

Université de Montréal

2m 11.3166.6

J.010

11507570

Effet de la taille des aliments sur la durée de l'alimentation
et les rapports sociaux chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

Par

Cécile Martayan

Département d'anthropologie

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M. Sc.)
en anthropologie

décembre, 2003

© Cécile Martayan, 2003



GN

4

U54

2004

V.010

Direction des bibliothèques

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Effet de la taille des aliments sur la durée de l'alimentation
et les rapports sociaux chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

Présenté par :
Cécile Martayan

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau	: président-rapporteur
Bernard Chapais	: directeur de recherche
Jean Prud'homme	: membre du jury

SOMMAIRE

L'effort alimentaire d'un animal est le temps et l'énergie qu'il consacre à l'alimentation. En nature, il est extrêmement difficile d'isoler l'effet spécifique de l'effort alimentaire sur le budget d'activités d'un groupe de primates. Cela est dû aux nombreuses variables écologiques qui affectent simultanément les diverses activités des individus.

Notre recherche a consisté à faire varier expérimentalement l'effort alimentaire de 23 macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) afin d'analyser les effets spécifiques de cette variable sur les autres activités sociales et non sociales. Les données proviennent de 224 heures d'observations effectuées sur le groupe de macaques du laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal. La collecte des données fut réalisée à l'aide de la technique de l'échantillonnage instantané des comportements de l'ensemble des individus.

L'étude comportait deux phases. Pendant la première phase (Phase biscuits) le groupe fut nourri pendant 14 jours avec des biscuits de taille standard. Pendant la deuxième phase (Phase graines), qui dura également 14 jours, le groupe reçut la même quantité de biscuits mais réduits à la taille de grains de maïs.

Pendant la phase graines, chaque sujet passa significativement plus de temps à fourrager et consacra moins de temps au repos et aux activités sociales. Les jeunes femelles ainsi que les mâles allouèrent moins de temps à l'agression et au toilettage social. De plus, les mâles jouèrent

davantage qu'en phase biscuits. Nos analyses montrent que la baisse du temps passé en proximité est responsable de la diminution des taux d'agression. Par ailleurs, nous suggérons que la diminution de l'agression serait responsable de la baisse des taux de toilettage et de l'augmentation des taux de jeu.

Notre recherche révèle également que la diminution de la taille des aliments offerts permet d'enrichir les milieux de captivité et ainsi d'augmenter le bien-être des animaux. Deux observations appuient cette conclusion. Les mâles ont joué davantage et le temps accordé à la recherche de nourriture s'est rapproché du temps que les macaques crabiers sauvages passent à fourrager.

Mots clés : Anthropologie, primatologie, *Macaca fascicularis*, effort alimentaire, rapports sociaux.

ABSTRACT

The foraging effort of an animal is the time and energy that it spends feeding. In nature, it is extremely difficult to isolate the specific effect of the foraging effort on the activity budget of a group of primates due to many ecological variables that simultaneously affect various activities of individuals.

Our study involved varying experimentally the foraging effort of 23 crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) in order to analyze the specific effects of this variable on other social and non-social activities. Data were collected over 224 hours of observation of a group of macaques in the laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal. Data were recorded using instantaneous sampling based on the behaviour of all individuals.

The study was comprised of two stages. During the first stage (biscuits Phase), the group was fed standard-size monkey chow for 14 days. During the second stage (seeds Phase), which also lasted 14 days, the group received the same quantity of monkey chow, but this time the chow was the size of corn niblets.

During the seeds phase, each subject spent significantly more time foraging and devoted less time to sleep and other social activities. The young females and males allocated less time to aggressive behaviour and social grooming. Moreover, males played more during this phase than during the biscuits phase. Our analysis showed that a drop in the time

spent in proximity to each other was responsible for the decrease in aggression rates. Moreover, we suggest that the reduction in aggression would be responsible for the decrease in grooming rates and the increase in play rates.

Our investigation also revealed that giving smaller sized food improved environmental enrichment in captivity, thus improving the animals' well-being. Two observations support this conclusion. Males played more, and time allocated to searching for food was almost identical to the time that crab-eating macaques spend foraging in the wild.

Key words: Anthropology, primatology, *Macaca fascicularis*, foraging effort, social relationship.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTES DES FIGURES	x
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES	7
1. Site d'étude	7
2. Sujets étudiés	9
3. Récolte des données	9
4. Protocole expérimental	11
5. Techniques d'échantillonnage	15
6. Comportements et définitions	16
7. Méthodes d'analyse	20
RÉSULTATS	22
1. Comparaison du temps passé à fourrager	22
2. Effet du temps passé à fourrager sur les autres activités	24
2.1 Les rapports affinitifs	25
<i>Le jeu</i>	25
<i>Le sexe</i>	28
<i>Le toilettage</i>	29
<i>La proximité et le contact</i>	32
2.2 Les rapports agonistiques	35
<i>Les parades</i>	35
<i>L'agression dirigée</i>	36
<i>L'agression selon les différents niveaux d'intensité</i>	38

