorilla et Pan, perspectives taxonomiques et phylogénétiques*, Thèse de Doctorat de l'Université de Bordeaux 1.
- CHAPPELL (J.) 1974, Late Quaternary glacio- and hydro-isostasy, on a layered earth. *Quaternary Research* 4.
- CHAPPELL (J.), SHACKLETON (N.) 1986, Oxygen isotopes and sea level, *Nature* 324: 137-140.
- CIOCHON (R.), LONG (V.T.), LARICK (R.), GONZALEZ (L.), GRÜN (R.), DE VOS (J.), YONGE (C.), TAYLOR (L.), YOSHIDA (H.), REAGAN (M.) 1996, Dated co-occurrence of *Homo erectus* and *Gigantopithecus* from Tham Khuyen Cave, Vietnam, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 3016-3020.
- COURTENAY (J.), GROVES (C.P.), ANDREWS (P.) 1988, Inter- or intra-island variation? An assesment of the differences between Bornean and Sumatran orang-utans, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 19-29.
- CUONG (N.L.) 1985, Fossile Menschenfunde aus Nord Viêtnam, in J. Herrmann, H. Ullrich (eds), *Menschwerdung-Biotischer und gesellschaftlicher Entwicklungsprozess*, Akademie-Verlag, Berlin, p. 96-102.
- CUONG (N.L.) 1992, A reconsideration of the chronology of hominid fossils in Vietnam. in T. Akazawa, K. Aoki & T. Kimura (eds), *The evolution and dispersal of modern humans in Asia*, Hokusen-Sha, Tokyo, p. 321-335.
- DELGADO (R.A.), VAN SHAIK (C.P.) 2000, The behavioral Ecology and Conservation of the Orangutan (*Pongo pygmaeus*): A Tale of Two Islands, *Evolutionary Anthropology*, p. 201-218.
- DEMETER F. 2000, *Histoire du peuplement humain de l'Asie extrême-orientale depuis le Pléistocène supérieur récent*, Thèse de doctorat, Université de Paris I Panthéon-Sorbonne, Paris.
- DE TERRA (H.) 1943, Geology and climate as factors of human evolution in Asia, *Studies in Physical Anthropology I-Early Man in Far East, Amer. Assoc. Phys. Anthr.*, 715 p.
- DE VOS (J.) 1983, The *Pongo* faunas from Java and Sumatra and their significance for biostratigraphical and paleo-ecological interpretations, *Proc. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschapp (B)* 86: 417-425.
- DRAWHORN (G.M.) 1983, The evolution of *Pongo*: Impact on models of Miocene Hominoid Evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.* 60: 190.
- DRAWHORN (G.M.) 1995a, *The systematics and Paleodemography of fossil Orangutans (Genus Pongo)*, Ph. D. Dissertation, University of California, Davis.

- DRAWHORN (G.M.) 1995b, Diversity and demography of fossil *Pongo*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, suppl. 20: 85.
- DUBOIS (E.) 1891, Palaeontologische onderzoekingen op Java, *Verslag van het mijnwezen 3^e/4^e Kwartaal*, p. 12-15.
- DUNN (F.L.), DUNN (F.D.) 1977, Maritime adaptations and exploitation of marine resources in Sundaic Southeast Asian prehistory, *Modern Quaternary Research in Southeast Asia* 3, 1-28: 243-272.
- FAIREBRIDGE (R.W.) 1961, Eustatic changes in sea level, *Physics Chem. Earth* 4: 99-185.
- FARRELL (W.E.), CLARCK (J.A.) 1976, On postglacial sea level, *Geophysical J. Roy. Astron. Soc.* 46: 647-667.
- FERGUSON (D.K.) 1993, The impact of late Cenozoic environmental changes in East Asia on the distribution of terrestrial plants and animals, in N.G. Jablonski (ed.), *Evolving landscapes and evolving biotas of East Asia since the mid-Tertiary*, Center of Asian studies, University of Hong Kong, Hong Kong, p. 145-196.
- FROMAGET (J.) 1938, La stratigraphie des dépôts préhistoriques de Tam Hang (chaîne annamitique septentrionale) et ses difficultés, *The Proceedings of the third Congress of prehistorians of the far East*, Singapore, p. 60-70.
- GIBBONS (J.R.), CLUNIE (F.G.A.U.) 1986, Sea levels changes and Pacific Prehistory, *Journal of Pacific History* 21: 58-82.
