



Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

## L'orang-outan fossile de Hoà Binh (Viêt-nam) : poids corporel et hypothèse locomotrice

Anne-Marie Bacon <sup>a,\*</sup>, Vu The Long <sup>b</sup>

<sup>a</sup> *Dynamique de l'évolution humaine, UPR 2147, 44, rue de l'Amiral-Mouchez, 75014 Paris, France*

<sup>b</sup> *National Centre for Social Sciences and Humanities of Vietnam, Institute of Archaeology, 61, Phan Chu Trinh, Hanoi, Viêt-nam*

Reçu le 30 septembre 2002 ; accepté le 20 mai 2003

Présenté par Yves Coppens

### Résumé

La découverte du premier squelette complet d'un orang-outan adulte (*Pongo pygmaeus*), probablement une femelle, dans la région de Hoà Binh au Viêt-nam, apporte des informations inédites sur l'histoire de ces grands singes. Nous avons utilisé deux types de paramètres pour estimer son poids corporel : dentaire (la surface de la couronne des dents jugales) et squelettique (longueurs du fémur, du radius et du tibia). Les estimations les plus plausibles donnent un intervalle de 70,9–112,4 kg pour la  $M^1$  (en moyenne 89,3 kg) et un intervalle de 67,9–98,1 kg pour la  $M_1$  (en moyenne 81,6 kg). D'après les observations faites par Sugardjito et van Hoof chez les orangs-outans actuels, un poids élevé a une influence à la fois sur le mode de locomotion et sur la hauteur des déplacements dans la canopée. **Pour citer cet article** : A.-M. Bacon, V.T. Long, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**The orang-utan of Hoà Binh (Vietnam): body weight and locomotor hypothesis.** The discovery of the first complete skeleton of an adult orang-utan (*Pongo pygmaeus*), probably a female, in the Hoà Binh province, Vietnam, brings original data about the evolution of these primates. We have predicted the body weight of this orang-utan by using two parameters : dental (crown area of cheek teeth) and skeletal (lengths of femur, radius and tibia). The dental dimensions give plausible predicted estimates of body weights that range between 70.9–112.4 kg for  $M^1$  (with a mean of 89.3 kg) and 67.9–98.1 kg for  $M_1$  (with a mean of 81.6 kg). From the observations of Sugardjito and van Hoof [21] on modern orang-utans, heavy body weights have some influence both on the employment of certain types of locomotion and on travelling heights. **To cite this article** : A.-M. Bacon, V.T. Long, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés* : *Pongo pygmaeus* ; Viêt-nam ; Poids corporel ; Dents ; Os longs

*Keywords*: *Pongo pygmaeus*; Vietnam; Body weight; Teeth; Long bones

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [bacon@ivry.cnrs.fr](mailto:bacon@ivry.cnrs.fr) (A.-M. Bacon).

## Abridged version

### 1. Introduction

The presence of numerous isolated teeth of orang-utans (*Pongo pygmaeus*) in faunal assemblages of Pleistocene and Holocene sites from Southeast Asia shows that in the past these primates were abundant on the mainland as well as on islands (Laos, Thailand, Vietnam, southern China, Cambodia, Sumatra, Java and Borneo). Until the discovery in Vietnam in 1997 of the complete skeleton of an adult individual, nothing was known about the size and body proportions of these apes [1, 2]. This specimen as well as the remains of a juvenile orang-utan were collected in a cave in the Hoà Binh Province, district of Luong Son, northern Vietnam. The results confirm that ancient orang-utans had bigger teeth than modern ones (composed of the two subspecies *P. p. pygmaeus* and *P. p. abelii*). The small size of canines and the presence of a marked cingulum on the lingual surface suggest that this adult individual was a female [1]. Its limb proportions are comparable to those of modern orang-utans [2]. These similarities suggest that the Hoà Binh orang-utan was arboreal.

Since the first descriptions of dental material of fossil *Pongo*, some authors have raised the question about body size: did extinct orang-utans have larger body size than extant species [18] or did they have the same body size but larger teeth [3, 8, 10, 12]? For Smith and Pilbeam [18], the body size of Pleistocene orang-utans would have been larger than that of modern orang-utans (*contra* [3, 8, 12]). For these authors, orang-utans ancestors would have been less arboreal and closer to chimpanzees in their use of terrestrial substrate. Drawhorn [3] considers that orang-utans ancestors were rather arboreal.

The adult individual of Hoà Binh represents the first complete skeleton of a fossil orang-utan ever discovered in Southeast Asia. We present several estimations of its body weight by using equations of regression calculated on dental and skeletal parameters [7, 9]. We discuss the influence of body weight on the locomotion for this fossil orang-utan.

### 2. Material and methodology

Body weight of the Hoà Binh orang-utan is estimated using equations of linear regression calculated by

Gingerich et al. [7] on cheek teeth from a sample of 18 modern orang-utans. We only consider the parameters that present the highest correlations with body weight, the tooth crown area (mesial-distal crown length multiplied by buccal-lingual width) of M1 and M2 and that of the series of lower cheek teeth ( $P_3$ – $M_2$ ). We also used linear regression equations calculated by Harting-Sherer and Martin [9] on bones lengths (radius, humerus and femur) from a sample of 10 modern orang-utans.

