

ETAT DE L'ART SUR LE SAKI SATAN



Sommaire

Contexte de réalisation de cette étude.....	4
I) Présentation de l'espèce.....	5
1) Classification.....	5
2) Biologie et Ecologie.....	6
2.1) Description.....	6
2.2) Distribution géographique.....	7
2.3) Habitat.....	8
2.4) Reproduction et développement.....	8
2.5) Régime alimentaire.....	9
2.6) Ecologie de l'espèce.....	13
2.7) Ethologie.....	15
II) Situation de l'espèce.....	18
1) Menaces sur son aire de distribution.....	18
2) Les populations guyanaises.....	20
2.1) Statut de l'espèce en Guyane.....	20
2.2) Les enquêtes sociologiques.....	21
3) Explication de la répartition actuelle.....	23
Bibliographie.....	25

Contexte de réalisation de cette étude

Le saki satan est un primate présent sur le plateau des Guyanes mais méconnu sur l'ensemble de son aire de répartition. C'est particulièrement en Guyane française où aucune étude n'a encore été conduite sur ce singe, dont l'observation est le plus souvent due au hasard. C'est notamment sa localisation sur le territoire qui est soumise à interrogation car l'espèce ne semble présente que sur le sud de la collectivité territoriale, dans l'enceinte du Parc amazonien (Vié, 2013). La récente scission en différents taxons de *Chiropotes satanas* a limité plus encore les données collectées sur l'espèce des Guyanes, excluant ainsi les recherches réalisées au Venezuela et au Brésil sur les populations du sud de l'Amazone et de l'Ouest du rio Branco.

Il existe ainsi une certaine responsabilité du Parc amazonien en termes d'acquisition de connaissances sur les populations françaises en particulier. Cet état de l'art permet ainsi de mieux connaître l'espèce en recensant les connaissances qui ont pu être acquises jusqu'à aujourd'hui et d'utiliser cette base pour mieux comprendre les populations gyanaises notamment dans leur répartition sur le territoire. Le saki satan se retrouvant dans les autres pays du plateau des Guyanes, il y a également un enjeu commun de gestion et de protection de l'espèce. C'est pour cela que ce travail est réalisé dans le cadre de l'Alliance pour la Conservation des Guyanes et du Nord Est Amazonien, GANECA, afin de bénéficier des connaissances des partenaires et, à terme, de leur partager les résultats de cette étude.

I) Présentation de l'espèce

1) Classification

Nom scientifique : *Chiropotes sagulatus*, synonyme utilisé dans cette étude : *Chiropotes chiropotes*

Nom usuel : saki satan

Autres noms vernaculaires : saki à gilet (Ferrari et al., 2013,), saki du Rio Negro (Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, 2017), saki capucin (Gervais, 1854), saki noir (Hansen et Richard-Hansen, 2000), saki des Guyanes (de l'anglais)

Noms locaux : macaque mon pé (Cr) ; kusiú (Wayãpi) ; isoimë (Wayana) ; kwata-i (Teko) ; kësi'u (Kalinia) ; doïchi mongi, Demoï mongi, kulibaïba, waka winta, kwata swagri, bisa, satan aap (Aluku, Businenge Tongo) ; makandu duwë (Palikur) (Hansen et Richard-Hansen, 2000; Norconk, 2013; résultats d'enquêtes).

Noms dans les pays voisins : guianan bearded-saki (anglais) (Gregory, 2011) ; besa (Guyana) (Lehman, 2006) ; bisa (Suriname) ; cuxiú (Brésil) (Hansen et Richard-Hansen, 2000) ; sakí barbudo rojizo (espagnol) (Naturalista, 2016)

Règne : Animal

Phylum : Chordé

Classe : Mammifère

Ordre : Primates

Famille : Pitheciidae

Sous-Famille : Pitheciinae

Genre : *Chiropotes*

Espèce : *chiropotes*

Le genre *Chiropotes* contenait à l'origine deux espèces, *C. albinasus* et *C. satanas*, cette dernière étant polytypique et déclinée en trois sous espèces. L'une d'entre elle était le saki des Guyanes, *Chiropotes satanas chiropotes*. Aujourd'hui élevée au rang d'espèce, c'est elle qui nous intéresse ici. Cependant, il existe toujours un débat au sein de la communauté scientifique. En effet, de nombreux auteurs, y compris le « Primate Specialist Group » de l'IUCN, considèrent cette espèce comme étant en fait deux espèces à part entière. L'une d'elle restreinte à l'ouest du rio Branco (appelée *C. chiropotes*) et l'autre sur le reste des Guyanes, *C. sagulatus*. Dans cette étude, nous avons pris le parti de tenir compte uniquement de cette espèce là mais de conserver l'appellation *C. chiropotes*. C'est en effet le nom qu'a utilisé le comité français de l'IUCN lors de l'établissement des listes rouges régionales de la Guyane. C'est également le nom recensé par le référentiel taxonomique TAXREF de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle (INPN-MNHN) ainsi que le terme utilisé par François Catzeflis dans sa liste des mammifères de Guyane. Pour éviter toute confusion, lorsque nous parlerons du taxon situé à l'ouest du rio Branco et au Venezuela nous ajouterons un astérisque, tout comme ont pu le faire Barnett, Boyle, Norconk, et al. en 2012.

Les différentes espèces sont illustrées sur la Figure 1.1. L'ensemble de ces primates est présent sur le plateau des Guyanes ou le bassin amazonien au Brésil.

Le genre le plus proche est *Cacajao* (Perelman et al., 2011), bien que les espèces de ce groupe soient majoritairement allopatriques avec celles du genre *Chiropotes* (Boubli et al., 2008; Shaffer, 2012; Ayres, 1989; Kinzey et Norconk, 1993) et qu'aucune ne soit présente en Guyane (Silva Jr et al., 2013).

Il y a également débat sur la famille, certains auteurs préférant placer tous les singes du nouveau monde, les Platyrrhiniens, sous une seule famille, les Cébidiés sensu-lato (Perelman et al., 2011).

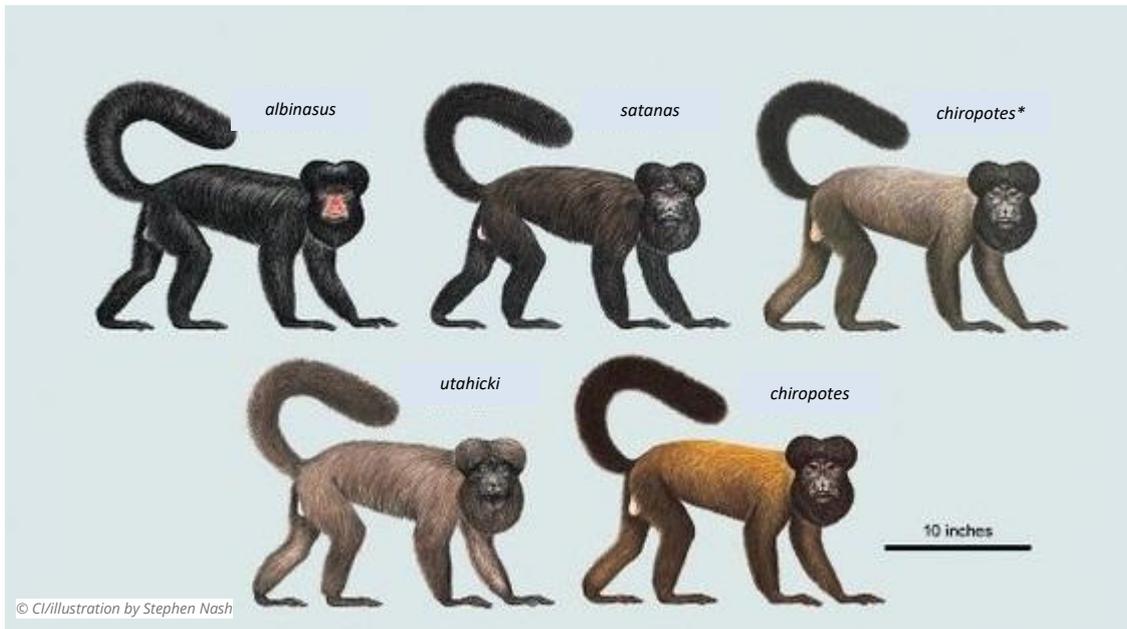


Figure 1.1 Les cinq espèces du genre *Chiropotes* (*taxon du Venezuela), d'après Ferrari, Veiga, et al., 2013.

2) Biologie et Ecologie

2.1) Description

Le saki satan est un primate de taille moyenne, variant entre 36 et 46cm chez le mâle et entre 33 et 43cm chez la femelle, avec une queue mesurant jusqu'à plus de 45cm (Ayres, 1981; Ayres et Nessimian, 1982; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013) (Ferrari, Veiga, et al., 2013), et un poids de près de 3kg, les mâles pouvant atteindre 4kg (Ayres, 1981; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981; Ayres et Nessimian, 1982; Fleagle et Meldrum, 1988; Ayres, 1989; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Malgré cela il n'y a pas véritablement de dimorphisme sexuel pour l'espèce, mâles comme femelle étant pourvus d'une barbe noire (Gregory, 2011). Son corps est couvert d'un pelage relativement long (Bonvicino et al., 2003) noir ou sombre avec cependant une coloration brune/rouge à orangée voire ocre sur le dos (Bonvicino et al., 2003; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Gregory, 2011), tout comme à la base des poils de la queue (Bonvicino et al., 2003). Ces derniers sont bien plus longs et denses donnant une forme touffue à section carrée caractéristique à la queue, qui n'est pas préhensile chez les adultes et les juvéniles mais peut être drapée autour des branches (Walker, 1996; Van Roosmalen et al., 1988). Elle est cependant bien préhensile chez les nouveaux nés ce qui leur permet de s'enrouler autour de la mère pendant les deux premiers mois de leur vie (Van Roosmalen et al., 1988).

Ils peuvent également être identifiés par les deux renflements bulbeux sur les tempes et le sommet du crâne bien délimités et couverts de poils (Bonvicino et al., 2003; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Leur visage est lui quasiment découvert de poils. Il est marqué par des mâchoires bien développées avec des incisives inférieures puissantes (Ayres, 1989) et des canines massives semblables à des défenses (Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989).

Les organes génitaux de cette espèce sont rose soutenu chez le mâle comme la femelle même si le scrotum des mâles peut être plus pâle (Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Enfin, son cri s'assimile à un sifflement aiguë voire strident (Ayres, 1989).



Figure 2.1 Les organes génitaux roses des sakis satan femelles (au dessus) et mâles (en dessous)

2.2) Distribution géographique

On retrouve le saki satan sur une grande partie du plateau des Guyanes, à savoir au nord-est brésilien, en Guyane, au Suriname et au Guyana (Bonvicino et al., 2003; Ferrari, Veiga, et al., 2013; IUCN, 2008; Silva Jr et al., 2013). Cependant sa répartition n'est pas continue sur ces pays (Ayres, 1989). En plus d'être présent en faible densité (7 à 8 individus au km²) (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Ayres, 1989; Pinto et al., 2013), il est absent des bandes littorales (Norconk, 2013; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981), de la partie nord de la Guyane (Vié, 2013) et du Guyana à l'ouest de la rivière Essequibo (Lehman, 2006; Barnett et al., 2008). Au Brésil, on le trouve au nord de l'Amazonie et à l'est du rio Branco. Cette distribution est représentée sur la Figure 1.3 (Silva Jr et al., 2013; Ferrari, de Sousa e Silva Júnior, et al., 2013; Ferrari, Veiga, et al., 2013).

Cependant sa répartition fine est plus complexe, distribuée en patch (Lehman, 2004a; Shaffer, 2012), et est l'objet de notre étude. En Guyane notamment, il n'est pas présent sur l'ensemble de la zone de répartition décrite par l'IUCN notamment. En effet, il existe des régions dans lesquelles il semble absent (Lehman et al., 2013).