2.3 Les activités solitaires	41
2.4 Le repos	41
2.5 Effet de la température sur certaines activités	44
3. Résumé des résultats	46
DISCUSSION	49
1. Les changements dans les taux d'agression	51
1.1 Défense et monopole de la nourriture	51
1.2 Effet direct du temps	53
1.3 Effet indirect via la proximité	53
2. Vue d'ensemble et analyse par classe d'âge et de sexe	55
3. Implications relatives à l'enrichissement du milieu	59
CONCLUSION	63
BIBLIOGRAPHIE	65
ANNEXE 1 : Hiérarchie de dominance du groupe C	xiii
REMERCIEMENTS	xiv

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU I :	Calendrier du projet de l'été 2001	9
TABLEAU II :	Les contextes d'agression selon les deux phases	40
TABLEAU III :	Récapitulatif des résultats obtenus	48

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 :	Plan du laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal.	8
FIGURE 2 :	Composition et structure généalogique du groupe C.	10
FIGURE 3 :	Taille des biscuits pendant la phase graines (tel un grain de maïs : 1cm) et la phase biscuits (standard : 4cm).	12
FIGURE 4 :	C9 et C en train de fourrager dans P1 durant la phase graines.	12
FIGURE 5 :	C72 en train de manger des biscuits dans E1 durant la phase biscuits.	14
FIGURE 6 :	Égraineuse utilisée.	14
FIGURE 7 :	C6 en train de toiletter (toilettage social).	18
FIGURE 8 :	C72 en train de monter C81 (sexe).	18
FIGURE 9 :	CC en train de s'autotoiletter (activité solitaire).	19
FIGURE 10 :	C5 et C7 en train de dormir (Repos).	19
FIGURE 11 :	Temps passé à fourrager par chaque individu selon les deux phases.	23
FIGURE 12 :	Moyennes horaires du temps passé à fourrager selon les deux phases.	24

FIGURE 13 :	Temps passé à jouer pendant les deux phases.	
	a. Tous les sujets.	26
	b. Femelles adultes.	26
	c. Jeunes femelles.	27
	d. Mâles.	27
FIGURE 14 :	Moyennes horaires de groupes de jeu selon les deux phases.	28
FIGURE 15 :	Temps consacré aux activités sexuelles selon les deux phases.	29
FIGURE 16 :	Temps consacré au toilettage par chaque individu selon les deux phases.	
	a. Toilettage donné.	30
	b. Toilettage reçu.	30
FIGURE 17 :	Moyennes horaires de groupes de toilettage selon les deux phases.	32
FIGURE 18 :	Temps passé en proximité par chaque individu selon les deux phases.	33
FIGURE 19 :	Temps passé en contact par chaque individu selon les deux phases.	33
FIGURE 20 :	Moyennes horaires de temps passé en proximité et en contact selon les deux phases.	34
FIGURE 21 :	Temps passé aux parades selon les deux phases.	35
FIGURE 22 :	Moyennes horaires de temps passé à l'agression selon les deux phases.	36

FIGURE 23 :	Temps consacré à l'agression par chaque individu selon les deux phases.	37
FIGURE 24 :	Temps passé à l'agression par chaque individu selon les deux phases.	
	a. Niveau 1.	39
	b. Niveau 2.	39
	c. Niveau 3.	40
FIGURE 25 :	Temps consacré aux activités solitaires par chaque individu selon les deux phases.	41
FIGURE 26 :	Moyennes horaires de temps passé au repos selon les deux phases.	42
FIGURE 27 :	Temps passé au repos par chaque individu selon les deux phases.	43
FIGURE 28 :	Moyennes journalières de temps passé au repos et les températures maximales pendant les deux phases.	45
FIGURE 29 :	Budget d'activité de notre groupe de macaques crabiers selon chaque phase.	
	a. Phase graines (I).	47
	b. Phase biscuits (II).	47
FIGURE 30 :	Schéma suggéré pour expliquer les résultats.	56
FIGURE 31 :	Temps passé à fourrager par le macaque crabier dans différentes situations.	62

A mon grand-père et à toi Gilles,

INTRODUCTION

Un organisme a quotidiennement à sa disposition une certaine quantité de temps et d'énergie à dévouer aux activités qui sont importantes pour sa survie et sa reproduction. Les primates, comme tous les autres animaux, répartissent leur temps entre cinq activités principales (Dunbar, 1988): (1) le *parcours journalier* à effectuer pour atteindre les différentes parcelles de nourriture; (2) l'*alimentation* à proprement parler, qui se compose de la recherche, de la récolte et de l'ingestion de la nourriture trouvée au sein même des parcelles rejointes; (3) les *activités sociales* constituées par les rapports affinitifs (tels que le toilettage social, le jeu, la proximité et le sexe) et les rapports agonistiques (comme l'agression et les rapports de dominance); (4) les *activités solitaires* qui s'illustrent par l'autotoilettage et le jeu solitaire; enfin, (5) le *repos*.