We estimated for comparison body weights in a sample of modern skeletons of orang-utans composed of seven individuals of *Pongo pygmaeus pygmaeus* from Borneo (five males and two females) and four individuals of *Pongo pygmaeus abelii* from Sumatra (three males and one female), housed in the National Museum of Natural History (Leiden). Original data are compiled in Table 1 and details of equations in Table 2.

### 3. Predicted body weights

#### 3.1. Predicted body weights from dental dimensions

**3.1.1. Modern orang-utans.** Table 2 presents predicted body weights for modern orang-utans. We observe an important difference between predicted weights from M1 and those from M2, the first molars being superior to the second. Data for males are comprised between 49.8 and 89.8 kg for  $M^1$ , 53.7 and 89.9 kg for  $M_1$ , 34 and 51 kg for  $M^2$  and 41.5 and 63.4 kg for  $M_2$ . Concerning females, we calculated respectively for  $M^1$ ,  $M_1$ ,  $M^2$  and  $M_2$  ranges of 32.7–52.8 kg; 47–62.2 kg; 21.3–44 kg and 34.4–46.4 kg.

**3.1.2. The orang-utan from Hoà Binh.** Predicted body weights for the *Pongo* from Hoà Binh on the basis of molar dimensions give an important range (27 kg between  $M^1$  and  $M_2$ ): 89.3 kg for  $M^1$ , 81.6 kg for  $M_1$ , 63.5 kg for  $M^2$  and 61.6 kg for  $M_2$ . The estimate for  $P_3$ – $M_2$  is 62.3 kg.

#### 4. Predicted body weights from skeletal dimensions

##### 4.1. Modern orang-utans

Predicted body weights estimated using skeletal dimensions are lower than those estimated on the basis of dental dimensions (Table 2). The data on long bone lengths present ranges as important as those obtained from the teeth. For the femur, the weight of males'

ranges is comprised between 30.9 and 83.1 kg, for the radius 30.9 and 74.1 kg and for the tibia 28.4 and 70.7 kg. Concerning females, we find, respectively, for the same bone ranges, between 35.4 kg and 44.6 kg for the femur, 26.9 kg and 41.6 kg for the radius and 24.5 kg and 41.6 kg for the tibia.

#### 4.2. The orang-utan from Hoà Binh

Estimates of body weights on the basis of long bones are: 83.1 kg for the radius, 74.1 kg for the femur and 58.8 kg for the tibia. The range of 24.3 kg is important.

#### 5. Discussion

In primates, only some skeleton elements have been used to predict body weight but any appeared satisfactory: dental and cranial dimensions, trunk length, midshaft circumferences/diameters and weights of long bones etc. (see Harting-Sherer and Martin [9] for complete references about this subject). We have selected here the regression analysis used by Gingerich et al. [7] and Harting-Sherer and Martin [9] for two reasons: (i) Equations are based on a sample of modern orang-utans and (ii) the parameters are diversified (cheek teeth surface crown area and length of long bones).

The results show a great variability for a same individual (Table 2). Concerning the *Pongo* from Hoà Binh, predicted weights range between 58.8 kg for the tibia length and 89.3 kg for  $M^1$  dimensions. In order to evaluate the most plausible estimates, we refer to the sample of modern orang-utans. Body weights of wild animals are based on a small sample of individuals, often less than five for each sex [4, 8, 11, 14, 15, 19]. Jungers [11] notes that adult male *P. p. pygmaeus* weighs 75–78 kg, while females average 33–36 kg (18 specimens) (Table 3). Globally, predicted body weights from lengths of long bones do not correspond to body weights of wild animals (Table 2). Concerning dental dimensions, body weights predicted from  $M^1$  and  $M_1$  are the most consistent. Predicted body weights for the Hoà Binh *Pongo* give a range of 70.9–112.4 kg for  $M^1$  (with a mean of 89.3 kg) and a range of 67.9–98.1 kg for  $M_1$  (with a mean of 81.6 kg). In the first analysis [1], we suggested that the *Pongo* from Hoà Binh is a female. Estimates of body weight suggest that this *Pongo* is also heavier than modern orang-utans females. On the basis of the field study of Sugar-djito and van Hoof [21] on a sample of modern orang-

utans, large body weights have a significant influence on the used types of locomotion (heavier animals more often take ‘tree swaying’ than ‘quadrupedal walking’ and on travelling and resting heights (in lower strata of canopy). That was probably the case for the orang-utan from Hoà Binh.

## 1. Introduction

La présence de nombreuses dents d’orang-outans dans les associations fauniques des sites pléistocènes et holocènes du Sud-Est de l’Asie montre que, dans le passé, ces primates étaient largement répartis sur la zone continentale et insulaire (Laos, Thaïlande, Viêt-nam, Chine du Sud, Cambodge, Sumatra, Java, Bornéo). Pourtant, jusqu’à la découverte au Viêt-nam, en 1997, du squelette complet d’un sujet adulte, on ne savait rien de la taille et des proportions corporelles de ces grands singes fossiles [1, 2]. Ce squelette, avec les restes crâniens d’un individu juvénile, a été mis au jour dans une grotte de la province de Hoà Binh, dans le district de Luong Son, dans le Nord du Viêt-nam. L’ancienneté de ce fossile n’est pas connue : aucune faune ne permet de le dater et l’analyse au carbone 14 s’est révélée infructueuse.