- GROESBEEK (B.J.) 1996, The serial position of the Trinil upper molars, *Anthropol. Sci.* 104, 2: 107-130.
- GROVES (C.P.) 1986, Systematics of the great apes, *Comparative primate biology*, vol. I: *Systematics, Evolution and Anatomy*, p. 187-217.
- GROVES (C.P.), WESTWOOD (C.), SHEA (B.T.) 1992, Unfinished business: Mahalanobis and a clockwork orang, *J. Hum. Evol.* 22: 327-340.
- GU (Y.M.), HUANG (W.P.), SONG (F.Y.), GUO (X.F.), CHIEN (D.Y.) 1987, The study of some fossil orang-utan teeth from Guangdong and Guangxi, *Acta Anthropol. Sinica* 6: 272-283.
- HAN (D.), XU (C.) 1989, Quaternary mammalian faunas in South China, in R. Wu, X. Wu, S. Zhang (eds), *Early Humankind in China*, Science Press, Beijing, p. 338-391.
- HARTCOURT (A.H.), SCHWARTZ (M.W.) 2001, Primate evolution: a biology of Holocene extinction and survival on the Southeast Asian Sunda shelf islands, *Am. J. Phys. Anthropol.* 114: 4-17.
- HOOIJER (D.A.) 1948, Prehistoric teeth of man and the orangutan from central Sumatra, with notes on the fossil orang-utan from Java and southern China. *Zool. Meded. Leiden* 29: 175-301.
- HOOIJER (D.A.) 1960, The orang-utan in Niah Cave Prehistory, *Sarawak Mus. J.* 9 (15, 16): 408-421.
- HOOIJER (D.A.) 1975, Quaternary mammals west and east of Wallace's line, in G.J. Bartsra, W.A. Casparie (eds), *Modern Quaternary research in Southeast Asia*, Vol. 2, A.A. Balkema, Rotterdam, p. 37-51.
- HOPKINS (D.M.) 1967, *The Bering land bridge, The Cenozoic history of Beringia – A synthesis*, Stanford, p. 451-48.
- JABLONSKI (N.G.) 1993, Quaternary environments and evolution of primates in East Asia, with notes on two new specimens of fossil Cercopithecidae from China, *Folia primatol.* 60: 118-132.
- JABLONSKI (N.G.) 1998, The Response of Catarrhine Primates to Pleistocene

- Environmental Fluctuations in east Asia, *Primates* 39, 1: 29-37.
- JABLONSKI (N.G.), WHITFORT (M.J.), ROBERTS-SMITH (N.), QINQI (X.) 2000, The influence of life history and diet on the distribution of catarrhine primates during the Pleistocene in eastern Asia, *J. Hum. Evol.* 39: 131-157.
- JACOBSHAGEN (B.) 1979, Morphometrics studies in the taxonomy of the orang-utan (*Pongo pygmaeus*, L. 1760), *Folia Primatologica* 32: 29-34.
- JUNGERS (W.L.) 1985, Body size and scaling of limb proportions in primates, in W.L. Jungers (ed.), *Size and scaling in primate biology*, Plenum press, New York, p. 146-169.
- KAHLKE (H.D.) 1972, A review of the Pleistocene history of the orang-utan (*Pongo*, Lacépède 1799), *Asian Perspectives* 15: 5-16.
- KERSHAWA (P.) 1988, Australasia, Vegetation History, in B. Huntley, T. Webb (eds), Kluwer Academic Publishers, London, p. 237-306.
- LÊ (H.-M.) 1998, *Étude des restes dentaires d'hominoïdes (essentiellement orang-outan) du quaternaire du Viêt Nam et du Laos*, Collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Mémoire de maîtrise, MNHN, Paris, 27 p.
- LONG (V.T.), HOANG (V.D.) 1981, Zoological species belonging to the Pleistocene and the geochronology of sediments containing them in caves and grottos in northern Vietnam, *Kha Co Hoc* 1: 16-19.
- LONG (V.T.), DE VOS (J.), CIOCHON (R.L.) 1996, The fossil mammal fauna of the lang Trang caves, Vietnam, compared with Southeast Asian fossil and recent mammal faunas: the geographical implications, *Indo-Pac. Preh. Ass. Bull.* 14: 119-128.
- MACKINNON (J.) 1973, Orang-utans in Sumatra, *Oryx* 12: 234-242.
- MOLENGRAAFF (G.A.F.) 1921, Modern deep-sea research in the East Indian archipelago, *Geogr. J.* 57: 95-12.