Plusieurs études sur les primates ont montré que la nourriture est une composante écologique fondamentale qui influence à la fois les comportements sociaux et la dynamique des populations (Oates, 1987; Malik et Southwick, 1988). L'*effort alimentaire* se définit comme le temps et l'énergie consacrés à l'alimentation. L'effort alimentaire comprend la distance parcourue quotidiennement pour trouver la nourriture (ou parcours journalier; pour un exemple chez le gorille, *Gorilla gorilla*, voir Goldsmith, 1996 et 1999) et l'activité alimentaire en soi, c'est-à-dire l'acquisition, la préparation et la mastication (par ex., Temerin et al., 1984). L'acquisition et la préparation de la nourriture ne se retrouvent que

dans des cas bien particuliers, par exemple, chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*) qui extrait du miel des ruches, des fourmis dans des nids, de la moelle des os de ses proies et qui casse des coques de noix pour en extraire les amandes (Boesch et Boesch-Achermann, 1991), ou encore, chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*) qui extrait des racines (Kawamura, 1959) et qui enlève le sable sur les patates douces en les frottant dans l'eau (Kawai, 1965).

Le but de ma recherche est d'analyser comment la variation de l'effort alimentaire affecte le temps consacré aux autres activités (sociales, solitaires et de repos). Les chercheurs qui se sont intéressés à ce problème en milieu naturel ont rencontré des difficultés méthodologiques importantes. En effet, l'effort alimentaire varie entre les groupes et les espèces en association avec de nombreux autres facteurs, de sorte qu'il est très difficile d'identifier l'effet propre de l'effort alimentaire sur le budget d'activités des individus. À titre d'exemple, nous citerons premièrement, le facteur *type de nourriture*. Ainsi, le budget d'activités d'un primate peut varier drastiquement en fonction de son mode alimentaire (Oates, 1987). Certaines espèces se nourrissent principalement de feuilles, tel que le gorille des montagnes (*Gorilla gorilla gorilla*), d'autres sont insectivores, tel le tamarin pinché (*Saguinus oedipus*) ou encore frugivores comme le macaque crabier (*Macaca fascicularis*) [Roonwal et Mohnot, 1977; Aldrich-Blake, 1980; Wheathley, 1980] qui passe 80% de son temps d'alimentation à se nourrir de fruits (Temerin et al., 1984). Un deuxième facteur est le *degré de compétition* pour l'obtention de la ressource (Furuichi, 1983; Sterck et Watts, 1997; Janson, 2000), un niveau plus

élevé de compétition et d'agression survient lorsque la nourriture est spatialement concentrée (Altmann et Muruthi, 1988). À titre d'exemple, les langurs (*Presbytis thomasi*) qui fourragent au sein de petites parcelles compétitionnent pour obtenir leur nourriture, tandis que ce n'est pas le cas pour ceux qui s'alimentent dans de grandes parcelles (Sterck et Steenbeek, 1997). En troisième lieu, la *quantité de prédateurs* présents dans l'habitat peut varier et influencer le comportement alimentaire des primates (Vos et al., 1992; Boinski et al., 2000). Au Paraguay, en réponse à l'intense prédation nocturne et à l'extinction locale de nombreux prédateurs diurnes, le singe de nuit (*Aotus trivirgatus*) prolonge ses séquences de temps d'alimentation durant le jour (Boinski et al., 2000), ce qui n'est pas le cas pour ceux de Guyane. Et quatrièmement, la *température* et les *précipitations* influencent l'effort alimentaire (Cant et Temerin, 1984; Dunbar, 1992). Durant les chaudes journées, la température élevée contraint les animaux à se reposer plus longuement, à diminuer leurs activités sociales et limite la possibilité d'augmenter le temps passé à fourrager (Ménard et Vallet, 1997). Comme exemple, les babouins cynocéphales (*Papio cynocephalus*) d'Amboseli passent 49% de leur temps à s'alimenter et 21% à se reposer pour une température moyenne annuelle de l'habitat de 20°C tandis que ceux de Gombe passent 26% de leur temps à fourrager et 30% à se reposer pour une température de 25°C (Dunbar, 1992). Par conséquent, il est extrêmement difficile d'isoler l'effet spécifique de l'effort alimentaire sur le budget des activités à cause de ces nombreuses variables confondantes.