Les dimensions dentaires du fossile de Hoà Binh confirment, par leur grande taille, les observations faites sur les orang-outans anciens par Hooijer [10] et Schwartz et al. [17]. Cependant, ni la taille des dents, ni leur morphologie ne permettent de le rapprocher des sous-espèces fossiles de *Pongo pygmaeus* définies à ce jour : *P. p. palaeosumatrensis* de Sumatra, *P. p. weidenreichi* du Sud de la Chine, *P. p. ciochoni*, *P. p. devosi*, *P. p. fromageti* et *P. p. kalkei* [10, 16, 17], ou encore de l’espèce *Pongo hooijeri* du Nord du Viêt-nam [17]. Il est également difficile de rapprocher cet individu de l’une des deux sous-espèces actuelles, *Pongo pygmaeus pygmaeus* de Bornéo ou *Pongo pygmaeus abelii* de Sumatra.

La petite taille des canines et la présence d’un cingulum marqué sur la face linguale laisse penser que l’orang-utan de Hoà Binh était une femelle [1]. La longueur de ses membres montre qu’il était cependant plus grand que les femelles actuelles, mais leurs proportions sont comparables à l’espèce actuelle [2]. Ces similitudes suggèrent que le mode de locomotion de l’individu de Hoà Binh était semblable à celui des orang-outans d’aujourd’hui. Des bras très longs et des

articulations très mobiles permettent aux orangs-outans de se déplacer dans les arbres en une gamme variée de mouvements, décomposée en brachiation, suspension, grimper et marche quadrupède [5, 6, 13, 20].

Avant cette découverte, différents auteurs avaient proposé une vague estimation de la taille corporelle des orangs-outans fossiles d'après les dimensions de leurs dents, seuls éléments alors connus [3, 8, 10, 12, 18]. Pour Smith et Pilbeam [18], la taille du corps des orangs-outans pléistocènes aurait été plus imposante que celle des orangs-outans actuels (*contra* [3, 8, 12]). Groves [8] estime, au contraire, que le fait que les individus appartenant à la sous-espèce *P. p. palaeosumatrensis* aient des dents de plus grande taille que celles des actuels n'implique pas forcément que ces animaux soient aussi plus grands.

Smith et Pilbeam [18] ainsi que Drawhorn [3] ont poussé plus loin leurs hypothèses, en donnant un avis sur le mode de locomotion de ces orangs-outans fossiles. Pour les premiers, les ancêtres des orangs-outans devaient être, au Pliocène, moins arboricoles que leurs descendants et plus proches des chimpanzés dans leur utilisation du substrat terrestre. En l'absence de tout élément squelettique, ils ne précisent cependant pas leur mode de locomotion. Drawhorn [3] considère les ancêtres des orangs-outans modernes comme des formes plutôt arboricoles.

L'orang-outan adulte de Hoà Binh est le premier squelette complet d'un orang-outan fossile découvert à ce jour. Nous présentons dans cet article plusieurs estimations de son poids corporel, sur la base des droites de régression calculées à partir de deux types de paramètres, dentaire et squelettique [7, 9]. Nous comparons ces estimations à celles faites sur un échantillon d'orang-outans actuels, afin de tester leur plausibilité. Enfin, nous concluons cette analyse sur l'influence qu'a pu avoir le poids corporel de cet orang-outan ancien sur son mode de locomotion.

## 2. Matériel et méthode

Le poids corporel de l'orang-outan de Hoà Binh a été estimé sur la base de différentes équations de régression. Nous avons utilisé les travaux de Gingerich et al. [7] pour les paramètres dentaires. Les équations de régression linéaire du poids du corps sur la taille des dents jugales ont été calculées par ces auteurs sur

18 orangs-outans actuels. Nous avons retenu pour notre étude les paramètres qui présentent les corrélations les plus fortes avec le poids du corps. Il s'agit de la surface de la couronne des premières et des deuxièmes molaires  $M^1$ ,  $M_1$ ,  $M^2$  et  $M_2$ , ainsi que celle des dents jugales inférieures ( $P_3$ – $M_2$ ). La surface de la couronne est définie comme le produit de la longueur mésio-distale ( $L$ ) par la largeur bucco-linguale ( $I$ ) ( $S = L \times I$ ).

Les droites de régression calculées sur les paramètres squelettiques proviennent des travaux de Harting-Sherer et Martin [9]. Il s'agit de la longueur totale des os longs (radius, fémur et tibia), définie par les auteurs comme la distance entre le point le plus proximal et le point le plus distal de l'os. Les équations de régression linéaire ont été définies sur le squelette des membres de 10 orangs-outans adultes (avec l'option RMA, *Reduced Major Axis*, pour modèle statistique).