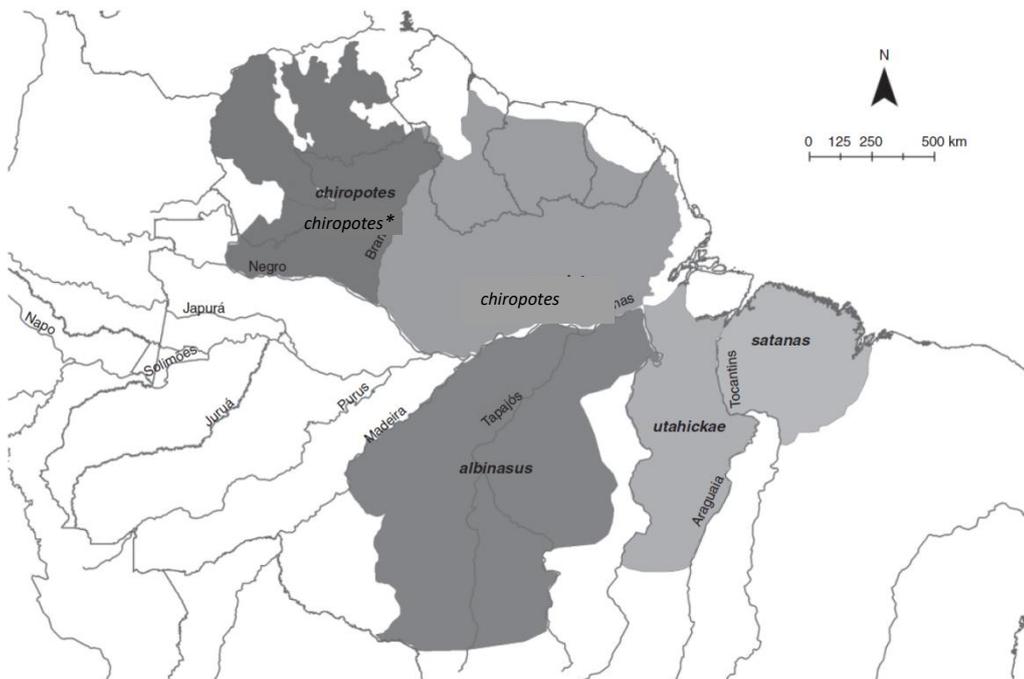


Figure 1.3 Distribution du saki satan et du genre *Chiropotes*, d'après Silva Jr et al (2013).

2.3) Habitat

Cette répartition de l'espèce va se préciser à l'échelle régionale par les types d'habitats pouvant recueillir les différentes populations. Ces habitats peuvent être très variables (Shaffer, 2012) et sélectionnés par l'espèce pour des critères biotiques comme la diversité des essences d'arbres mais également abiotiques comme la pluviosité (Lehman, 2004b).

Elle occupe les hautes forêts primaires et secondaires humides sempervirentes de plaines mais aussi des différents reliefs du plateau des Guyanes (pentes, crêtes, plateaux et vallées) (Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981; Ayres, 1989; Sussman et Phillips-Conroy, 1995; Boyle et al., 2009; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Setz et al., 2013; Gregory et al., 2014). Ces zones sont marquées par un climat tropical humide avec une pluviosité annuelle moyenne comprise entre 1900 et 3500 mm, ainsi qu'une température constante sur l'année, avec une maximale journalière autour de 30°C (Shaffer, 2013b; Bezerra et al., 2013; Gregory, 2011; Shaffer, 2012). On la trouve principalement en forêt de *terra firme* (Gajapersad et al., 2012; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Setz et al., 2013), c'est-à-dire non inondée mais on a découvert plus récemment qu'elle peut également exploiter les forêts ripisylves et inondées (Ayres, 1989; Lehman et Fleagle, 2006; Ferrari, Veiga, et al., 2013), que certains auteurs désignaient comme évitées par le genre (Lehman, 2004b; Ferrari, Veiga, et al., 2013) qui aurait été potentiellement sensible aux inondations (Lehman et Fleagle, 2006).

Elle utilise dans ces milieux une grande variété d'habitats forestiers d'une hauteur de canopée de 30 à 45m (Shaffer, 2013b; Shaffer, 2012; Lehman, 2004a; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Les « *mountain savana forest* » (Setz et al., 2013; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981), les forêts de piémont (Lehman, 2004a; Shaffer, 2013b), les forêts semi décidues (Lehman, 2004a), les forêts mésophytiques (Gregory, 2011), les « *Mora forest* » dominées par *Mora excelsa* (Fabaceae), les « *Greenheart forest* » dominée par *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae), les « *Wallaba forest* » dominée par *Eperua falcata* (Fabaceae), d'autres forêts mixtes, des forêts marécageuses (Shaffer, 2013b; Shaffer, 2012; Lehman, 2004a; Ferrari, Veiga, et al., 2013) dominées par des palmiers (*Euterpe oleraceae*) (Gajapersad et al., 2012) et des forêts secondaires (Setz et al., 2013). Ils y utilisent les arbres les plus communs pour se nourrir (Shaffer, 2012).

Mais ces habitats sont également caractérisés par la présence de nombreuses essences différentes (Ayres, 1989; Shaffer, 2012), qui sont utilisées dans l'alimentation diversifiée du saki, que nous aborderons plus tard. Certaines familles sont très représentées comme les lécythidacées, les fabacées, les moracées, les lauracées, les palmiers et les annonacées (Shaffer, 2012; Márcio Ayres et al., 2013; Ayres, 1989).

Les sakis occupent dans ces milieux les strates supérieures des plus grand arbres et la canopée (Ayres, 1981; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981; Ayres, 1989; Gregory, 2011; Gregory et Norconk, 2013; Gregory et al., 2014), que l'on retrouve généralement sur les pentes (Gregory, 2011). C'est donc une forme de relief particulièrement appréciée par les sakis (Norconk et al., 2003).

2.4) Reproduction et développement

On connaît mal le mécanisme de reproduction de l'espèce (Veiga et Ferrari, 2013). De plus, la période de naissances varie selon les auteurs. Elles seraient plus nombreuses entre octobre et février avec un pic au début de la saison des pluies en janvier, la période d'abondance maximale des fruits (Gregory, 2011; Boyle et al., 2013; Ferrari, Veiga, et al., 2013). D'autres auteurs décrivent des pics de naissances en avril-mai (Shaffer, 2012).

L'accouplement est rapide (moins d'une minute) et a été peu observé (Ferrari, Veiga, et al., 2013; Shaffer, 2012).

Après une gestation estimée à cinq mois (Gregory, 2011), un seul petit naît (Ferrari, Veiga, et al., 2013; Boyle et al., 2013). Il reste accroché au ventre de sa mère un à deux mois puis à

son dos (Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). A cinq mois, il peut marcher seul, et deviendra indépendant à l'âge d'un an (Ferrari, Veiga, et al., 2013).

Des études sur le taxon présent au Venezuela indiquent que les individus mâles comme femelles atteignent la maturité sexuelle à 4 ans (Peetz, 2001). Nous pouvons supposer qu'il en est de même où presque pour la population qui nous intéresse. De même on estime la durée de vie du genre inférieure à 20 ans à l'état sauvage (Hakeem et al., 1996; Myers et al., 2017).



Femelle avec petit sur le dos (thèse socioeco)

2.5) Régime alimentaire

Le saki satan est un primate frugivore se nourrissant principalement de graines et de fruits qui composent à eux seuls autour de 90% de son alimentation (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988). On parle alors de « prédateur de graines » (Veiga, 2013; Thoisy et Dewynter, 2005). Cependant, contrairement aux autres primates ayant le même régime alimentaire, il consomme majoritairement des graines de fruits non mûrs (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989; Norconk et Veres, 2011; Shaffer, 2013a) qui participent à plus de 60% de son alimentation (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989; Gregory, 2011). L'ensemble des graines consommées représente même entre 75 et 85% des éléments ingurgités (Shaffer, 2012; Gregory, 2011; Kinzey et Norconk, 1993; Shaffer, 2013a). Ils peuvent également consommer des fruits pour leurs parties charnues (10 à 20%) (Gregory, 2011; Kinzey et Norconk, 1993; Shaffer, 2013a) et se nourrissent aussi d'autres organes de plantes comme les fleurs ou les feuilles. Elles représentent respectivement de 2 à 5% et 0 à 10% de l'alimentation globale (Van Roosmalen et al., 1988; Shaffer, 2013a; Boyle et al., 2013; Gregory, 2011).

L'insectivorie chez ces primates a longtemps été ignorée ou considérée comme non intentionnelle (Fooden, 1964; Mittermeier et al., 1983). Il a fallu de nouvelles analyses des contenus d'estomacs ainsi que des observations (Frazão, 1991) pour réaliser qu'elle n'était pas seulement occasionnelle (Ferrari, Veiga, et al., 2013) mais avait bien une place non négligeable dans l'alimentation du saki (Ayres et Nessimian, 1982), notamment en saison sèche (Shaffer, 2013a). Elle n'est pas non plus toujours opportuniste puisque des individus ont été observés en train de chercher des chenilles sur des *Couratari guianensis* (Shaffer, 2013a). Ainsi huit ordres taxonomiques et au moins 10 familles, souvent au stade larvaire (mouches, coléoptères, papillon, fourmis et hémiptères entre autres) feraient partie des

proies du primate (Ferrari, Veiga, et al., 2013; Frazão, 1991; Mittermeier et al., 1983; Ayres et Nessimian, 1982), et représentent entre 0 et 10% de son alimentation (Shaffer, 2013a; Gregory, 2011).

Cependant, ce sont principalement les graines des fruits encore verts qui vont régir son mode de vie (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989; Boubli, 1999). Ils consomment préférentiellement les plus tendres (Ferrari, Veiga, et al., 2013). Cela implique dans la plupart des cas un péricarpe ou une enveloppe rigide pour les protéger (Kinzey et Norconk, 1990; Kinzey et Norconk, 1993; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Van Roosmalen et al., 1988). Afin de passer outre, les sakis du genre *Chiropotes* ont développé une adaptation à la sclérocarpie (Kay et al., 2013; Shaffer, 2013a; Shaffer, 2012), on les qualifie de « sclerocarp harvesters » (Terhune, 2011; Kinzey et Norconk, 1993). Leur mâchoire et leur dentition ont évolué et se sont spécialisées (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988; Kinzey et Norconk, 1990; Kinzey, 1992) de manière à pouvoir ouvrir des fruits parfois résistants à des pressions de 38kg/mm² (Kinzey et Norconk, 1993; Norconk et Veres, 2011) grâce à des muscles masséters et temporaux puissants (Ayres, 1989) localisés en partie sous les bulbes du sommet de leur crâne (Gregory, 2011). Leurs canines développées peuvent percer les péricarpes qui sont ensuite ouverts par les incisives spécialisées (Kinzey et Norconk, 1990; Kay et al., 2013). Ces adaptations sont illustrées sur la figure X ci dessous.

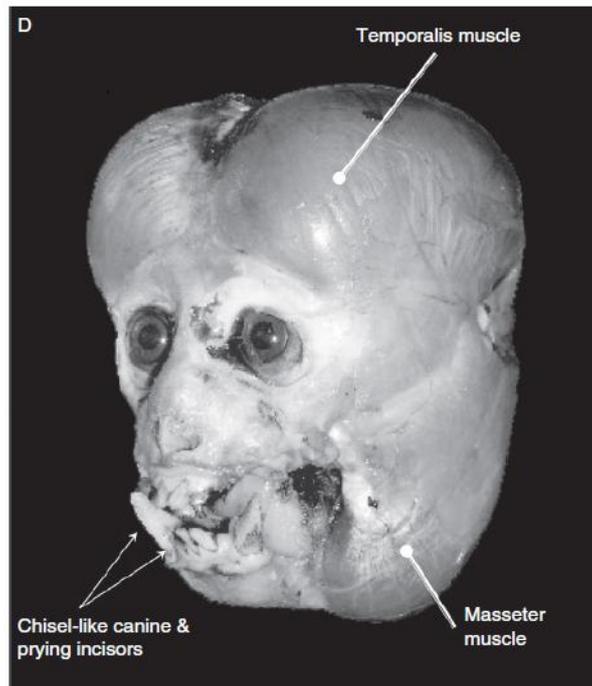


Figure X : (Pitheciidae and other) *Chiropotes satanas*

Concernant la digestion des graines, il semble que la proportion des viscères soit similaire à celle des autres primates frugivores (Ayres, 1989). Il n'y a d'ailleurs pas de corrélation déterminée entre cette proportion et le régime alimentaire granivore (Van Roosmalen et al., 1988). Ils ont tout de même un estomac particulièrement étroit, un cæcum relativement large et un intestin grêle très long (Fooden, 1964; Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989). De plus le taux de passage des aliments est similaire entre le genre *Chiropotes* et d'autres prédateurs de graine, les *Ouakarais* (ou genre *Cacajao*), de la même famille que les sakis (Milton, 1984; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989). Ils partagent également avec eux la dentition spécialisée et les mâchoires adaptées.