Néanmoins, certaines études conduites en milieu naturel ont tenté d'apporter des éléments de réponse aux questions posées plus haut. Des chercheurs ont postulé, et parfois démontré, que lorsque le temps passé à fourrager augmente, le temps accordé aux interactions sociales diminue (Rowell, 1967; Crook, 1970; Altmann S.A., 1974; Schlotterhausen, 1998; Patzschke et *al.*, 2000). Andrews et Rosenblum (1988) précisent que lorsque le temps alloué à l'alimentation augmente, il y a de fortes chances de constater une diminution des interactions sociales *affinitives* tel que le toilettage (Malik et Southwick, 1988) ou le jeu (Malik, 1984). Pour d'autres auteurs, le temps consacré aux activités sociales et le repos diminuent quand le temps passé à se nourrir augmente (Lee, 1984a et b; Fa, 1988). Un débat s'ouvre donc sur deux points de vue opposés (résumés dans Altmann, 1988 et Bronikowski et Altmann, 1996). Tout d'abord, Altmann (1980) suggère que l'augmentation du temps passé à fourrager réduirait le temps consacré au social plutôt que le temps passé au repos. Au contraire, Dunbar propose que le surplus de temps passé à l'alimentation serait retiré initialement au temps de repos (Dunbar, 1984; Dunbar et Sharman, 1984; Dunbar, 1988; Altmann et Muruthi, 1988; Dunbar et Dunbar, 1988; Dunbar 1992; Bronikowski et Altmann, 1996), les activités sociales étant essentielles pour lier les membres d'un groupe de primates (Dunbar 1992; Williamson et Dunbar, 1999). Le temps social serait donc conservé aussi longtemps que possible et c'est seulement une fois que le temps disponible provenant du repos serait épuisé que le temps alloué au social serait tronqué (Dunbar, 1984; Dunbar et Sharman, 1984; Altmann, 1988; Saunders, 1988; Dunbar et Dunbar, 1988).

Par ailleurs, certains auteurs (Lee, 1984a; Malik et Southwick, 1988; Barrett et *al.*, 1992; Sommer et Mendoza-Granados, 1995) décrivent l'effet que l'habitat peut avoir sur l'effort alimentaire et sur le jeu des individus immatures. Ils constatent ainsi que lorsqu'un milieu est pauvre, au sens où la nourriture est de faible qualité nutritive et/ou de faible densité, l'individu alloue une proportion importante de son temps à l'alimentation et diminue le temps passé à jouer. Dans toutes ces études le taux de jeu est corrélé avec de nombreuses variables, dont la saison (Lee, 1984a), les précipitations (Barrett et *al.*, 1992) et le type de diète (Sommer et Mendoza-Granados, 1995). Par conséquent, il est difficile de détecter laquelle des variables affecte réellement le jeu.

Dunbar et Sharman (1994), trouvent une corrélation négative entre le temps passé à s'alimenter et l'activité de repos. Par contre, aucune corrélation ne lie l'alimentation et le toilettage. Ils présument ainsi que si les conditions environnementales se détériorent et que par conséquent le temps passé à fourrager augmente, le repos (activité considérée de moindre priorité) serait tronqué avant le toilettage.

En résumé, bien que l'effet de l'effort alimentaire sur le temps social et le temps de repos ait fait l'objet d'un certain nombre d'études en milieu naturel, le grand nombre de variables impliquées complique l'interprétation des résultats contradictoires obtenus. Dans ce contexte, une étude expérimentale s'avère utile. Ainsi, dans le but d'étudier l'impact spécifique de l'effort alimentaire, nous avons fait varier expérimentalement le temps passé par un groupe de singes à se nourrir en maintenant constant le *type de nourriture* (biscuits protéinés), la *quantité*

de nourriture disponible (5 kg par jour), la *surface* sur laquelle la nourriture était distribuée (au sol et étendue uniformément dans les copeaux de bois) ainsi que les *variables de l'habitat* (projet réalisé en laboratoire). Pour faire varier le temps passé à fourrager, nous avons modifié la taille de l'aliment au cours de deux phases: la phase contrôle, pendant laquelle les biscuits étaient de taille standard, et la phase expérimentale, pendant laquelle les biscuits étaient de la taille de grains de maïs. Nos analyses consistent, dans un premier temps, à comparer le temps passé à fourrager au cours des deux phases. Dans un deuxième temps, nous comparons le temps consacré aux diverses activités sociales et non sociales pendant les deux phases.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