Nous avons, dans un premier temps, estimé le poids corporel à partir des deux « types » de paramètres, dentaire et squelettique, sur un échantillon de primates actuels comprenant des sujets adultes : sept individus de la sous-espèce de Bornéo *Pongo pygmaeus pygmaeus* (cinq mâles et deux femelles) et quatre individus adultes de la sous-espèce de Sumatra *Pongo pygmaeus abelii* (trois mâles et une femelle). Les squelettes de ces orangs-outans sont conservés au Musée national d'Histoire naturelle de Leiden, en Hollande.

Les dimensions dentaires et les longueurs des os longs de l'orang-outan de Hoà Binh ont été prises sur le spécimen original conservé au Musée de la province de Hoà Binh au Viêt-nam [1, 2]. Toutes les mesures sont regroupées dans le [Tableau 1](#). Le détail des équations de régression utilisées pour l'ensemble de ces analyses est exposé dans le [Tableau 2](#).

## 3. Estimations du poids corporel

### 3.1. Le poids corporel estimé à partir des dimensions dentaires

#### 3.1.1. Les orangs-outans actuels

Le [Tableau 2](#) montre les résultats des estimations faites sur notre échantillon d'orang-outans actuels. Nous observons une grande différence entre les poids estimés à partir des  $M_1$  et ceux estimés à partir des  $M_2$ , les premières données étant toujours supérieures aux secondes. Les résultats obtenus à partir de la série des dents jugales ( $P_3$ – $M_2$ ) sont également inférieurs aux

Tableau 1

Mesures relevées sur les orangs-outans actuels et sur l'orang-outan de Hoà Binh (HB). Toutes les données sont en millimètres. Pour les dents, la première mesure correspond à la longueur mésio-distale et la seconde à la largeur bucco-linguale.

Measurements from modern orang-utans and from the individual of Hoà Binh (HB). All figures are in millimetres. For teeth, the first measurement corresponds to the mesiodistal length and the second measurement to the buccolingual width.

Espèce	S	N°	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	fémur	radius	tibia
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	37701	14,4–14,8	12,5–15	15–13	16,6–14	15–11,1	12–12	254	320	210
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	1561	13,1–13,2	14,1–14	13,1–12	14,5–13,6	14,4–10	11,5–12	284	368	246
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	7128	13,3–14,1	13,2–14,1	13,7–12,2	14,6–14,1	14–9,6	9,8–11,5	295	341	254
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	37726	13,3–13,7	14,2–15	14,5–11,7	15–13,2	15,6–9,8	11,3–11	271	365	238
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	12706	13,6–15	12,5–16,2	14,7–12,6	14–13,7	15,2–11	11,2–12,1	259	334	216
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	37721	12–12,4	11,1–13	13–10,5	13–11,2	12,4–8,2	10,3–9,9	246	338	220
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	4602	10,1–11,3	9,6–11,7	11,9–10,6	12,1–11,1	12,2–9	8,9–10	258	330	230
<i>P. p. abelii</i>	M	1852	12,7–12,1	13,6–13,6	13,2–11,4	13,8–12,5	12,6–8,3	9,8–8,8	292	380	260
<i>P. p. abelii</i>	M	1801	11,7–12,6	11,3–14	12,7–10,8	13,3–12,6	12,6–9	-	251	334	216
<i>P. p. abelii</i>	M	1799	13,2–14	13,7–14,3	13,8–13	14,6–13,5	14,3–11,5	11,4–12,1	240	317	215
<i>P. p. abelii</i>	F	873	12–12,8	13,2–14,7	12,8–11,9	14,1–13	13,8–10	11,6–12,2	—	309	208
<i>PongoHB</i>	F	HB	14,3–15	15,8–16,1	14,3–12,9	16–14,3	13,1–11,5	11,6–12,7	290	395	250

résultats des M1 et plus proches de ceux des M2. Ainsi, pour les M<sup>1</sup>, les poids des mâles se répartissent en moyenne entre 49,8 et 89,8 kg, pour les M<sub>1</sub> entre 53,7 et 89,9 kg, pour les M<sup>2</sup> entre 34 kg et 51 kg et, pour les M<sub>2</sub>, entre 41,5 et 63,4 kg. En ce qui concerne les femelles, nous avons respectivement les poids moyens de 32,7 et 52,8 kg pour les M<sup>1</sup>, 47 et 62,2 kg pour les M<sub>1</sub>, 21,3 et 44 kg pour les M<sup>2</sup>, et 34,4 et 46,4 kg pour les M<sub>2</sub>.

La série des dents jugales donne des résultats compris entre 22,1 et 48,2 kg pour les mâles, 25 kg et 37,5 kg pour les femelles.

### 3.1.2. L'orang-outan de Hoà Binh

Les estimations du poids corporel faites à partir des molaires de l'orang-outan de Hoà Binh donnent des écarts tout aussi importants entre les M1 et les M2 : 89,3 kg pour la M<sup>1</sup>, 81,6 kg pour la M<sub>1</sub>, 63,5 kg pour la M<sup>2</sup> et 61,6 kg pour la M<sub>2</sub>. La fourchette de poids entre M<sup>1</sup> et M<sub>2</sub> est de 27 kg. L'estimation faite à partir de la série de dents jugales (P<sub>3</sub>–M<sub>2</sub>) donne un poids de 62,3 kg, voisin de ceux estimés à partir des deuxièmes molaires.