L'avantage de se nourrir de ce type d'aliments est la faible présence de métabolites secondaires (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988; Freeland et Janzen, 1974) potentiellement toxiques ou difficiles à digérer (Shaffer, 2012; Kinzey et Norconk, 1990; Van Roosmalen et al., 1988), qui de plus peuvent être limités en augmentant la diversité des espèces utilisées (Van Roosmalen et al., 1988). Ces graines en sont en effet moins riches que les feuilles par exemple ou même que les fruits et graines mûrs car ces composés arrivent avec la maturité (Freeland et Janzen, 1974; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989; Kinzey et Norconk, 1990). Elles sont tout de même souvent très riches en composés énergétiques facilement métabolisables (graisses et protéines) indispensables à l'espèce pour assurer les besoins métaboliques importants dont dépend son écologie (détaillée plus tard dans cette étude) et complètent les apports en carbohydrates des fruits (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988). Il y a d'ailleurs une forte corrélation positive entre la dureté du péricarpe et la teneur en lipides et protéines, ainsi qu'une corrélation négative entre maturité du fruit et teneur nutritionnelle et en eau de la graine (Kinzey et Norconk, 1990).

De plus, la possibilité de consommer des graines à tous les stades du développement (Gregory et Norconk, 2013) est un véritable atout pour l'espèce qui peut ainsi facilement trouver une source de nourriture tout au long de l'année, même en période de faible abondance de nourriture (Shaffer, 2013a). Enfin, ce mode de consommation de graines se distingue de celui des autres primates frugivores comme les atèles (*Ateles spp.*) (Ayres, 1989) ce qui lui confère un avantage considérable. Ils peuvent en effet se nourrir sur des espèces qui ne sont pas du tout exploitées par d'autres primates (Gregory, 2011), ainsi que sur certains arbres avant que d'autres espèces ne le puissent (Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981; Van Roosmalen et al., 1988). D'ailleurs, une majorité des fruits et graines d'un arbre sont parfois utilisés avant qu'ils ne puissent mûrir et profiter à d'autres animaux (Márcio Ayres et al., 2013; Van Roosmalen et al., 1988). Ils occupent ainsi une niche écologique largement inoccupée (Gregory et Norconk, 2013) dans cette région qu'ils partagent principalement avec les perroquets et les aras, dont le bec spécialisé et puissant leur permet d'accéder aux mêmes aliments (Van Roosmalen et al., 1988; Shaffer, 2012). Ces derniers consomment cependant plus de parties différentes de plantes ce qui limite la compétition entre ces animaux (Palminteri et al., 2013).

Son régime alimentaire bien que spécialisé reste tout de même varié puisque l'on y retrouve jusqu'à 244 espèces (soit presque toute les espèces de certains milieux) exploitées dans certaines études, appartenant à 155 genres et 39 familles (Shaffer, 2013a; Boyle et al., 2015; Van Roosmalen et al., 1988; Shaffer, 2012; Kinzey et Norconk, 1993; Gregory, 2011; Boyle et al., 2013). Cela inclut des arbres, des lianes et des épiphytes (Boyle et al., 2013; Van Roosmalen et al., 1988) utilisées parfois exclusivement ou de manière associée pour leurs graines, fruits, feuilles, fleurs ou même jeunes tiges (Shaffer, 2013a). Cette diversité est un autre atout pour l'espèce qui grâce à cette flexibilité est plus à même de trouver de la nourriture en toute période de l'année (Shaffer, 2013a). Pourtant, quelques espèces, souvent les plus communes dans leurs habitats (Shaffer, 2012; Shaffer, 2013a), sont favorisées par l'espèce (Shaffer, 2012; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Cette dizaine d'espèces (le nombre varie selon les études) représentent plus de 50% de l'alimentation de l'espèce (Gregory, 2011; Shaffer, 2013a).

Il existe cependant une variation inter-mensuelle ou selon les environnements de ces espèces préférées (Shaffer, 2013a; Shaffer, 2012). Lorsqu'aucune de ces espèces n'est disponible, ils se rabattent souvent sur d'autres parties de plantes (ou des insectes) comme les fruits de *Goupia galba* en saison sèche et réduisent le nombre d'espèces plutôt que de se rabattre sur les graines d'espèces secondaires (Shaffer, 2012).

Certaines familles sont plus ciblées que d'autres. C'est le cas des sapotacées et lécythidacées qui sont relevées comme les familles les plus exploitées dans toute les études, quel que soient les habitats (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Gregory, 2011; Shaffer, 2012; Boyle et al., 2013; Setz et al., 2013; Shaffer, 2013a). Les lécythidacées, ou noix du Brésil, sont intéressantes pour le saki satan puisqu'ils ont des fruits immatures lors de la saison sèche et il arrive que les sakis consomment 60% des fruits

d'un arbre avant qu'ils ne puissent mûrir (Márcio Ayres et al., 2013). Mais d'autres familles ressortent également. Il s'agit des Moracées, Chrisobalanacées, Fabacées et à moindre mesure des Apocynacées (Shaffer, 2012; Setz et al., 2013; Shaffer, 2013a; Gregory, 2011; Boyle et al., 2013). Parmi ces familles, des genres se distinguent, comme *Eschweilera* (lécythidacée), *Pouteria* (sapotacée), et *Licania* (chrisobalanacée) (Ayres, 1981; Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Boyle et al., 2013). Nous pouvons pour finir citer une liste des espèces les plus consommées d'après les différentes études et nos enquêtes : *Pouteria guianensis* (sapotacée) à tous les stades du fruit, *Brosimum paranariodes* (moracée) et *Couratari stellata* (lécythidacée) sur des périodes plus longues (Gregory, 2011), *Manilkara bidentata* (sapotacée) bien avant que ses fruits ne mûrissent, *Micrandropsis scleroxylon* (euphorbiacée), *Eschweilera truncata* (lécythidacée), *Ecclinusa guianensis* (sapotacée), *Pouteria melanopoda* (sapotacée), *Swartzia leiocalycina* (fabacées), *Priourella* spp. (sapotacées), *Astrocaryum vulgare*, *Geissospermum sericeum* ou *Drypetes variabilis*, *Guarea grandifolia*, *Clarisia racemosa*, *Miquartia guianensis*, *Brosimum parinarwides* et *Ecclinusa guianensis* en commun avec les atèles notamment et *Pradosia caracasana* ainsi que *Oryctanthus alveolatus* qui a elle deux peuvent représenter dans certaines régions plus de 50% de l'alimentation annuelle de l'espèce (Lehman, 2004a; Van Roosmalen et al., 1988; Shaffer, 2013a; Shaffer, 2012; Ayres, 1989; Norconk et al., 2003; Boyle et al., 2013). Ils peuvent également ouvrir des espèces particulièrement résistantes comme *Lecythis dauisii*, *Bertholletia excels*, *Hymenaea courbaril* ou *Licania majuscula* qui est disponible sur toutes les saisons (Van Roosmalen et al., 1988; Gregory, 2011).

On peut également souligner l'importance de *Goupia glabra* (Goupiaceae), espèce la plus consommée uniquement pour ses fruits murs en saison sèche comme nous l'avons relevé plus haut, même si l'espèce est relativement rare sur leur aire de répartition (Shaffer, 2013a), ainsi que le wassaï *Euterpe oleraceae* (Gajapersad et al., 2012; résultats d'enquêtes).

Couratari stellata thèse socioeco



Pouteria Guianensis à différent stades (thèse socioeco)

2.6) Ecologie de l'espèce

Le saki satan est un primate diurne (Ayres, 1989) comme tous les singes guyanais (Hansen et Richard-Hansen, 2000; Thoisy et Dewynter, 2005), dont l'écologie peut varier localement, bien qu'il y ait des similitudes entre les populations (Ayres, 1989).

Ils vivent en larges groupes (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988; Ferrari, de Sousa e Silva Júnior, et al., 2013; Gregory et al., 2014), ce qui permet de mieux lutter contre la prédation (Shaffer, 2012), composés de plusieurs mâles et femelles (Ayres, 1989; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013), dont la taille varie d'un individu isolé ou perdu (Boyle et al., 2009) à plus de 65 individus (Setz et al., 2013; Gregory et Norconk, 2013; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Shaffer, 2012), qu'il n'est pas rare de voir associés aux autres espèces de primates (Lehman et al., 2006; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981). Ils s'étendent ainsi sur de grands domaines vitaux estimés de 500 à plus de 1000 ha (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988; Boyle et al., 2009; Setz et al., 2013), parmi les plus grands pour les primates des Amériques (Shaffer, 2012; Gregory, 2011). Ils ne semblent pourtant pas protéger cette étendue comme si elle était un véritable territoire (Gregory et Norconk, 2013; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Ces tailles de groupes et de domaines vitaux ne sont pas fixes puisqu'ils sont adaptés en fonction des ressources et des saisons (Setz et al., 2013; Shaffer, 2013b).

Ils sont actifs très actifs en journée et mobiles (Shaffer, 2012; Gregory, 2011) puisqu'ils parcourent quotidiennement de longues distances (Ayres, 1989), entre 2.5 et 4km de moyenne par jour, voire plus de 6km (Ferrari, Veiga, et al., 2013; Van Roosmalen et al., 1988; Gregory et al., 2014; Gregory, 2011; Shaffer, 2012). De plus, plus les groupes contiennent d'individus, plus la distance parcourue est longue (Gregory, 2011). Selon certaines études ils passeraient même plus de temps à voyager qu'à se nourrir et même parfois qu'à se reposer (Gregory et Norconk, 2013; Gregory et al., 2014; Gregory, 2011).

De telles distances semblent contradictoires avec leur taille et poids comparés aux autres primates, c'est pour cela qu'ils nécessitent un régime alimentaire riche en énergie comme présenté plus haut (Ayres, 1989). Ces longs trajets leur permettent de passer facilement d'un micro-habitat à un autre pour diversifier leur alimentation et augmenter les chances de trouver une source de nourriture (Shaffer, 2012).

Chez cette espèce, les membres postérieurs ont la même longueur que les membres antérieurs, ce qui fait de lui un quadrupède pronograde arboricole (Ferrari, Veiga, et al., 2013). Il se déplace donc principalement en marchant de manière quadrupédale (80% des posture de déplacement) (Fleagle et Mittermeier, 1980; Van Roosmalen et al., 1988; Fleagle et Meldrum, 1988; Gregory, 2011; Gregory et Norconk, 2013) mais aussi par course, et plus rarement par saut ou escalade (Fleagle et Mittermeier, 1980; Fleagle et Meldrum, 1988; Van Roosmalen et al., 1988).

En effet, il n'est pas nécessaire de sauter lorsque l'on se déplace sur les branches horizontales du sommet des arbres émergents de la canopée (Fleagle et Mittermeier, 1980; Gregory et al., 2014; Gregory, 2011; Gregory et Norconk, 2013). Se déplacer à cette hauteur permet d'aller plus vite sur les longs trajets (Fleagle et Mittermeier, 1980; Gregory et Norconk, 2013; Shaffer, 2012), mais également de faciliter la visibilité sur les autres membres du groupes, les éventuelles sources de nourriture tout comme mieux se repérer dans son environnement, mais aussi de réduire les dépenses d'énergie et détecter plus facilement la présence de prédateurs (Gregory et al., 2014). C'est également pour ces raisons qu'ils favorisent les reliefs et les crêtes (Gregory et al., 2014).

La queue peut également participer au déplacement pour maintenir l'équilibre, sinon elle peut être maintenue ou lovée au dessus de la tête et du dos (Walker, 1996; Fernandes, s. d. ; Van Roosmalen et al., 1988).