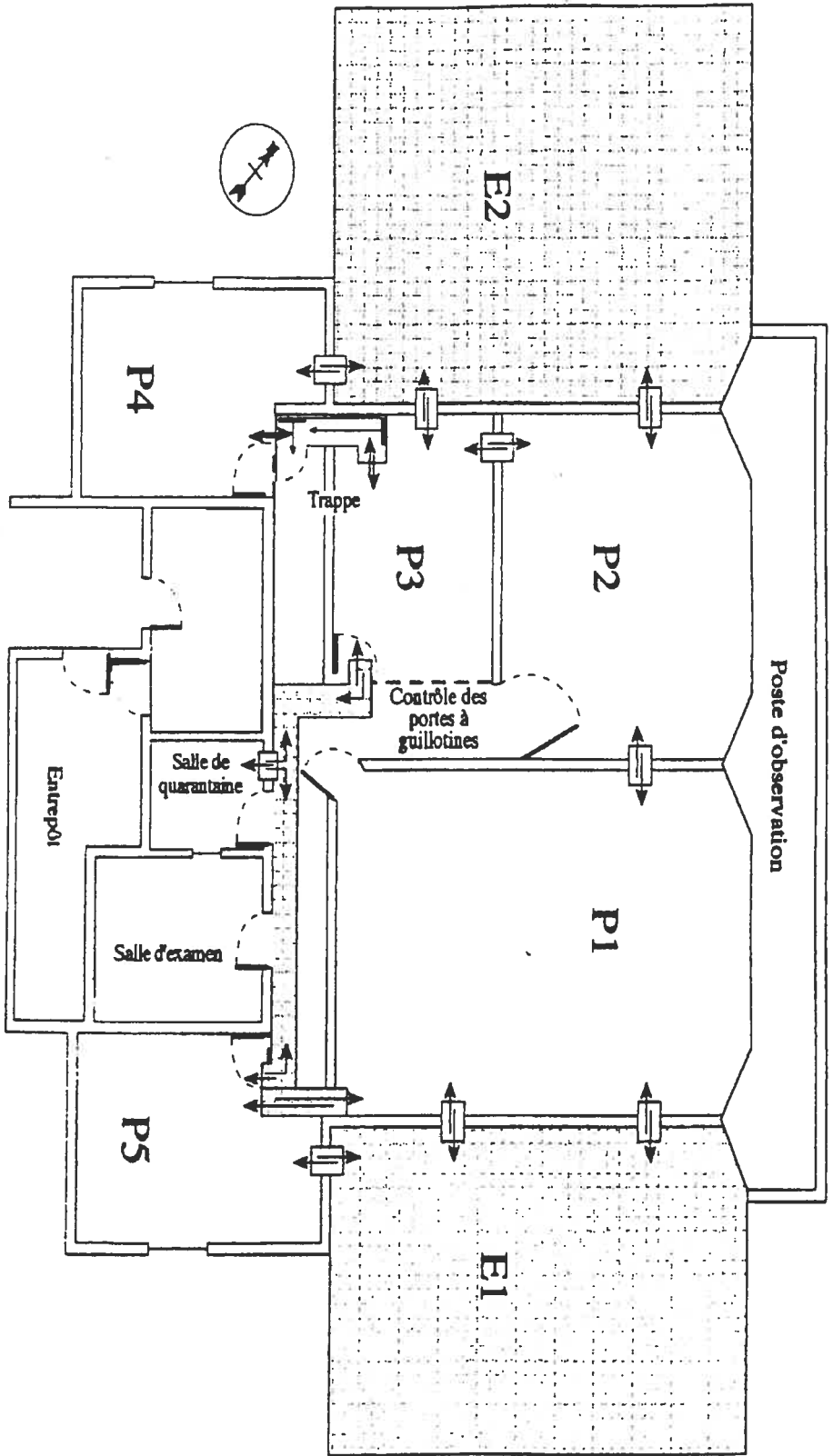
1. SITE D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée sur une colonie de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) établie au laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal depuis l'été 1999. Cette colonie provient de Santé Canada (Ottawa) et est constituée de trois groupes distincts (A, C et D).

Le laboratoire dispose de six pièces intérieures, de quatre enclos extérieurs ainsi que d'un poste d'observation (Fig. 1). Les pièces et les enclos communiquent entre eux et peuvent être fermés à distance par un système de portes coulissantes. Chaque espace est muni de planches antidérapantes, de filets et de cordages permettant aux animaux d'utiliser au maximum leur espace dans les trois dimensions.

Le sol des enclos extérieurs est fait de sable. Quant au sol des pièces intérieures, il est recouvert d'une épaisse litière de copeaux de bois. Ce procédé permet aux singes de fourrager comme ils le font en milieu naturel. Des abreuvoirs automatiques rendent l'eau disponible à volonté. La nourriture est distribuée chaque matin sur le sol des pièces intérieures. Elle est constituée de biscuits protéinés (Monkey Chow), de graines diverses (tournesol, maïs, blé) et de fruits en tout genre.

Figure 1. Plan du laboratoire de primatologie de l'Université de Montréal.



2. SUJETS ÉTUDIÉS

L'étude a porté sur le groupe C qui était constitué de 25 sujets dont 2 mâles adultes (le mâle alpha et l'individu le plus subordonné du groupe), 11 femelles adultes, 11 jeunes (7 femelles et 4 mâles) et un bébé femelle de 6 mois. Pour chaque individu, l'âge et le degré d'apparentement maternel étaient connus (Fig. 2). La hiérarchie au sein du groupe était relativement stable et linéaire (Annexe 1). Cependant, le 5 août 2001, suite au retrait temporaire de la femelle dominante C9, la femelle C10, aidée de certaines femelles juvéniles, a renversé C0 de son rang de femelle bêta.