## 3.2. Le poids corporel estimé à partir des dimensions squelettiques

### 3.2.1. Les orangs-outans actuels

Globalement, pour sept individus sur 11, les estimations faites sur les os longs donnent des poids relativement faibles, inférieurs à ceux estimés à partir des

premières molaires inférieures et supérieures (Tableau 2). Les estimations obtenues à partir de la longueur des os longs (fémur, radius et tibia) montrent cependant des écarts aussi importants que ceux observés entre les différents paramètres dentaires.

Pour le fémur, le poids des mâles est compris entre 30,9 kg et 83,1 kg, pour le radius entre 30,9 kg et 74,1 kg et pour le tibia entre 28,4 kg et 70,7 kg. Chez les femelles, nous trouvons respectivement entre 35,4 kg et 44,6 kg pour le fémur, 26,9 kg et 41,6 kg pour le radius et 24,5 kg et 41,6 kg pour le tibia.

### 3.2.2. L'orang-outan de Hoà Binh

Le poids corporel de l'orang-outan de Hoà Binh estimé à partir des os longs donnent les résultats suivants : 83,1 kg pour le radius, 74,1 kg pour le fémur et 58,8 kg pour le tibia. Ici encore, comme pour les données dentaires, nous obtenons un écart important de 24,3 kg.

## 4. Discussion

Chez les primates, certaines parties du squelette ont été utilisées pour estimer le poids du corps, mais aucune ne se révèle pleinement satisfaisante : dimensions dentaires et crâniennes, longueur du tronc, circonférence, diamètre et poids des os longs etc. (se reporter à Harting-Sherer et Martin [9] pour une liste bibliographique détaillée sur ce sujet). Parmi ces multiples possibilités, nous avons sélectionné les travaux



Tableau 2

Estimations du poids corporel d'un échantillon d'orangs-outans actuels tous adultes (*P. p. abelii* et *P. p. pygmaeus*) et sur l'orang-outan de Hoà Binh, d'après les équations de régression établies par Gingerich et al. [7] et Harting-Sherer et Martin [9]. Les données entre parenthèses correspondent à l'intervalle de confiance de 95%. Les paramètres utilisés sont pour Gingerich et al. [7] la surface de la couronne (la longueur mésio-distale (*L*) multipliée par la largeur bucco-linguale (*l*)) et pour Harting-Sherer et Martin [9] la longueur des os longs. Nous avons mis en gras les estimations qui tombent dans l'intervalle de poids des animaux actuels (cf. Tableau 3). (\*) Uniquement P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub>.

Predicted body weights for a sample of modern adult orang-utans (*P. p. abelii* et *P. p. pygmaeus*) and for the orang-utan of Hoà Binh, based on equations of Gingerich et al. [7] and Harting-Sherer et Martin [15]. Data in brackets correspond to 95% confidence interval. The parameters are for Gingerich et al. [7] the tooth crown area (mesial-distal crown length multiplied by buccal-lingual width) and for Harting-Sherer et Martin [9] the length of the bones. We put estimated weights in bold type when they fall in ranges of variation of modern wild animals (see Table 3). (\*) Only P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub>.