Cette espèce peut également influencer son environnement avec un rôle d'ingénierie écologique (Boyle et al., 2015). En effet, lorsqu'ils se nourrissent, certains individus laissent tomber des fruits au sol, volontairement ou non. On a pu relever près de 50 espèces différentes ainsi répandues. A condition qu'il n'y ait pas eu de mastication importante, la

graine pourra parfois germer, même si le fruit n'était pas mûr à l'origine (Barnett, Boyle, Pinto, et al., 2012). Bien qu'étant un prédateur de graine, le saki satan peut donc s'avérer être un disséminateur (Boyle et al., 2015). On a également retrouvé dans des cas plus rares des graines intactes dans les fèces, lorsque les fruits étaient consommés uniquement pour leur enveloppe charnue (Barnett, Boyle, Pinto, et al., 2012). De plus, la consommation du péricarpe peut faciliter la germination de certaines graines (Barnett, Boyle, Pinto, et al., 2012). Ce rôle de disséminateur n'est tout de même pas comparable à celui d'autres animaux, terrestres notamment, comme les pécaris (Boyle et al., 2015), et n'est certainement pas indispensable pour les espèces qui en profitent (Barnett, Boyle, Pinto, et al., 2012). Il leur arrive également de consommer jusqu'à 60% des graines d'un arbre. Les restantes auront ainsi plus de facilité à se développer et à grossir et seront donc plus a même de réussir à germer (Márcio Ayres et al., 2013). Une autre conséquence de cette utilisation intensive de graines est la limitation de la ressource de certains arbres parmi les plus présents. Les sakis maintiennent alors une certaine dynamique forestière (Márcio Ayres et al., 2013).

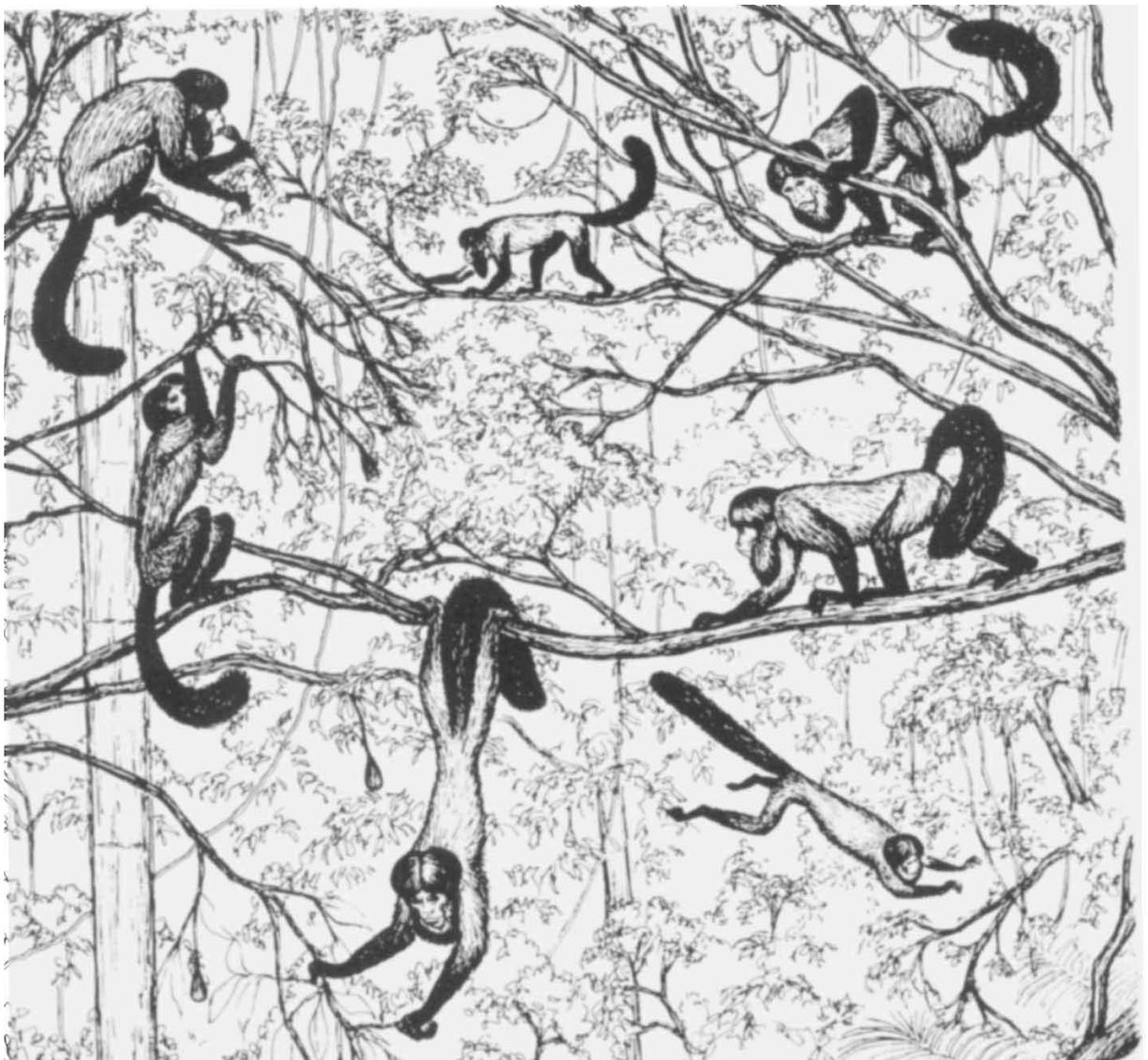


Figure (Locomotor behavior) les postures du saki pour se déplacer et se nourrir dans les strates supérieures de la canopée.

2.7) Ethologie

Leur comportement social est encore mal connu pour différentes raisons (Veiga et Ferrari, 2013; Pinto et al., 2013; Gregory, 2011; Shaffer, 2012). Tout d'abord ce sont des animaux timides, discrets et donc difficiles à observer (Veiga et Ferrari, 2013; Pinto et al., 2013). En effet, en présence de l'homme ils s'éclipsent rapidement et discrètement grâce à leur agilité dans les arbres (Pinto et al., 2013). Mais leur préférence pour les sommets des plus grands arbres ne facilite pas non plus l'observation (Gregory, 2011). Cela joue également sur l'identification et la reconnaissance des individus (Pinto et al., 2013; Veiga et Ferrari, 2013; Gregory, 2011; Shaffer, 2012), d'autant plus difficile qu'il n'y a pas de dimorphisme chez l'espèce (Gregory, 2011), et le faible nombre de comportements agressifs prévient la présence de cicatrices ou de marques caractéristiques sur les individus (Pinto et al., 2013). Cependant, certaines populations ont pu être suffisamment habituées pour pouvoir être étudiées.

Les groupes sont multimâles et femelles, et il n'y a pas de dominance des mâles sur les femelles ni de véritable hiérarchie. En effet les comportements sociaux sont souvent réciproques (Gregory, 2011). Les mâles sont très tolérants entre eux (Gregory et Norconk, 2013) et vont même plus loin, c'est-à-dire qu'ils recherchent la compagnie des autres mâles du groupe comme partenaires sociaux (Gregory et Norconk, 2013; Gregory, 2011). Ils sont d'ailleurs plus proches entre eux qu'avec les femelles ou que ces dernières entre elles, ce qui engendre peu d'agressivité dans les groupes (Gregory et Bowler, 2016; Ferrari, Veiga, et al., 2013), c'est à dire seulement 6% des interactions contre 94% d'interactions affiliatives (Shaffer, 2012). Ils sont également très tolérants avec les juvéniles (Gregory et Bowler, 2016) mais peu impliqués puisqu'ils ne sont pas sûrs d'être le géniteur (Ferrari, Veiga, et al., 2013). Il existe effectivement une tolérance des copulations (Gregory et Bowler, 2016), la compétition pour la reproduction étant plutôt au niveau spermatique qu'antagoniste (Gregory et Norconk, 2013; Gregory, 2011). La présence de longues épines péniennes crochues chez les mâles et de testicules relativement larges suggère ce type de compétition.

Il est également possible qu'il y ait une compétition, moindre, entre les mâles à travers l'exhibition des organes sexuels et des érections (Gregory, 2011).

Enfin, une autre explication est que cette tolérance est due au fait qu'il y ait une grande probabilité que les mâles soient directement affiliés entre eux. On assiste en effet chez cette espèce à un transfert des femelles (Gregory, 2011) qui peuvent changer de groupe lors de leur adolescence pour limiter la consanguinité, et pas des mâles comme chez de nombreuses autres espèces (Moore, 1984; Clutton-Brock, 1989).

Leur mode de reproduction est méconnu (Veiga et Ferrari, 2013) mais les copulations observées étaient précédées de « grooming » entre les deux individus (Shaffer, 2012) et représentaient approximativement 1% des interactions sociales (Shaffer, 2012). Les naissances ont souvent lieu au maximum d'abondance des fruits, c'est ainsi que l'on peut déterminer les périodes de reproduction. Elles peuvent également être identifiées par le changement de couleur du scrotum qui passe du blanc au rose éclatant, indiquant potentiellement les périodes de reproduction (Gregory, 2011).

Il existe pourtant des cas où les comportements peuvent devenir agressifs et violents. Cela arrive principalement lors de la rencontre entre deux groupes distincts (Gregory et Bowler, 2016). Les conflits peuvent alors devenir physiques après une phase d'observation initiale et de cris (Shaffer, 2012; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Il n'y a pourtant pas de véritables comportements territoriaux entre les mâles de différents groupes (Gregory et Norconk, 2013) qui se tolèrent sur les domaines vitaux et préfèrent s'éviter en se repérant par les cris (Gregory, 2011).

Ce n'est pas le cas avec les autres espèces puisqu'il n'est pas rare de voir des groupes polyspécifiques incluant des sakis satan (Lehman, 2004a; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981), notamment les individus isolés ou perdus.

Les comportements sociaux intra-groupes sont relativement rares (moins de 2% des activités) (Shaffer, 2012), se font majoritairement à 2 ou 3 et engagent le plus souvent au moins un mâle comme évoqué plus haut, et moins souvent des femelles (68,5% des comportements sociaux se font entre 2 mâles) (Gregory, 2011). L'activité sociale principale est le repos en groupe, c'est-à-dire s'asseoir ou se coucher au contact d'autres individus, mais également le grooming, des jeux et disputes ou simplement l'agitation de la queue (Shaffer, 2012; Gregory, 2011; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Cette dernière signale souvent une excitation suite à différents stimuli. Elle est également agitée pour communiquer pendant les temps de repos, en réponse à un stress et pour soulager les tensions et peut s'accompagner de vocalisations (Van Roosmalen et al., 1988; Fernandes, s. d.; Walker, 1996). Ces cris sont des sifflements suraigus utilisés en situation normale par les membres d'un groupe pour se repérer entre eux mais également comme cri d'alarme en présence de prédateurs (Ayres, 1989) comme les rapaces, les ocelots, les tayras (*Eira barbara*) ou encore les boïdés (Ferrari, Veiga, et al., 2013). On reconnaît ce signal aux brefs sifflements qui l'initient (Gregory et Norconk, 2013). Ces cris s'accompagnent souvent dans ces situations de sauts vers les strates de végétation inférieures plus denses et moins exposées (Shaffer, 2012).

Les interactions sociales s'inscrivent dans l'emploi du temps quotidien des sakis. Ils commencent leur journée par se nourrir tout en se déplaçant. Aux heures les plus chaudes de la journée, ils se reposent et socialisent majoritairement avant de reprendre la recherche de nourriture jusqu'à la fin de la journée avant de s'arrêter pour la nuit (Shaffer, 2013b; Shaffer, 2012; Ferrari, Veiga, et al., 2013).

Ainsi, une majorité du temps est vouée aux déplacements et à l'alimentation (Gregory et al., 2014; Gregory, 2011; Shaffer, 2012). Ces activités prennent place sur les strates les plus hautes de la canopée (Ayres, 1981; Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981; Ayres, 1989; Shaffer, 2012), notamment parce qu'ils sont sympatriques avec les sakis à face pâles qui eux exploitent les strates plus basses (Gregory et Norconk, 2013; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Mais ils peuvent également exploiter les strates inférieures surtout quand les ressources sont plus présentes à ces niveaux, mais aussi pour se reposer et socialiser. (Shaffer, 2012) Il est extrêmement rare de les voir au sol (Kinzey, 1992). Cela peut arriver dans des zones non chassées pour consommer des fruits et graines qu'ils ont fait tomber et des insectes. Cela arrive également en dernier recours s'ils sont agressés par des prédateurs aériens, d'autres espèces (des abeilles) ou des congénères (Barnett, Boyle, Norconk, et al., 2012).