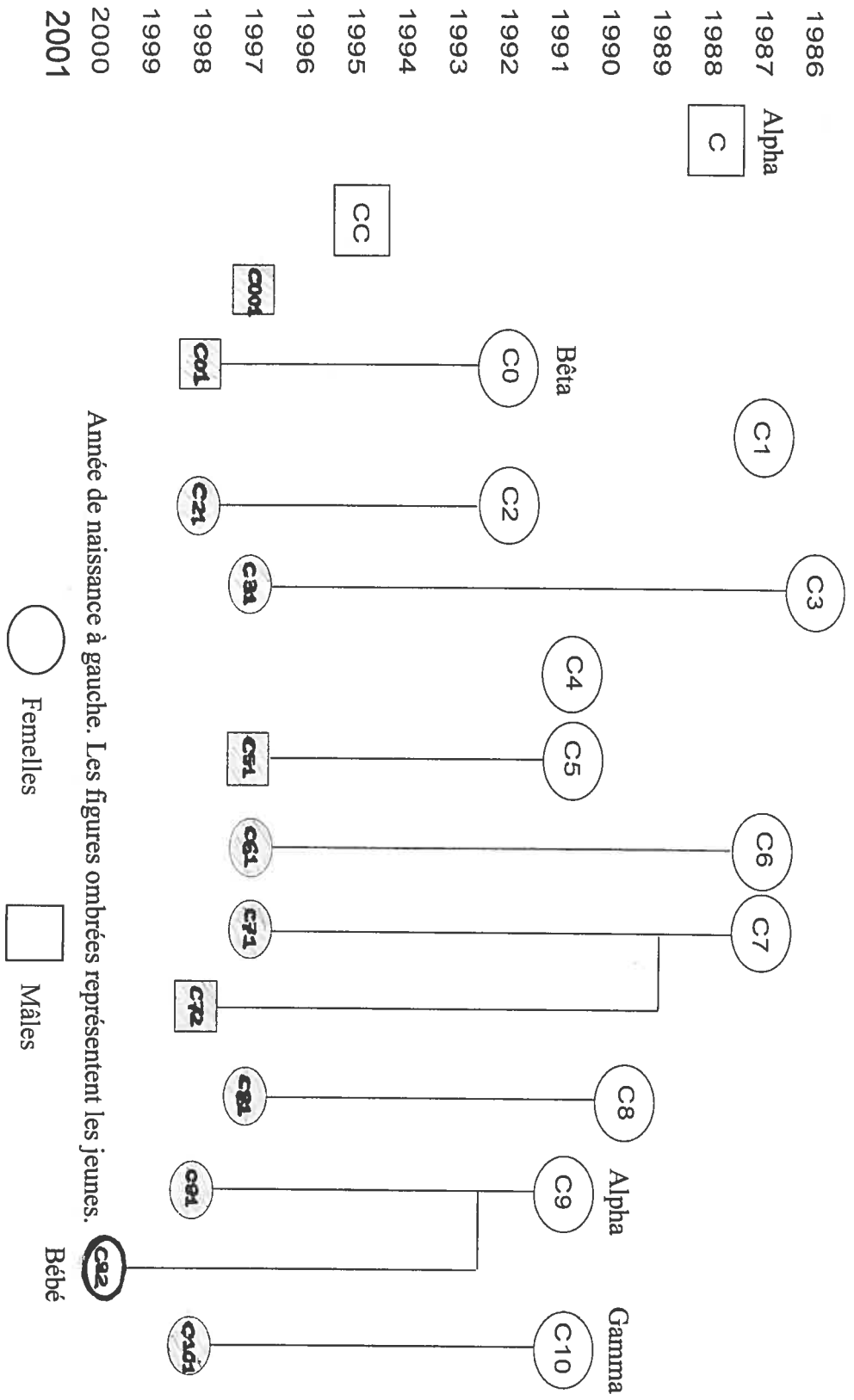
3. RÉCOLTE DES DONNÉES

Nous avons collecté nos données du 18 juin au 12 août 2001. Le tableau suivant présente les différentes étapes de l'étude :

Tableau I. Calendrier du projet de l'été 2001. * En phase II, il y a eu 14 jours de prises de données mais lors de l'analyse, nous avons retiré 2 jours. L'explication est apportée en remarque dans la section suivante.

<i>PÉRIODES</i>	<i>PHASES</i>	<i>TAILLE DES BISCUITS</i>	<i>DURÉE (Jours)</i>	<i>HEURES D'OBSERVATION /JOUR</i>
18-19/06	Projet pilote	Réduite	2	7
20-21/06	Projet pilote	Normale	2	7
9-22/07	Phase graines (I)	Réduite	14	8
23-29/07	Conditionnement	Normale + Fruits	/	/
30/06 au 12/08	Phase biscuits (II)	Normale	14 *	8

Figure 2. Composition et structure généalogique du groupe C.



4. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les données qui ont servi à cette étude sont limitées à la période du 9 juillet au 12 août 2001. Le groupe C avait à sa disposition une pièce intérieure (P1) et un enclos extérieur (E1) où il pouvait circuler librement. Dans le poste d'observation, seule une vitre séparait l'observateur des sujets (Fig. 1).