Espèce	S	N°	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	P <sub>3</sub> -M <sub>2</sub>	fémur	radius	tibia
<i>P.p. pygmaeus</i>	M	37701	<b>89,8</b> (70,6–114,2)	42,6 (35,3–51,5)	<b>89,9</b> (74,4–108,6)	63,4 (53,9–74,6)	48,2 (31,4–56,7)	34,6	32,3	25,7
<i>P.p. pygmaeus</i>	M	1561	64 (51,5–79,5)	45,7 (37,7–55,4)	65,2 (54,9–77,4)	51,1 (43,9–59,5)	39,3 (25,8–45,7)	69,1	63	60,2
<i>P.p. pygmaeus</i>	M	7128	73,9 (58,9–92,7)	42,5 (35,2–51,3)	<b>71,8</b> (60,1–85,7)	54,1 (46,3–63,1)	38 (25–44,2)	<b>83,1</b>	43,6	70,7
<i>P.p. pygmaeus</i>	M	37726	70,1 (56,1–87,6)	51 (41,7–51,3)	<b>73,6</b> (61,5–88)	51,6 (44,3–60,1)	40,2 (26,3–46,8)	56,2	61,6	50,1
<i>P.p. pygmaeus</i>	M	12706	<b>83,7</b> (66,1–105,9)	47,6 (39,1–57,9)	<b>83,2</b> (69,1–100,2)	49,3 (42,4–57,2)	43 (28,2–50,4)	44,6	39,8	29,5
<i>P.p. pygmaeus</i>	F	37721	50,3 (41,1–61,4)	29,7 (25,2–35,1)	52,9 (45–62,1)	<b>34,4</b> (30,1–39,3)	27,1 (18–30,9)	<b>35,4</b>	<b>41,6</b>	<b>33,1</b>
<i>P.p. pygmaeus</i>	F	4602	<b>32,7</b> (27,5–38,8)	21,3 (18,5–24,7)	<b>47</b> (40,3–54,9)	30,9 (27,2–35,1)	25 (16,6–28,4)	44,6	<b>37,1</b>	41,6
<i>P.p. abelii</i>	M	1852	53,3 (43,4–65,4)	42 (34,8–50,7)	61,1 (51,1–72,3)	42,9 (37,2–49,5)	29,2 (19,3–33,5)	<b>79,4</b>	<b>74,1</b>	<b>81,2</b>
<i>P.p. abelii</i>	M	1801	49,8 (40,7–60,8)	34 (28,5–40,4)	53,7 (45,7–63,2)	41,5 (36–47,8)	22,1 (14,7–24,9)*	38,9	39,8	29,5
<i>P.p. abelii</i>	M	1799	<b>71,4</b> (57–89,3)	45,3 (37,3–54,9)	<b>79,5</b> (66,3–95,5)	51,1 (43,9–59,4)	43,1 (28,2–50,4)	30,9	30,9	28,4
<i>P.p. abelii</i>	F	873	52,8 (43,1–64,8)	44,7 (36,9–54,1)	62,2 (52,5–73,7)	46,4 (40,1–53,8)	<b>37,5</b> (24,7–43,6)	–	26,9	24,5
<i>Pongo</i> HB	F	–	89,3 (70,9–112,4)	63,5 (51–78,8)	81,6 (67,9–98,1)	61,6 (52,5–72,4)	62,3 (52–73,8)	74,1	83,1	58,8

Les équations de régression utilisées pour les estimations de poids par Gingerich et al. [7]. Le logarithme est le logarithme népérien.

$$M^1 : \ln X = 2,72 + 1,62 \ln (L \times l)$$

$$M^2 : \ln X = 3,49 + 1,31 \ln (L \times l)$$

$$M_1 : \ln X = 3,55 + 1,49 \ln (L \times l)$$

$$M_2 : \ln X = 3,92 + 1,31 \ln (L \times l)$$

$$P_3-M_2 : \ln X = 1,67 + 1,38 \ln (L \times l)$$

Les équations de régression utilisées pour les estimations de poids par Harting-Sherer et Martin [9]. Le logarithme utilisé est le logarithme de base 10.

$$\text{Fémur} : \log X = 4,76 \log (\text{longueur de l'os/length of bone}) - 6,83$$

$$\text{Radius} : \log X = 4,93 \log (\text{longueur de l'os/length of bone}) - 7,84$$

$$\text{Tibia} : \log X = 5,38 \log (\text{longueur de l'os/length of bone}) - 8,08.$$

de Gingerich et al. [7] et de Harting-Sherer et Martin [9] pour deux raisons : (1) les droites de régression sont calculées sur un échantillon d'orangs-outans actuels et non sur un ensemble de primates choisis par affinité taxinomique (par exemple les Anthropeidea) ou encore sur un ensemble de primates regroupés par catégories locomotrices (par exemple les brachiateurs) et (2) la

variété des paramètres qui permet de comparer les estimations (les travaux de Gingerich et al. [7] sont en effet basés sur la surface des couronnes dentaires, tandis que ceux de Harting-Sherer et Martin [9] sont basés sur la longueur des os des membres).

Nos résultats sur l'estimation du poids corporel de l'orang-outan de Hoà Binh montrent, pour un même

Tableau 3

Moyennes, intervalles (I) et écarts types (sd) des poids corporels répertoriés pour les orangs-outans sauvages et adultes appartenant aux sous-espèces *P. p. pygmaeus* et *P. p. abelii* (la liste des données n'est pas exhaustive). Les données de Eckhardt [4] sont une compilation des données de A.J. Schultz et M.W. Lyon. (\*) Correspond aux poids d'animaux de zoo.

Means, ranges (I) and standard deviations (sd) of body weights in wild adult orang-utans of the subspecies *P. p. pygmaeus* and *P. p. abelii* (the list of data is not exhaustive). The data of Eckhardt [4] are compiled from the data of A.J. Schultz and M.W. Lyon. (\*) Corresponds to zoo animals.

	Sexe	Effectif	Poids (kg)	Auteurs
<i>P. p. abelii</i>	M	7	65,9 (sd = 17,29)	Eckhardt [4]
<i>P. p. abelii</i>	F	5	37,3 (sd = 4,10)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	9	72,7 (sd = 17,68)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	10	37,4 (sd = 4,14)	—
<i>P. p. abelii</i>	M	7	65,9 (sd = 17,29)	Groves [8]
<i>P. p. abelii</i>	F	5	37,6 (sd = 4,1)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	9	72,5 (sd = 17,68)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	10	37,42 (sd = 4,14)	—
<i>P. p. abelii*</i>	F	1	27,8	Morbeck et Zilhman [15]
<i>P. p. pygmaeus*</i>	M	1	102	—
<i>P. p. abelii</i>	M	1	86,2	Markham & Groves [14]
<i>P. p. abelii</i>	F	5	38,3 (I = 34–43)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	4	86,3 (I = 80–91)	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	5	38,7 (I = 33–45)	—
<i>P. p. abelii</i>	M	3	77,9	Smith & Jungers [19]
<i>P. p. abelii</i>	F	4	35,6	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	7	78,5	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	13	35,8	—
<i>P. p. pygmaeus</i>	M	18	75–78	Jungers [11]
<i>P. p. pygmaeus</i>	F	“	33–36	—