Les temps passés pour chacune de ces activités varient selon les auteurs comme évoqué plus haut, ce qui s'explique par le fait que les sakis sont très actifs et combinent souvent plusieurs activités (Shaffer, 2012). Cela varie également selon les saisons et la disponibilité des ressources (Gregory, 2011). L'alimentation occuperait alors entre 20 et 40% du temps, les déplacements entre 30 et 35%, et le repos entre 20 et 50% des activités quotidiennes, selon si l'on inclut le repos social dans cette catégorie (Gregory, 2011; Shaffer, 2012). Les autres activités sociales sont mineures (Ferrari, Veiga, et al., 2013; Shaffer, 2012; Gregory, 2011). Le temps d'alimentation peut doubler en saison sèche en empiétant sur le temps de repos, le temps de voyage restant constant (Setz et al., 2013; Gregory, 2011). Ils modifient également la composition alimentaire, les modalités de voyage et d'activités, mais surtout les dynamiques de groupe (Gregory, 2011).

Les groupes ont une dynamique particulière, c'est-à-dire qu'ils se divisent en sous-groupes au cours de la journée pour la recherche de nourriture (Van Roosmalen et al., 1988; Pinto et al., 2013), pour atteindre un stade de séparation maximale autour de midi (Shaffer, 2013b). Ils peuvent alors être séparés de plus de 200m (Gregory, 2011) bien qu'ils restent toujours suffisamment proche pour communiquer par vocalisations (Bezerra et al., 2013). D'autres études suggèrent qu'ils se déplacent de manière cohésive mais se séparent de manière locale en arrivant dans des zones nourricières tout en restant dans un cercle d'une centaine

de mètres (Van Roosmalen et al., 1988; Boyle et al., 2009; Ayres, 1989). Ce mécanisme de fission-fusion est commun chez les Pitheciines (Van Roosmalen et al., 1988). Cette technique permet de s'ajuster à la disponibilité des ressources et de limiter la compétition intra-groupe (Gregory, 2011; Shaffer, 2012; Norconk et Kinzey, 1994; Shaffer, 2013b). La qualité quotidienne voire mensuelle des patches d'alimentation semble d'ailleurs expliquer une grande partie de la variation du nombre d'individus dans les groupes (entre 40 et 60%) (Shaffer, 2013b). Cela faciliterait également la tolérance des mâles entre eux (Gregory, 2011). Cependant se séparer a tout de même un coût puisque des individus peuvent être laissés en arrière plusieurs jours (Boyle et al., 2009), et vivre en groupe apporte de nombreux avantages. La taille de ces sous groupes change également selon les saisons une fois encore pour minimiser la compétition intra-groupe (Gregory, 2011; Shaffer, 2013b). Ils se regroupent petit à petit à la fin de la journée pour passer la nuit de manière cohésive (Shaffer, 2013b).

Le fait de se retrouver en groupe pour se nourrir n'est pas un problème pour ce taxon car leur source principale d'alimentation, les graines, est distribuée par grand patch (Ayres, 1989).

Ils se déplacent rapidement entre les arbres nourriciers (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988), comme on s'y attendrait d'une espèce exploitant une telle ressource énergétique mais de manière inhabituelle pour un singe de sa taille (Milton, 1984; Gregory et Norconk, 2013), en récoltant les graines et fruits et les consomment tout en avançant (Van Roosmalen et al., 1988; Shaffer, 2012). Ils peuvent néanmoins stopper leur avancée un instant lorsqu'ils tombent sur des patches riches (Ayres, 1989; Van Roosmalen et al., 1988). Il ne leur est pas nécessaire de rester longtemps sur un même arbre puisqu'ils peuvent consommer les graines quel que soit le stade de maturité. Ceci leur permet de revenir sur de même arbres de manière répétée, parfois pendant près de six mois (Van Roosmalen et al., 1988). En effet, il semble que les sakis peuvent très bien mémoriser l'emplacement d'arbres intéressants (Boyle et al., 2009). Le fait de passer rapidement d'un arbre à l'autre permet également de limiter l'ingestion de composés secondaires toxiques éventuellement présents dans les fruits et graines et d'assimiler suffisamment de nutriments. Ainsi, plus de vingt-six espèces peuvent être visitées quotidiennement (Shaffer, 2012; Gregory et al., 2014).

Ils se concentrent en particulier sur les plus gros arbres, tant en terme de hauteur (31 m en moyenne) que de largeur (DBH moyen de 50 cm et une couronne d'un volume moyen de 460 m³) (Gregory et al., 2014; Shaffer, 2012), qui permettent de faciliter la circulation et la visibilité sur l'environnement comme l'identification d'autres arbres (*Couratari stellata* par exemple dont les fruits sont orientés vers le haut), des menaces potentielles et du groupe (Gregory et al., 2014).

Dans certains cas, la ressource est difficile d'accès comme sur *Astrocaryum vulgare* dont le tronc est recouvert d'aiguilles et la couronne réduite. Les singes vont alors passer un par un et prélever dessus chacun leur tour pour aller ensuite sur un autre arbre (Ayres, 1981; Ayres, 1989).

Pour accéder aux fruits plusieurs postures sont utilisées. Ils peuvent les cueillir de manière pronograde sur les branches mais également en se suspendant avec leurs pattes postérieures pour les fruits qui pendent (Fleagle et Meldrum, 1988; Kay et al., 2013; Van Roosmalen et al., 1988; Ferrari, Veiga, et al., 2013). Cela leur permet même sans queue préhensile d'augmenter le nombre de fruits accessibles, bien qu'elle serve aussi à leur équilibre car ils peuvent la draper autour d'une branche (Van Roosmalen et al., 1988).

Une fois les fruits récoltés, les sakis utilisent des techniques bien particulières pour pouvoir consommer les graines. Leurs canines aiguisées percent d'abord les coques les plus dures qui sont ensuite retirées avec leurs incisives tranchantes pour enfin accéder aux parties plus tendres qui sont mâchées avec les dents postérieures (Van Roosmalen et al., 1981; Van Roosmalen et al., 1988; Van Roosmalen et al., 1988; Ayres, 1989; Kinzey et Norconk, 1990; Kinzey, 1992; Fernandes, s. d.; Norconk et al., 2009; Gregory, 2011;

Terhune, 2011). Cette technique leur permet d'accéder plus rapidement que les autres primates aux parties tendres (Van Roosmalen et al., 1988).

Ils peuvent également utiliser une technique particulière pour boire. Ils prélèvent l'eau dans les plantes épiphytes avec leurs mains et la portent à leur bouche. C'est d'ailleurs cette particularité qui a donné son nom au genre, *chiro* signifiant « au moyen de la main » en grec et *potes* « buveur » (Shaffer, 2012; Hershkovitz, 1985). Les premiers observateurs imaginaient que cette technique leur permettait de boire sans mouiller leur barbe (Hershkovitz, 1985).

II) Situation de l'espèce

1) Menaces sur son aire de distribution

Le statut de ce taxon n'est pas considéré comme problématique par l'IUCN, qui le classe dans la catégorie des espèces à préoccupation mineure, contrairement à l'espèce du nord-est brésilien *Chiropotes satanas* (IUCN, 2008). L'espèce n'est ainsi pas considérée comme en nécessitant une protection particulière (Lehman et al., 2013).

Cette conclusion est majoritairement basée sur le fait que son aire de répartition est relativement large et isolée (Shaffer, 2012; Ferrari, de Sousa e Silva Júnior, et al., 2013). Cela s'explique également par le fait qu'elle s'étende sur le plateau des Guyanes, une région où les forêts sont majoritairement bien conservées et intactes (Lehman et al., 2013; ter Steege, 1993). La particularité de cette espèce est également le fait qu'elle est répartie sur le plus grand espace transfrontalier de forêt tropicale non fragmentée et protégée au monde (Lehman et al., 2013). Les 12 millions d'hectares qui la composent sont répartis sur la France avec le Parc amazonien de Guyane et le Brésil avec le Parc national des montagnes du Tumucumaque, la station écologique de Grão Para ainsi que la réserve de Maicuru. (Lehman et al., 2013). Sa protection au Brésil est complétée par de nombreuses aires protégées (Figure X) comprenant notamment la réserve biologique Rio tombretas (Silva 2007) (Para), le parc national Anavilhanas (Amazonas) (silva 2007), les stations écologiques de Jari, la forêt nationale de Saraca Taquera (Oliveira et al. 2009), le parc national de Cabo Orange (Amapa).

Deux autres aires protégées au Suriname assurent sa protection : le Central Suriname Nature Reserve et le Brownsberg Nature Park (Norconk, 2013; Lehman et al., 2013). La première, classée au patrimoine de l'Unesco, est particulièrement efficace puisqu'elle englobe 1,6 millions d'hectares accessibles uniquement par les airs ou les rivières et ne compte pas de populations humaines majeures dans son enceinte. Ainsi, elle ne semble pas particulièrement touchée par la chasse et la destruction d'habitats (Norconk, 2013). Il est également protégé au Guyana par trois aires protégées Kanuku mountain protected area, conservation international upper essequibo conservation concession (une concession forestière utilisée pour la protection), konashen community owned conservation area (la seule officiellement légiférée), cependant il existe des doutes quant à l'efficacité de ces réserves, sachant que pour celles qui nous concernent, une seule est officiellement légiférée (Lehman et al., 2013).

Pourtant, étant tout de même un primate de taille moyenne en zone tropicale, elle reste potentiellement une cible pour la chasse (Thoisly et al., 2009; Mittermeier, 1987), et c'est le cas dans certaines régions (Mittermeier et Coimbra-Filho, 1977; Veiga et Ferrari, 2013; Lehman et al., 2013), notamment par les populations autochtones. En Amazonie, il serait même chassé de manière plus importante que sa capacité de remplacement le permettrait par rapport aux plus grands singes (singes hurleurs et atèles) (Thoisly et al., 2009).

Les Wayanas et Wayâpis (Suriname, Guyane et Para (Brésil)) sont connus pour chasser des singes (Cormier, 2006), y compris cette espèce en particulier (résultats d'enquêtes). C'est également le cas des Yanomami (Brésil (Roraima/Amazonas)), des Wapishana

(Guyana, Roraima), des Arawak (Guyana), et les populations Bushinengués (Cormier, 2006; Lehman et al., 2013).

Bien qu'elle semble très appréciée lorsqu'elle est consommée (Mittermeier, 1991; Lehman et al., 2013), elle n'est pas une espèce majeure des tableaux de chasse (Thoisly et al., 2009; Lehman et al., 2013). En effet, c'est une cible difficile à atteindre de par son mode de vie arboricole et sa rareté dans certaines zones (Ferrari, Veiga, et al., 2013). Ainsi, elle n'est pas considérée comme un gibier pour certaines populations, notamment celles qui consomment peu de singes (Shaffer, 2012).

Au Suriname, plus de 80% de la population consomme du singe (Mittermeier, 1991; Lehman et al., 2013). Le braconnage est une menace majeure pour la biodiversité du pays (Lehman et al., 2013), et pourrait toucher l'espèce. Il sévit même au sein du Brownsberg qui est accessible par voiture et la chasse a tendance à augmenter ces dernières années, en parallèle d'activités d'orpaillage illégal, impactant forcément les populations de primates, même si une fois de plus, le saki est en bas de la liste des mammifères chassés régulièrement (Norconk, 2013).

Mais ce n'est pas toujours sa chair qui est recherchée. Sa queue touffue peut être utilisée par certaines populations comme plumeau, parfois vendu aux touristes. Elle peut également servir comme ornement (Mittermeier et Coimbra-Filho, 1977; Mittermeier, 1987; Ferrari, Veiga, et al., 2013; Veiga et Ferrari, 2013).