- MORBECK (M.E.), ZIHLMAN (A.L.) 1988, Body composition and limb proportions, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 285-298.
- OLSEN (J.W.), CIOCHON (R.L.) 1990, A review of evidence for postulated Middle Pleistocene occupations in Viet Nam, *J. Hum. Evol.* 19: 761-788.
- PAN (Y.), JABLONSKI (N.G.) 1987, Age and geographical distribution of fossil cercopithecids in China, *Human Evolution* 2: 59-69.
- PEI (W.C.) 1935, Fossil mammals from the Kwangsi caves, *Bull. Geol. Soc. China* 14: 413-425.
- PRAT (S.) 2000, *Taxinomie des hominidés plio-pléistocènes*, Thèse de Doctorat de l'Université de Bordeaux 1.
- RÖHRER-ERTL (O.) 1988, Research history, nomenclature, and taxonomy of the orang-utan, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 7-18.
- SCHWARTZ (J.H.), LONG (V.T.), CUONG (N.L.), KHA (L.T.), TATTERSALL (I.) 1994, A diverse hominoid fauna from the late Middle Pleistocene breccia cave of Tham Khuyen, Socialist Republic of Vietnam, *Anthrop. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 74: 1-11.
- SCHWARTZ (J.H.), LONG (V.T.), CUONG (N.L.), KHA (L.T.), TATTERSALL (I.) 1995, A review of the pleistocene hominoid fauna of the socialist republic of Vietnam (excluding Hylobatidae), *Anthrop. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 76: 1-24.

- SMITH (R.J.), PILBEAM (D.R.) 1980, Evolution of the orang-utan, *Nature* 284: 447-448.
- SWARTS (J.D.) 1988, Deciduous dentition: implications for hominoid phylogeny, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 263-270.
- SWINDLER (D.R.) 1976, *Dentition of living primates*, Academic Press, New York.
- SWINDLER (D.R.), OLSHAN (A.F.) 1988, Comparative and evolutionary aspects of the permanent dentition, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 271-282.
- TOUGARD (C.) 1998, *Les faunes de grands mammifères du Pléistocène moyen terminal de Thaïlande dans leur cadre phylogénétique, paléoécologique et biochronologique*, Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier 2.
- UCHIDA (A.) 1992, *Intra-species variation among the great apes: implications for taxonomy of fossil hominoids*, Ph. D. Dissertation, Harvard University.
- UCHIDA (A.) 1998, Variation in tooth morphology of *Pongo pygmaeus*, *J. Hum. Evol.* 34: 71-79.
- VAN BEMMEL (A.C.V.) 1968, Contribution to the knowledge of the geographical races of *Pongo pygmaeus* (Hoppius), *Bijdr. Dierk.* 38: 13-15.
- VAN DER KAARS (W.A.) 1990, *Late Quaternary Vegetation and Climate of Australia as reflected by the palynology of Eastern Indonesian deep sea piston-cores*, Ph. D. thesis, University of Amsterdam.
- VAN HEEKEREN (H.R.) 1972, *The Stone age of Indonesia*, Verhandelingen Van Het Kononklijk Instituut Voor Taal, Land End Volkenkunde, Martinus Nijhoff, The Hague, 290 p.
- VON KOENIGSWALD (G.H.R.) 1940, Neue *Pithecanthropus*-Funde 1936-1938, Eine Beitrage zur Kenntnis Praehominiden, *Wet. Med. Dienst. Mijnb. Ned. Ind.* 28: 1-232.
- VORIS (H. K.) 2000, Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river system and time duration, *Journal of Biogeography* 27: 1153-1167.
- WALTERS (I.), LONG (V.T.), CUONG (N.L.), OXENHAM (M.) 1998, Pleistocene Hominoid dental variation in Vietnam, *Bulletin of the Indo-Pacific prehistory association* 17: 93-99.
- WINKLER (L.A.), CONROY (G.C.), VANNIER (M.W.) 1988, Sexual dimorphism in exocranial and endocranial dimensions, in J.H. Schwartz (ed.), *Orang-utan biology*, Oxford University Press, New York, p. 225-232.
- WINKLER (M.G.), WANG (P.K.) 1993, The Late-Quaternary vegetation and climate of China, in H.E. Jr. Wright, J.E. Kutzbach, T. Webb, W.F. Ruddiman, F.A. Street-Perrott, P.J. Bartlein (eds), *Global climates since the last glacial maximum*, University of Minnesota Press, p. 221-261.