individu, une grande variabilité suivant le choix de la variable de référence (Tableau 2). Les données s'échelonnent en effet entre 58,8 kg pour la longueur du tibia et 89,3 kg pour les dimensions de la couronne de la M<sup>1</sup>. Afin de trouver laquelle de ces estimations est la plus plausible, nous nous référons à notre échantillon de primates actuels. Nous vérifions ainsi, pour chaque variable de référence, si les poids estimés sont conformes aux poids réels des individus.

Les informations relatives au poids corporel des orangs-outans sauvages sont peu nombreuses et basées sur un petit nombre d'individus, souvent inférieur à cinq pour chaque sexe [4, 8, 11, 14, 15, 19]. Jungers [11] note que les mâles adultes de *P. p. pygmaeus* pèsent en moyenne 75 à 78 kg et les femelles 33 à 36 kg, pour un effectif de 18 individus. Même si ces données ne reflètent pas la variabilité réelle des poids corporels des animaux sauvages (quelques auteurs précisent en effet qu'il existe dans la nature des femelles pesant moins de 33 kg et des mâles atteignant les 100 kg), nous avons utilisé ces intervalles de poids à titre indicatif (Tableau 3). Les mâles sont en moyenne

deux fois plus lourds que les femelles et les intervalles de poids ne se recoupent pas (Tableau 1).

Globalement, chez les animaux actuels, les poids estimés à partir de la longueur des os longs ne reflètent pas les poids réels des individus (Tableau 2), particulièrement pour les mâles de l'espèce où, à deux exceptions près (mâles 1852 et 7128), les poids sont très sous-estimés. Le Tableau 1 (données brutes) montre en fait, pour notre échantillon de *P. p. pygmaeus*, que la longueur des os ne peut être un indicateur fiable, puisqu'il existe des femelles dont les os sont plus longs que ceux des mâles pour des poids inférieurs de moitié. C'est le cas par exemple dans le Tableau 1 du mâle (37701) et de la femelle (4602). Les mesures de leurs os longs donnent un poids sous-estimé pour le mâle et surestimé pour la femelle (Tableau 2). En ce qui concerne les paramètres dentaires, la variabilité des poids estimés entre les M1 et les M2 est également importante, et on l'observe aussi bien chez les orangs-outans actuels que chez le fossile de Hoà Binh. Il s'agit donc de vérifier à partir de quel paramètre (M<sup>1</sup>, M<sub>1</sub>, M<sup>2</sup>, M<sub>2</sub> et P<sub>3</sub>–M<sub>2</sub>) les poids estimés correspondent aux

poids réels des individus. Si nous tenons compte de la fourchette de poids des orangs-outans actuels (Tableau 3), ce sont les estimations faites à partir des premières molaires ( $M^1$  et  $M_1$ ) qui apparaissent les plus cohérentes. Les poids estimés à partir de la taille des deuxièmes molaires, et ceux estimés à partir de la série des dents jugales sont inférieurs. D'après Gingerich et al. [7 (p. 86)], les dents jugales inférieures ( $P_3$ – $M_2$ ) sont pourtant parmi les meilleurs éléments que l'on puisse utiliser chez les primates pour prédire le poids du corps, les dimensions de ces dents présentant la plus forte corrélation de toute la série dentaire avec le poids corporel. Cependant, pour notre échantillon actuel, il est clair que les estimations faites à partir de cette série de dents jugales donnent des résultats qui sont toujours bien en deçà du poids réel des individus, surtout pour les mâles (Tableau 2). Il apparaît donc que la série  $P_3$ – $M_2$  n'est pas ici le meilleur paramètre pondéral.

Notre première étude a montré que l'orang-outan de Hoà Binh était probablement une femelle (les canines sont de petite taille et portent un cingulum marqué) [1]. Les dimensions de ses os longs montrent cependant que cet individu était plus grand que les femelles actuelles [2]. Les estimations les plus plausibles de son poids corporel, faites à partir des premières molaires, avec un intervalle de 70,9–112,4 kg pour la  $M^1$  (soit en moyenne 89,3 kg) et un intervalle de 67,9–98,1 kg pour la  $M_1$  (avec une moyenne de 81,6 kg) va dans le sens de ces premières observations : cet individu aurait dépassé en poids celui des femelles actuelles. Si tel était le cas, on peut avancer alors que les mâles de ces populations fossiles étaient aussi plus grands que les mâles des populations actuelles.