La chasse n'est pas l'unique source de préoccupation. La perte d'habitat est une source majeure de disparition de biodiversité (Brooks et al., 2002; Ferraz et al., 2003; Mantyka-pringle et al., 2012). Elle peut être causée par la reconversion des terres ou l'exploitation forestière et minière et sont les principales menaces pour toutes les espèces du genre chiropotes (Veiga et Ferrari, 2013). Elles ont plusieurs conséquences pour les habitats forestiers utilisés par l'espèce. Tout d'abord parce que ces activités anthropiques sont souvent accompagnées de chasse (Norconk, 2013), comme c'est le cas dans le Brownsberg ou le Parc amazonien. Mais surtout par la disparition de zones utilisables, la fragmentation des milieux (Veiga et Ferrari, 2013; Ferraz et al., 2003) et la diminution d'espèces clés dans l'écologie du saki satan. C'est le cas des genres *Manilkara* et *Goupia* qui sont beaucoup exploités par l'exploitation de bois et qui sont importantes pour de nombreuses espèces, y compris *Chiropotes chiropotes* (de Thoisly et Vié, 1998). Concernant la fragmentation, elle a un véritable impact sur les populations touchées bien que l'espèce semble pouvoir survivre en milieu fragmenté (Boyle et al., 2013), probablement grâce à la large gamme de genres et d'espèces qu'ils peuvent consommer (Boyle et al., 2015). Elle impacte tout de même l'écologie de l'espèce (Boyle et Smith, 2010). Les groupes dans les fragments sont de plus petite taille, tout comme leurs territoires, et la distance quotidienne parcourue est inférieure à celle dans les forêts continues (Setz et al., 2013; Boyle et al., 2013; Boyle et al., 2009). De plus ils se nourrissent plus souvent sur les mêmes arbres, accroissant leur pression sur les ressources, d'autant que malgré la taille inférieure des groupes, la densité de primates est supérieure à celle en habitat continu (Boyle et al., 2009).

Il y a donc des conséquences sur la santé et la reproduction des individus, ce qui n'est peut-être pas durable sur l'avenir. Il est ainsi nécessaire de maintenir autant que possible des corridors afin de limiter ces situations en permettant aux populations de saki de sortir de ces fragments et de limiter leur isolation (Boyle et Smith, 2010), et permettre à l'espèce de conserver de grands territoires pour ne pas altérer son écologie, sa démographie et son comportement (Boyle et al., 2009).

De plus, ils ne peuvent pas survivre dans n'importe quel fragment. Sa composition floristique, l'ouverture de la canopée et la disponibilité des ressources sont autant de paramètres qui vont influencer la capacité d'une population à habiter le fragment (Boyle et al., 2009).



Fig. 13. *Pithecia* tail duster being used by a Suriname Bushnegro, 1978. Photo by R.A. Mittermeier.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, l'état actuel du plateau des Guyanes n'est pas problématique pour l'espèce. Ils sont tout de même potentiellement vulnérables (Russel A. Mittermeier et van Roosmalen M.G., 1981). En effet, si les habitats continuent à être réduits, comme au Suriname où l'exploitation des ressources naturelles (minérales et biologiques) et la principale économie, les populations pourraient être affectées (Boyle et al., 2009).

Au contraire, si les aires protégées se consolident et les réseaux se renforcent, il existe un bon potentiel de conservation pour l'espèce, de même si les nouvelles aires qui se créent tiennent compte des types d'habitats importants pour l'espèce.

L'avantage de cette espèce est qu'elle vit sur de grands espaces et donc en la protégeant on facilite la protection de nombreuses autres espèces, dont celles avec des territoires moins étendus (Shaffer, 2012).

Ces résultats se basent sur un certain nombre d'études qui ont été faites sur l'espèce. Cependant, la plupart de ces études ont été réalisées sur des populations ciblées, souvent dans les mêmes zones, par un groupe de chercheurs restreint, et non pas sur l'ensemble de la zone de répartition de l'espèce, ce qui laisse toujours des doutes quant au statut global des sakis satan. Sur près de 30 études existantes qui s'intéressent directement à l'espèce, 16 ce sont déroulées sur les sites de l'UECC (Guyana), du Brownsberg, du Central Suriname Nature Reserve (Suriname) et du Biological Dynamics of Forest Fragments Project (Brésil). De plus 19 études ont eu pour auteurs principaux cinq chercheurs : Mittermeier, Norconk, Boyle, Shaffer et Gregory. Cela peut en partie s'expliquer par les difficultés de rencontre et d'habitation des groupes.

2) Les populations guyanaises

2.1) Statut de l'espèce en Guyane

En ce qui concerne la Guyane, sur les listes rouges régionales, elle fait partie des espèces à données trop fragmentaires pour pouvoir tirer des conclusions quant aux éventuelles menaces pesant sur les populations guyanaises (de Thoisy et Vié, 1998; Vié, 2013; IUCN France et al., 2017). Cette absence de données s'explique en partie par l'absence d'études sur l'espèce sur le territoire français (Vié, 2013). De plus, c'est également parce que l'espèce a une répartition réduite sur le territoire (Thoisy et al., 2009; Lehman et al., 2013). Elle est en

effet restreinte au sud de ce dernier (Vié, 2013; de Thoisy et Vié, 1998). Il existe ainsi très peu de données sur l'espèce et sa répartition, qui n'est toujours pas connue précisément en Guyane (Lehman et al., 2013). De même, les raisons de cette absence sur le nord du territoire sont très peu comprises (Lehman et al., 2013).

Cependant, on estime que peu de menaces pèsent sur les populations guyanaises.

En effet, il y a une faible densité de population sur sa zone supposée de répartition ce qui limite ainsi la pression de chasse (de Thoisy et Vié, 1998). De plus, cette dernière est certainement entièrement englobée par le Parc amazonien de Guyane (Vié, 2013), ce qui réduit encore la pression de chasse mais aussi la perte d'habitats. En addition, il est intégralement protégé sur le territoire français (Vié, 2013; Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie, 2017) ce qui assure plus encore le maintien des populations.

S'il est tout de même occasionnellement chassé par les amérindiens Wayãpi, Wayana et Teko ainsi que les Bushinengués (de Thoisy et Vié, 1998; Cormier, 2006), il n'est pas une des principales cibles de la chasse (Thoisy et al., 2009), en partie à cause de sa faible abondance et de sa discrétion (Ferrari, Veiga, et al., 2013), ce qui n'aurait que peu d'impact sur la population (de Thoisy et Vié, 1998).

Ce n'est peut être pas le cas du braconnage lié aux activités d'orpaillage illégal dans le Parc (Vié, 2013), dont l'impact sur les populations animales est difficile à mesurer, les habitudes des orpailleurs illégaux étant peu connues des services de protection de l'environnement.

2.2) Les enquêtes sociologiques

Comme nous l'avons déjà mentionné, il n'y a jamais eu de véritable étude sur *Chiropotes chiropotes* en Guyane française. De plus c'est une espèce qui est difficile à observer, ce qui rend difficile l'acquisition de données par l'étude directe des populations guyanaises. Ainsi, une autre méthode a été privilégiée ici. Nous avons interrogé une partie de la population vivant sur l'aire de répartition de l'espèce pour en apprendre plus sur sa présence sur le territoire et éventuellement sur son écologie (Barnett, 1995). Dans le contexte guyanais, ces personnes sont principalement les chasseurs (Barnett, 1995) qui parcourent les criques et les forêts à la recherche de gibier.

Un réseau d'informateurs est déjà préexistant puisque des études sur les pratiques de chasse et de pêche ont déjà été mise en place par le Parc sur les principaux lieux de vie (Longin, 2016). Il a ainsi été possible de solliciter de nouvelles certaines de ces personnes à propos du saki satan.

Un support d'enquête a été mis en place en amont et modifié sur place suivant les conseils des agents du PAG des délégations territoriales concernées, et référents auprès des différentes communautés. Ce support a pour vocation d'être réapproprié par les agents pour pouvoir continuer les enquêtes. Il a été élaboré de manière à obtenir principalement des informations sur sa localisation mais aussi dans la mesure du possible sur son écologie en posant des questions sur le cadre de la rencontre et en essayant d'obtenir des détails sur les individus observés, le groupe et les caractéristiques environnementales du milieu.

Il est important de vérifier préalablement que la personne connaît bien cette espèce qui est très furtive en la questionnant sur les différents primates qu'elle a rencontré et si nécessaire en lui montrant une photographie du saki. Une bonne connaissance des noms locaux est également importante (Barnett, 1995). Il s'est d'ailleurs avéré que le saki a de nombreuses appellations chez les Alukus entre Loca, Papaïchton et Maripasoula : doïchi mongi, demoi mongi, kulibaïba, waka winta et kwata swagri.

Nous nous sommes concentrés sur les communes des fleuves à savoir Maripasoula, Papaïchton et Camopi, ainsi que les nombreux lieux de vie qui leur sont rattachés. Ces communautés sont principalement habitées d'une part par des Bushinengués Alukus et

d'autre part par des Amérindiens. La démarche d'enquête s'est structurée autour d'entretiens semi directifs individuels des chasseurs rencontrés.

Une autre source d'information a également été exploitée. Au sein du PAG, de nombreux agents de terrain sont issus des communautés locales. Ils ont ainsi une bonne connaissance du terrain qui s'est améliorée au cours de leurs diverses missions. En effet, en sillonnant le territoire pour des missions de police de l'environnement, de recensement de biodiversité ou encore de développement local, ils peuvent observer différents animaux. Lors des recensements, ces données sont bien sûr récoltées et traitées, mais ce n'est pas encore le cas des observations occasionnelles. Il est ainsi intéressant d'aller à leur rencontre pour les interroger. Plusieurs agents ont pu nous renseigner sur des observations qui n'avaient pas été enregistrées dans les bases de données du PAG.

Sur les 51 personnes qui ont pu répondre, nous avons eu 45 informations différentes concernant des observations éventuelles de l'espèce, plus ou moins exploitables. Certaines de ces données sont relativement précises lorsque les personnes interrogées connaissent bien le territoire et la toponymie et avaient un bon souvenir de la rencontre. Mais parfois les personnes ne pouvaient pas être plus précises que le nom d'une crique ou d'une rivière. Pour augmenter la précision de ces témoignages, nous avons utilisé les cartes des zones chassées ou des zones de droits d'usage. Ce sont ces bandes qui sont les plus utilisées pour la chasse par les populations locales.

Des informations concordantes avec la littérature ont pu être relevées, au niveau de sa description notamment. Il est particulièrement reconnaissable à sa barbe, sa queue touffue non préhensible et sa mâchoire développée. Sa barbe est d'ailleurs à l'origine d'un de ses noms sur le Maroni « Demoï mongi » en référence à un Capitaine (autorité coutumière).

Mais les informations que nous avons pu relever sur son écologie concordent aussi. Lors de toutes les observations, les individus étaient sur les plus hautes strates des arbres, dans des habitats où la canopée était à une hauteur élevée. Il y existe des individus solitaires mais ils sont plus souvent en groupes mixtes relativement nombreux (40 individus remarqués par une personne contre 60 au maximum dans la littérature) pour se déplacer. Ils se séparent en arrivant sur les arbres nourriciers. Ils peuvent également se mélanger avec les capucins pour former des groupes polyspécifiques. Leur furtivité et leur vitesse leur a valu le nom de waka winta, « qui se déplace avec le vent ».

Concernant leur alimentation ou les essences sur lesquelles ils sont vus, les arbres recensés dans la littérature ne sont pas mentionnés. Ils ont été ici vus plus souvent sur les wasaï, maripa (dont ils arrivent à casser l'enveloppe) ou encore *Goupia glabra*.

D'après les personnes interrogées, ils ne sont pas présents dans les légendes, mais une personne nous a dit qu'ils enlevaient les enfants dans les abattis. Ils restent tout de même méconnus, ce qui engendre une quasi-absence de l'espèce des tableaux de chasses. De nombreuses personnes ne l'ont jamais vu, y compris des agents du PAG qui font pourtant des comptages de faune. Cette méconnaissance est flagrante chez certains Teko qui, quand ils les chassent par erreur, ne les consomment pas.

Sur le Maroni, nous avons pu également voir une concordance entre la répartition supposée et les connaissances des chasseurs puisque sur la partie intermédiaire et basse du fleuve, les personnes interrogées savent que l'espèce est présente côté surinamien mais pas français. Cela lui vaut le nom de singe surinamien, doïchi mongi. Plusieurs chasseurs pensent cependant qu'il peut traverser le fleuve plus en amont sur le Haut Maroni et qu'on le retrouve ainsi des deux cotés, mais ce serait surtout des individus perdus.

Cependant tous les témoignages n'étaient pas en accord avec les informations retrouvées dans la littérature. De nombreux témoins, y compris des agents du PAG, maintiennent que le primate est entièrement noir, et pas brun sur le dos comme sur les photos que nous avons en notre possession et les descriptions de la littérature. Il existe bien une espèce du même genre entièrement noire mais qui ne vit en théorie qu'au Brésil, au sud de l'Amazonie.

Nous avons également eu des témoignages indiquant que les rencontres étaient plus fréquentes auparavant, à des périodes où l'orpillage n'était pas développé comme aujourd'hui.

3) Explication de la répartition actuelle

Toutes les espèces du genre *Chiropotes* sont distribuées à faible densité et non équitablement sur le plateau des Guyanes et le bassin amazonien, dans une zone où la diversité des primates est la plus faible, et le saki satan n'y déroge pas (Ayres, 1989). Sa présence restreinte au plateau des Guyanes est potentiellement due à la compétition entre le genre *Chiropotes* et le genre *Cacajao*, qui occupent les forêts plus à l'ouest (Ayres, 1989; Boubli et al., 2008; Boubli, 2002; Shaffer, 2012; Boubli et al., 2008). Cette compétition semble probable puisqu'ils partagent des habitudes alimentaires similaires, tout comme leur mode de locomotion et d'utilisation de l'espace (Ayres 1986, Boubli et al. 2008, Boubli and Lima 2009) (Shaffer, 2012). Il existe cependant une superposition de la répartition en un endroit où des groupes polyspécifiques ont été vus (Boubli, 2002). Il semble qu'il n'y ait pas de concurrence entre *Chiropotes chiropotes* et *Pithecia pithecia* qui utilise d'autres strates arboricoles, pourtant dans une zone sans *Chiropotes* ni *Cacajao* les *Pithecia spp* ont des tailles supérieures, utilisent de plus grands espaces ainsi que la partie supérieure de la canopée (Peres, 1993; Norconk, 2007; Shaffer, 2012).

Ainsi ce n'est certainement pas la seule raison.

La zone de répartition de nombreuses espèces de primates sud américaines est limitée par les fleuves qui sont des barrières historiques, dont la longueur, largeur et le débit sont inversement proportionnels au passage des singes (Lehman, 2004b). C'est le cas chez le saki satan (Lehman, 2004b), qui a une distribution non continue, séparée des autres espèces du genre par le rio Branco, l'Essequibo et l'Amazone (Lehman, 2004a; Norconk, 2007; Shaffer, 2012; Silva Jr et al., 2013; Boubli et al., 2015).

Enfin, l'environnement de l'espèce (sol, végétation, diversité en espèces et taille de l'habitat) a également un rôle prépondérant dans sa distribution, notamment à l'échelle régionale (Lehman, 2004b; Márcio Ayres et al., 2013), en plus des facteurs historiques vus précédemment (Márcio Ayres et al., 2013). C'est le cas chez certains primates qui vivent dans des zones où il y a leur nourriture habituelle et également une autre source d'alimentation secondaire pour les périodes de pénurie (Lehman, 2004b).

Une famille en particulier semble particulièrement importante pour les sakis satan, ce sont les lécythidacées. Comme évoqué précédemment elles sont très présentes dans les milieux des sakis et de plus proposent des fruits non mûrs même en saison sèche. Il s'est avéré que les sakis pouvaient consommer 60% des graines d'un arbre d'où l'importance de la ressource pour les primates (Márcio Ayres et al., 2013).

Une autre espèce est particulièrement importante pour les sakis, *Pouteria melanopoda*, et pourrait avoir influencé la répartition de l'espèce (Norconk et al., 2003).

Ainsi ces familles, mais quelques autres sont des facteurs déterminants quant à la présence de l'espèce. C'est d'ailleurs cohérent avec leur restriction au plateau des Guyanes.

Pourtant, ces espèces sont largement répandues en Guyane, y compris sur le nord du territoire. Elles n'expliquent donc pas l'absence de l'espèce. C'est potentiellement la moindre présence de ces espèces ainsi que la présence d'habitats saisonnièrement secs et broussailleux qui ont prévenu la migration des sakis au nord de la Guyane (Shaffer, 2012). Une répartition plus limitée est souvent l'attribut des espèces aux modes alimentaires spécialisés (Lehman et al., 2006).

Bibliographie

- Ayres J.M., 1989. Comparative feeding ecology of the Uakari and Bearded Saki, Cacajao and Chiropotes. *Journal of Human Evolution*, 18 (7), pp. 697-716.
- Ayres J.M., 1981. Observações sobre a ecologia eo comportamento dos cuxiús (*Chiropotes albinasus* e *Chiropotes satanas*, Cebidae: Primates). *MS thesis, Insituto Nacional de Pesquisas da Amazonia and Fundacao Universidade do Amazonas,*.
- Ayres J.M., Nessimian J.L., 1982. Evidence for insectivory in *Chiropotes satanas*. *Primates*, 23 (3), pp. 458-459.
- Barnett A., 1995. Interviewing local people. Ch.4.3.4. In: *Expedition Field Techniques: Primates*. London, Royal Geographical Society, pp. 38-41.
- Barnett A.A., Boyle S.A., Norconk M.M., Palminteri S., Santos R.R., Veiga L.M., Alvim T.H.G., Bowler M., Chism J., Di Fiore A., Fernandez-Duque E., Guimarães A.C.P., Harrison-Levine A., Hugaasen T., Lehman S., Mackinnon K.C., De Melo F.R., Moreira L.S., Moura V.S., Phillips C.R., Pinto L.P., Port-Carvalho M., Setz E.Z.F., Shaffer C., Da Silva L.R., Da Silva S.D.S.B., Soares R.F., Thompson C.L., Vieira T.M., Vreedzaam A., Walker-Pacheco S.E., Spironello W.R., Maclarnon A., Ferrari S.F., 2012. Terrestrial Activity in Pitheciins (Cacajao, Chiropotes, and Pithecia). *American Journal of Primatology*, 74 (12), pp. 1106-1127.
- Barnett A.A., Boyle S.A., Pinto L.P., Lourenço W.C., Almeida T., Silva W.S., Ronchi-Teles B., Bezerra B.M., Ross C., Maclarnon A., 2012. Primary seed dispersal by three Neotropical seed-predating primates (*Cacajao melanocephalus* ouakary, *Chiropotes chiropotes* and *Chiropotes albinasus*). *Journal of Tropical Ecology*, 28 (06), pp. 543-555.
- Barnett A.A., Shapley B., Lehman S., Mayor M., Henry E., Benjamin P., McGarrill M., Nagala R., 2008. Primate records from the Potaro Plateau, western Guyana, including the first for *Cebus albifrons* east of the Rio Branco, Brazil. *Neotropical Primates*, 8 (1), pp. 35-40.
- Bezerra B.M., Barnett A.A., Souto A.S., Jones G., 2013. Vocal communication in Cacajao, Chiropotes and Pithecia: current knowledge and future directions. Ch.30. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 303-308.
- Bonvicino C.R., Boubli J.P., Otazú I.B., Almeida F.C., Nascimento F.F., Coura J.R., Seuánez H.N., 2003. Morphologic, karyotypic, and molecular evidence of a new form of *Chiropotes* (Primates, Pitheciinae). *American Journal of Primatology*, 61 (3), pp. 123-133.
- Boubli J.P., 1999. Feeding ecology of black-headed uacaris (*Cacajao melanocephalus* *melanocephalus*) in Pico da Neblina National Park, Brazil. *International Journal of Primatology*, 20 (5), pp. 719–749.
- Boubli J.P., 2002. Western extension of the range of Bearded sakis: a possible new taxon of *Chiropotes* sympatric with Cacajao in the Pico da Neblina National Park, Brazil. *Neotropical Primates*, 10 (1), p. 1.
- Boubli J.P., Ribas C., Lynch Alfaro J.W., Alfaro M.E., da Silva M.N.F., Pinho G.M., Farias I.P., 2015. Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine

- hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82 , pp. 400-412.
- Boubli J.P., da Silva M.N.F., Amado M.V., Hrbek T., Pontual F.B., Farias I.P., 2008. A Taxonomic Reassessment of *Cacajao melanocephalus* Humboldt (1811), with the Description of Two New Species. *International Journal of Primatology*, 29 (3), pp. 723-741.
- Boyle S.A., Lourenço W.C., Da Silva L.R., Smith A.T., 2009. Travel and spatial patterns change when *Chiropotes satanas* chiropotes inhabit forest fragments. *International Journal of Primatology*, 30 (4), pp. 515-531.
- Boyle S.A., Smith A.T., 2010. Behavioral modifications in northern bearded saki monkeys (*Chiropotes satanas* chiropotes) in forest fragments of central Amazonia. *Primates*, 51 (1), p. 43.
- Boyle S.A., Smith A.T., Spironello W.R., Zartman C.E., 2013. The behavioral ecology of northern bearded sakis (*Chiropotes satanas* chiropotes) living in forest fragments of Central Brazilian Amazonia. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 255-261.
- Boyle S.A., Thompson C.L., Deluycker A., Alvarez S.J., Alvim T.H., Aquino R., Bezerra B.M., Boubli J.P., Bowler M., Caselli C.B., others, 2015. Geographic comparison of plant genera used in frugivory among the pitheciids *Cacajao*, *Callicebus*, *Chiropotes*, and *Pithecia*. *American journal of primatology*,. Disponible sur Internet: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ajp.22422/pdf> [Consulté le 12/05/2017].
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G., Hilton-Taylor C., 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology*, 16 (4), pp. 909-923.
- Clutton-Brock T., 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature*, 337 (6202), pp. 70-72.
- Cormier L., 2006. A preliminary review of neotropical primates in the subsistence and symbolism of indigenous lowland South American peoples. *Ecological and Environmental Anthropology (University of Georgia)*, p. 21.
- Fernandes, Tail-wagging as a tension relief mechanism in Pithecines.
- Ferrari S.F., de Sousa e Silva Júnior J., de Souza M.A., Albernaz A.L.K., 2013. Conservation Fact Sheet: Brazil. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 373-377.
- Ferrari S.F., Veiga L.M., Pinto L.P., Marsh L.K., Mittermeier R.A., Rylands A.B., 2013. Family Pitheciidae (*Titis*, *Sakis* and *Uacaris*). Ch.12. In: Mittermeier R. A., Rylands A. B., Wilson D. E. (Éd.), *Handbook of the Mammals of the World*. Barcelone, Lynx Edicions, pp. 450-485. vol.3.
- Ferraz G., Russell G.J., Stouffer P.C., Bierregaard R.O., Pimm S.L., Lovejoy T.E., 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100 (24), pp. 14069–14073.

- Fleagle J.G., Meldrum D.J., 1988. Locomotor behavior and skeletal morphology of two sympatric pitheciine monkeys, *Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*. *American Journal of Primatology*, 16 (3), pp. 227-249.
- Fleagle J.G., Mittermeier R.A., 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 52 (3), pp. 301-314.
- Fooden J., 1964. Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild-shot guianan monkeys. *American journal of physical anthropology*, 22 (2), pp. 227-231.
- Frazão E. da R., 1991. Insectivory in free-ranging bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*). *Primates*, 32 (2), pp. 243-245.
- Freeland W.J., Janzen D.H., 1974. Strategies in Herbivory by Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds. *The American Naturalist*, 108 (961), pp. 269-289.
- Gajapersad K., Mackintosh A., Benitez A., Payan E., 2012. A Survey of the Large Mammal Fauna of the Kwamalasamutu Region, Suriname. Ch.12. In: Alonso L. E., O'Shea B. J., Larsen T. H. (Éd.), *A rapid biological assessment of the Kwamalasamutu region, southwestern Suriname*. Bristol, Conservation international, pp. 150-156.
- Gervais P., 1854. *Histoire naturelle des mammifères, avec l'indication de leurs moeurs et de leurs rapports avec les arts, le commerce et l'agriculture: Primates, cheiroptères, insectivores et rongeurs*. L. Curmer Histoire naturelle des mammifères, avec l'indication de leurs moeurs et de leurs rapports avec les arts, le commerce et l'agriculture. Disponible sur Internet: <https://books.google.com.br/books?id=kMg8AAAAcAAJ>.
- Gregory L.T., 2011. *Socioecology of the guianan bearded saki, Chiropotes sagulatus*. PhD Thesis, Kent State University, 214 p.
- Gregory L.T., Norconk M.A., 2013. Comparative socioecology of sympatric, free-ranging white-faced and bearded saki monkeys in Suriname: preliminary data. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 285-294.
- Gregory T., Bowler M., 2016. Male-male affiliation and cooperation characterize the social behavior of the large-bodied pitheciids, *Chiropotes* and *Cacajao* : A review: Male-Male Affiliative Behavior in *Chiropotes* and *Cacajao*. *American Journal of Primatology*, 78 (5), pp. 550-560.
- Gregory T., Mullett A., Norconk M.A., 2014. Strategies for navigating large areas: A GIS spatial ecology analysis of the bearded saki monkey, *Chiropotes sagulatus*, in Suriname. *American Journal of Primatology*, 76 (6), pp. 586-595.
- Hakeem A., Sandoval G.R., Jones M., Allman J., 1996. Brain and life span in primates. In: Birren J. E., Schaie K. W. (Éd.), *Handbook of the psychology of aging*. 4^e éd. San Diego, Academic Press, Inc, pp. 78-104. Disponible sur Internet: <http://www.allmanlab.caltech.edu/PDFs/HakeemSandovalJonesAllman1996.pdf>.
- Hansen E., Richard-Hansen C., 2000. *Faune de Guyane : guide des principales espèces soumises à réglementation*. Garies, R.Le Guen, 152 p. p.