### 5. Qu'en déduire de la locomotion de l'orang-outan de Hoà Binh ?

Bien qu'il subsiste une marge d'imprécisions sur le poids estimé de l'individu de Hoà Binh, il est évident, d'après ses proportions corporelles très semblables à celles de l'espèce actuelle, que sa locomotion était arboricole. En revanche, comme l'ont montré Sugardjito et van Hoof [21] sur des orangs-outans actuels de différentes classes d'âge (mâles et femelles), il est probable que son poids élevé a eu une influence significative sur le type de locomotion utilisé et sur la hauteur des déplacements et des postures dans la cano-

pée. En effet, ces auteurs ont observé que les animaux lourds (les mâles) utilisaient plus souvent les balancements (*tree swaying*) dans les arbres que la marche quadrupède et qu'ils se limitaient à des déplacements d'une hauteur comprise entre 10 et 20 m dans les strates de la canopée (et rarement au-dessus). Peut-être en était-il de même pour l'orang-outan de Hoà Binh.

### Remerciements

A.-M. B. remercie tous les dirigeants du musée de Hoà Binh de l'avoir invitée et soutenue pour l'étude des orangs-outans fossiles découverts à Hoà Binh. Merci à Christine Berge pour ses nombreuses suggestions et corrections. La mission a été financée par la chaire de paléanthropologie et de préhistoire du Collège de France, sous la direction du professeur Yves Coppens.

### Références

- [1] A.-M. Bacon, Vu The Long, The first discovery of a complete skeleton of *Pongo pygmaeus* in a Late Pleistocene cave of the Hoà Binh province, Vietnam, *J. Hum. Evol.* 41 (3) (2001) 227–241.
- [2] A.-M. Bacon, Vu The Long, Erratum, The first discovery of a complete skeleton of *Pongo pygmaeus* in a Late Pleistocene cave of the Hoà Binh province, Vietnam, *J. Hum. Evol.* 42 (2002) 505.
- [3] G.M. Drawhorn, The evolution of *Pongo*: impact on models of Miocene Hominoid Evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.* 60 (1983) 190.
- [4] R.B. Eckhardt, The relative body weights of Bornean and Sumatran orangutans, *Am. J. Phys. Anthropol.* 42 (1975) 349–350.
- [5] J.G. Fleagle, *Primate adaptation and evolution*, Academic Press, San Diego, 1988.
- [6] B.M.F. Galdikas, *Orang-utan adaptation at Tanjung Putting reserve, Central Borneo*, Doctoral dissertation, University of California, Los Angeles, 1978.
- [7] P.D. Gingerich, B.H. Smith, K. Rosenberg, Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils, *Am. J. Phys. Anthropol.* 58 (1982) 81–100.
- [8] C.P. Groves, Systematics of the great apes, *Comparative primate biology*, Vol. I: Systematics, *Evol. Anat.* (1986) 187–217.
- [9] S. Hartwig-Scherer, R.D. Martin, Allometry and prediction in hominoids: a solution to the problem of intervening variables, *Am. J. Phys. Anthropol.* 88 (1992) 37–57.
- [10] D.A. Hooijer, 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 (1948) 175–301.



- [11] W.L. Jungers, Orangs-utans of the Menage Scientific Expedition to Borneo, *Am. J. Phys. Anthropol.* 81 (suppl) (1997) 138–139.
- [12] J. MacKinnon, Orang-utans in Sumatra, *Oryx* 12 (1973) 234–242.
- [13] J.R. MacKinnon, The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*), *Anim. Behav.* 22 (1974) 3–74.
- [14] R. Markham, C.P. Groves, Brief communication: weights of wild orang-utans, *Am. J. Phys. Anthropol.* 81 (1990) 1–3.
- [15] M.E. Morbeck, A.L. Zihlman, Body composition and limb proportions, in: J.H. Schwartz (Ed.), *Orang-utan Biology*, Oxford University Press, New York, 1988, pp. 285–298.
- [16] J.H. Schwartz, V.T. Long, N.L. Cuong, L.T. Kha, I. Tattersall, A diverse hominoid fauna from the Late Middle Pleistocene breccia cave of Tham Khuyen, Socialist Republic of Vietnam, *Anthropol. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 74 (1994) 1–11.
- [17] J.H. Schwartz, V.T. Long, N.L. Cuong, L.T. Kha, I. Tattersall, A review of the Pleistocene hominoid fauna of the socialist republic of Vietnam (excluding Hylobatidae), *Anthropol. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 76 (1995) 1–24.
- [18] R.J. Smith, D.R. Pilbeam, Evolution of the orang-utan, *Nature* 284 (1980) 447–448.
- [19] R.J. Smith, W.L. Jungers, Body mass in comparative primatology, *J. Hum. Evol.* 32 (1997) 523–559.
- [20] J. Sugadjito, Locomotor behaviour of the Sumatran orang-utan, *Pongo pygmaeus abelii* at Ketambe, Gunung Leuser National Park, Malay. *Nat. J.* 35 (1982) 57–64.
- [21] J. Sugardjito, J.A. van Hoof, Age-sex class differences in the positional behaviour of the Sumatran orang-utan (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser National Park, Indonesia, *Folia Primatol.* 47 (1986) 14–25.