- Hershkovitz P., 1985. A preliminary taxonomic review of the South American bearded saki monkeys genus *Chiropotes* Cebidae, Platyrrhini, with the description of a new subspecies. *Fieldiana: Zoology (New Series)*, 27, pp. 1-46.
- IUCN, 2008. *Chiropotes chiropotes* (Bearded Saki, Brown-backed Bearded Saki, Red-backed Bearded Saki). Disponible sur Internet: <http://www.iucnredlist.org/details/43891/0> [Consulté le 26/03/2017].
- IUCN France, MNHN, GEPOG, Kwata, Biotope, Hydreco OSL, 2017. *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitres de la Faune vertébrée de Guyane*. Paris, Pure Impression, 36 p.
- Kay R.F., Meldrum D.J., Takai M., 2013. Pitheciidae and other platyrrhine seed predators. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 3-12.
- Kinzey W.G., 1992. Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 88 (4), pp. 499–514.
- Kinzey W.G., Norconk M.A., 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 81 (1), pp. 5–15.
- Kinzey W.G., Norconk M.A., 1993. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology*, 14 (2), pp. 207-227.
- Lehman S.M., 2004a. Biogeography of the primates of Guyana: effects of habitat use and diet on geographic distribution. *International Journal of Primatology*, 25 (6), pp. 1225–1242.
- Lehman S.M., 2004b. Distribution and Diversity of Primates in Guyana: Species-Area Relationships and Riverine Barriers. *International Journal of Primatology*, 25 (1), pp. 73-95.
- Lehman S.M., 2006. Nested Distribution Patterns and the Historical Biogeography of the Primates of Guyana. Ch.2. In: Lehman S. M., Fleagle J. G. (Éd.), *Primate biogeography: progress and prospects*. USA, Springer, pp. 63-80.
- Lehman S.M., Fleagle J.G. (Éd.), 2006. *Primate biogeography: progress and prospects*. New York, Springer, 535 p. Developments in primatology : progress and prospects.
- Lehman S.M., Sussman R.W., Phillips-Conroy J., Prince W., 2006. Ecological biogeography of primates in Guyana. In: *Primate biogeography*. Springer, pp. 105–130. Disponible sur Internet: http://link.springer.com/chapter/10.1007/0-387-31710-4_4 [Consulté le 11/05/2017].
- Lehman S.M., Vié J.-C., Norconk M.A., Portillo-Quintero C., Urbani B., 2013. The Guyana Shield: Venezuela and the Guyanas. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 311-319.
- Longin G., 2016. *La pêche chez les Wayana, Teko et Aluku en 2014 sur le Haut-Maroni, (Guyane française): Complémentarité des enquêtes halieutiques et des cartes cognitives*. Mémoire de Master 2, Agrocampus Ouest, Rennes, 238 p.

- Mantyka-pringle C.S., Martin T.G., Rhodes J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology*, 18 (4), pp. 1239-1252.
- Márcio Ayres J., Prance G.T., Barnett A.A., Veiga L.M., Boubli J.-P., 2013. On the distribution of Pitheciine monkeys and Lecythidaceae trees in Amazonia. Ch.12. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 127-140.
- Milton K., 1984. The role of food-processing factors in primate choice. In: Rodman P. S., Cant J. G. H. (Éd.), *Adaptation for Foraging in Nonhuman Primates: Contribution to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys, and Apes*. New York, Paperback, pp. 249-279.
- Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, 2017. *Taxon: Chiropotes chiropotes (Animalia)*. CITES Convention de Washington. Disponible sur Internet: <https://cites.application.developpement-durable.gouv.fr/viewtaxon.do?id=26546> [Consulté le 24/08/2017].
- Mittermeier R.A., 1987. Effects of Hunting on Rain Forest Primates.pdf.
- Mittermeier R.A., 1991. Hunting and its effects on wild primate populations in Suriname. Ch.7. In: Redford K. H., Robinson J. G. (Éd.), *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 93-107.
- Mittermeier R.A., Coimbra-Filho A.F., 1977. Primate Conservation in Brazilian Amazonia. Ch.5. In: Bourne G. H., Rainier de Monaco (Éd.), *Primate Conservation*. New York, Academic Press, pp. 117-166. Disponible sur Internet: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780125761505500108>.
- Mittermeier R.A., Konstant W.R., Ginsberg H., van Roosmalen M.G., da Silva E.C., 1983. Further evidence of insect consumption in the bearded saki monkey, *Chiropotes satanas chiropotes*. *Primates*, 24 (4), pp. 602-605.
- Moore J., 1984. Female transfer in primates. *International Journal of Primatology*, 5 (6), p. 537.
- Myers P., Espinosa R., Parr C.S., Jones T., Hammond G.S., Dewey A., 2017. *Chiropotes satanas (brown-bearded saki)*. The Animal Diversity Web, University of Michigan. Disponible sur Internet: http://animaldiversity.org/accounts/Chiropotes_satanas/ [Consulté le 28/02/2017].
- NaturaLista, 2016. *Saki barbudo rojizo (Chiropotes chiropotes)*. NaturaLista. Disponible sur Internet: <http://www.naturalista.mx/taxa/74186-Chiropotes-chiropotes> [Consulté le 15/09/2017].
- Norconk M.A., 2013. Conservation Fact Sheet: Suriname. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 383-385.
- Norconk M.A., 2007. Sakis, uacaris, and titi monkeys. *Behav. Ecol, Sociobiol*, 41 , pp. 291-309.
- Norconk M.A., Kinzey W.G., 1994. Challenge of neotropical frugivory: Travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *American Journal of Primatology*, 34 (2), pp. 171-183.

- Norconk M.A., Raghanti M.A., Martin S.K., Grafton B.W., Gregory L.T., De Dijn B.P., 2003. Primates of Brownsberg Natuurpark, Suriname, with particular attention to the pitheciins. *Neotropical Primates*, 11 (2), pp. 94–100.
- Norconk M.A., Veres M., 2011. Physical Properties of Fruit and Seeds Ingested by Primate Seed Predators with Emphasis on Sakis and Bearded Sakis. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 294 (12), pp. 2092-2111.
- Norconk M.A., Wright B.W., Conklin-Brittain N.L., Vinyard C.J., 2009. Mechanical and Nutritional Properties of Food as Factors in Platyrrhine Dietary Adaptations. In: Garber P. A., Estrada A., Bicca-Marques J. C., Heymann E. W., Strier K. B. (Éd.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. New York, NY, Springer New York, pp. 279-319. Disponible sur Internet: https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_11.
- Palminteri S., Powell G., Adamek K., Tupayachi R., 2013. Competition between pitheciines and large Ara macaws, two specialist seed-eaters. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 114-126. Disponible sur Internet: <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781139034210A026> [Consulté le 15/09/2017].
- Peetz A., 2001. *Ecology and social organization of the bearded saki Chiropotes satanas chiropotes (Primates: Pitheciinae) in Venezuela*.
- Perelman P., Johnson W.E., Roos C., Seuánez H.N., Horvath J.E., Moreira M.A.M., Kessing B., Pontius J., Roelke M., Rumpler Y., Schneider M.P.C., Silva A., O'Brien S.J., Pecon-Slattey J., 2011. A Molecular Phylogeny of Living Primates. *PLoS Genetics*, 7 (3), p. e1001342.
- Peres C.A., 1993. Notes on the ecology of buffy saki monkeys (*Pithecia albicans*, Gray 1860): A canopy seed-predator. *American Journal of Primatology*, 31 (2), pp. 129–140.
- Pinto L.P., Barnett A.A., Bezerra B.M., Boubli J.P., Bowler M., de Alcântara Cardoso N., Caselli C.B., Ospina Rodríguez M.J., Santos R.R., Freire Setz E.Z., Maria Veiga L., 2013. Why we know so little: the challenges of fieldwork on the Pitheciids. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 145-150.
- Russel A. Mittermeier, van Roosmalen M.G., 1981. Preliminary Observations on Habitat Utilization and Diet in Eight Surinam Monkeys. Disponible sur Internet: <http://sci-hub.cc/http://www.karger.com/Article/Pdf/156007#> [Consulté le 26/04/2017].
- Setz E.Z.F., Pinto L.P., Bowler M., Barnett A., Vié J.-C., Boubli J.P., Norconk M.A., 2013. Pitheciins: use of time and space. Ch.7. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A., Vié J.-C. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 72-83.
- Shaffer C., 2012. *Ranging behavior, group cohesiveness, and patch use in northern bearded sakis (Chiropotes sagulatus) in Guyana*. Disponible sur Internet: <http://openscholarship.wustl.edu/etd/726/> [Consulté le 20/04/2017].
- Shaffer C.A., 2013a. Feeding ecology of northern bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in Guyana. *American journal of primatology*, 75 (6), pp. 568-580.

- Shaffer C.A., 2013b. Gis analysis of patch use and group cohesiveness of bearded sakis (*chiropotes sagulatus*) in the upper essequibo conservation concession, guyana. *American Journal of Physical Anthropology*, 150 (2), pp. 235-246.
- Silva Jr J.S., Figueiredo-Ready W.M.B., Ferrari S.F., 2013. Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 31-42.
- ter Steege H., 1993. Introduction. Ch.1. In: ter Steege H. (Éd.), *Patterns in tropical rain forest in Guyana*. Wageningen, Stichting Tropenbos., pp. 9-17.
- Sussman R.W., Phillips-Conroy J.E., 1995. A survey of the distribution and density of the primates of Guyana. *International Journal of Primatology*, 16 (5), pp. 761–791.
- Terhune C.E., 2011. Dietary correlates of temporomandibular joint morphology in New World primates. *Journal of Human Evolution*, 61 (5), pp. 583-596.
- Thoisy B. de, Dewynter M., 2005. *Les primates de Guyane : les espèces, leur biologie et leur avenir*. Cayenne, SEPANGUY, 68 p. p. Nature Guyanaise.
- Thoisy B. de, Richard-Hansen C., Peres C.A., 2009. Impacts of Subsistence Game Hunting on Amazonian Primates. In: Garber P. A., Estrada A., Bicca-Marques J. C., Heymann E. W., Strier K. B. (Éd.), *South American Primates*. New York, NY, Springer New York, pp. 389-412. Disponible sur Internet: http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-78705-3_15 [Consulté le 12/05/2017].
- de Thoisy B., Vié J.-C., 1998. Faune et activités humaines: exploitation forestière et chasse en Guyane française. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 40 (1), pp. 103-120.
- Van Roosmalen M.G., Mittermeier R.A., Fleagle J.G., 1988. Diet of the northern bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): a neotropical seed predator. *American Journal of Primatology*, 14 (1), pp. 11-35.
- Van Roosmalen M.G., Mittermeier R.A., Milton K., 1981. The bearded sakis, genus *Chiropotes*. *Ecology and behavior of neotropical primates*, 1 , pp. 419-441.
- Veiga L.M., 2013. *Evolutionary biology and conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press.
- Veiga L.M., Ferrari S.F., 2013. Ecology and behavior of bearded sakis (genus *Chiropotes*). In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 240-249.
- Vié J.-C., 2013. Conservation Fact Sheet: French Guiana. In: Veiga L. M., Barnett A. A., Ferrari S. F., Norconk M. A. (Éd.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 381-382.
- Walker S.E., 1996. The evolution of positional behavior in the saki-uakaris (*Pithecia*, *Chiropotes*, and *Cacajao*). In: *Adaptive radiations of Neotropical primates*. Springer, pp. 335-367.