Durant l'expérience, à savoir, la phase I et II du projet (tableau I), afin d'éliminer un maximum de variables confondantes associées à l'alimentation, nous avons mis le groupe à une diète exclusive de biscuits. Chaque matin, entre 8h00 et 9h00, l'animalier nettoyait la pièce P1, répartissait uniformément au sol et mélangeait aux copeaux de bois 5kg de biscuits. Pendant ce temps, le groupe était cantonné dans l'enclos E1. La collecte de données commençait 5 minutes après que la porte entre P1-E1 fut ouverte afin de permettre à toute la troupe de rentrer dans la pièce P1. Lors de la première phase, le groupe recevait des biscuits réduits en morceaux¹, de la taille d'un grain de maïs (Fig. 3, 4 et 6). Pendant la seconde phase, les singes étaient alimentés avec des biscuits dits normaux², car ils étaient d'une taille standard (Fig. 3 et 5). Chaque phase durait 14 jours à raison de 8 heures d'observations quotidiennes réparties de 9h00 à 19h00. Les deux phases ont été séparées par une semaine pendant laquelle le groupe a repris son régime quasi habituel (biscuits et fruits). Cette période de pause, où il n'y a pas eu de prise de données, a permis de reconditionner le groupe aux biscuits normaux.

-
- 1- Les biscuits en morceaux ont été réduits à l'aide d'une machine agricole (Fig.6) et d'un tamis.
 - 2- Les biscuits normaux sont utilisés tels quels et ils sont livrés par paquets de 5kg.

Figure 3. Taille des biscuits pendant la phase graines (tel un grain de maïs : 1cm) et la phase biscuits (standard : 4 cm).

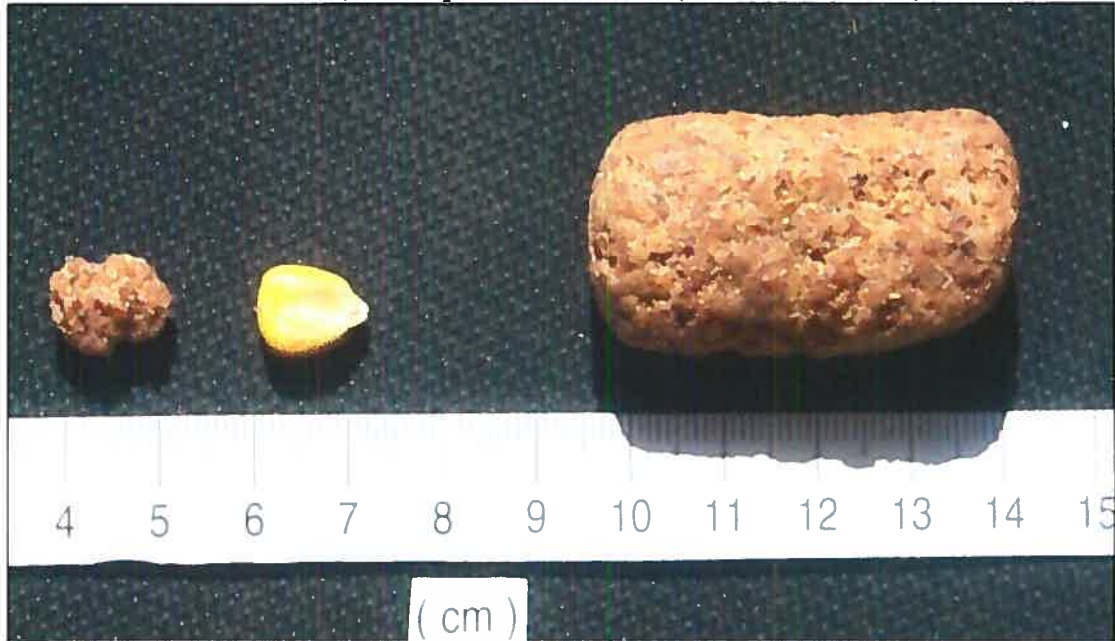


Figure 4. C9 et C en train de fourrager dans P1 durant la phase graines.



Remarque :

Le dimanche 5 août 2001 (Jour 7, phase II), le bébé du groupe (C92) a eu un abcès à la gorge. Pour lui apporter des soins, nous avons dû l'isoler du groupe avec sa mère (C9). Elles ont été relâchées le lendemain. Ces deux jours d'observations ont dû être éliminés de l'analyse car ils apportaient un biais dans l'expérience. En effet, nous avons remarqué que les niveaux d'agression dans le groupe étaient extrêmement élevés durant ces deux jours. Ce phénomène peut s'expliquer par l'absence de la femelle dominante (C9). La femelle alpha partie, la femelle bêta (C0) a perdu sa principale alliée qui aurait pu intervenir en sa faveur dans le cas d'un conflit. Ainsi, la femelle gamma (C10) a profité de ce moment pour renverser C0. Ces événements ont occasionné 2 à 2,5 fois plus d'agressions et une diminution drastique des autres activités pendant ces deux jours. Le retour à la normale a eu lieu le lendemain de la réinsertion de C9 et de C92 dans le groupe.

Cependant, le fait qu'il n'y ait pas le même nombre de jours de données dans les deux phases ne semble pas avoir eu d'impact sur les résultats. Toutes nos données ont été transformées en ratio afin de contrôler le nombre différent de jours d'observation.

Figure 5. C72 en train de manger des biscuits dans E1 durant la phase biscuits.



Figure 6. Égraineuse utilisée ; type Wiley Mill standard model n°3 USA.



5. TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE

Des observations préliminaires ont tout d'abord été réalisées *ad libitum* (Altmann J, 1974; Bernstein, 1991) et par centrations successives "focal sampling" (Altmann J, 1974; Martin et Bateson, 1993). Avec cet apprentissage précédant notre étude, nous avons été en mesure d'identifier chaque individu et son profil comportemental très rapidement. Pour pouvoir quantifier le temps passé à fourrager et les comportements sociaux de chaque individu, nous avons utilisé la technique de balayage instantané ou "scan sampling" (Altmann J, 1974; Bernstein, 1991 ; Martin et Bateson, 1993). Le groupe au complet était alors balayé toutes les deux minutes durant deux heures en continu. Nous notions l'identité de l'individu, son comportement et, s'il y avait lieu, sa proximité avec un ou plusieurs individus. Pour effectuer nos observations, nous avons choisi une manière arbitraire que nous avons appliquée de façon systématique. Ainsi, nous commençons toujours par l'enclos extérieur (E1) en partant du haut et en allant de la droite vers la gauche puis nous descendons progressivement. Une fois arrivés au sol de E1, nous appliquons la même procédure à la pièce intérieure (P1). Cette méthode nous a permis de récolter 6 720 échantillons instantanés pour un total de 224 heures d'observations. Une matrice des rapports de dominance a été établie à partir des comportements agonistiques recueillis durant la prise de données et par un échantillonnage additionnel *ad libitum*.

6. COMPORTEMENTS ET DÉFINITIONS

Les comportements pris en compte proviennent d'un éthogramme détaillé de l'espèce, un système de classification et de codage standard du laboratoire. Toutefois, pour accélérer notre prise de données, certains codages ont été abrégés et de nouveaux ont été intégrés. Nous établissons pour tout le document, que le terme *échantillon* sera employé à la place d'échantillon instantané (scan) et le terme *biscuit* identifiera un biscuit protéiné (monkey chow). De plus, la phase graines indiquera la phase I et la phase biscuits la phase II.

À ce point-ci, il nous apparaît important de mentionner quelques définitions de comportements. L'action de *fourrager* décrit un individu à la recherche visuelle et/ou manuelle de sa nourriture (Fig. 4). Il est à noter que dans la phase graines de l'expérience, l'action de recherche et d'ingestion des morceaux se faisait simultanément à cause de la petite taille de l'aliment. Dans ce cas précis, nous notions le terme *fourrager* comme unique comportement. Un comportement *mange* indique que l'individu sent, met à la bouche ou mâche un biscuit complet sans qu'il y ait en même temps de recherche alimentaire (Fig. 5). Ce dernier comportement était principalement observé et noté durant la phase biscuits lorsque l'individu ingérait sa nourriture sans qu'au préalable il ait activement fouillé dans les copeaux de bois.

Les comportements sociaux ont été répartis dans les deux catégories suivantes : les rapports affinitifs (interactions positives) et agonistiques (l'agression). Les comportements affinitifs incluent le *jeu* (de lutte et de poursuite), le *toilettage* (retirer des pellicules ou des saletés

quelconques de la fourrure d'un autre individu; Fig. 7), les *activités sexuelles* (inspection, présentation, monte ; Fig. 8), la *proximité* (deux individus à moins d'une queue de distance l'un de l'autre) ou encore le *contact physique*.

Nous avons séparé l'agression en trois niveaux d'intensité croissants. Le niveau 1 représente *l'agression passive à distance*, c'est-à-dire : le déplacement d'un individu et les expressions faciales (faire un regard dirigé, faire une menace bouche ouverte). Le niveau 2 illustre *l'agression active à distance* qui englobe les comportements suivants : grogner, se précipiter vers, taper dans le vide et poursuivre. Le niveau 3, quant à lui, indique *l'agression la plus intense avec un contact physique*. Dans ce cas, l'agresseur pousse, agrippe, tape, lutte ou mord la victime. Notons que les parades (saut, secousse d'objet) sont traitées à part puisqu'elles ne sont pas considérées comme une agression dirigée.

Les *activités solitaires* incluent trois comportements : le jeu solitaire (seul ou avec un objet), l'autotoilettage (Fig. 9) et la masturbation (automanipulation des organes génitaux).

Finalement, le *repos* décrit les moments où l'individu est couché ou dort (Fig. 10).

Pendant le balayage de deux minutes, aussitôt qu'un individu et son comportement étaient observés, ils étaient inscrits. Cependant, pour s'assurer du nombre exact de participants à une séquence de jeu, nous avons accordé un temps supplémentaire aux comportements ludiques.

Figure 7. C6 en train de toiletter (toilettage social).



Figure 8. C72 en train de monter C81 (sexe).



Figure 9. CC en train de s'autotoiletter (activité solitaire).



Figure 10. C5 et C7 en train de dormir (repos).



7. MÉTHODES D'ANALYSE

Dans nos analyses, nous n'avons pas pris en compte les données de la femelle C7 qui est décédée durant l'étude et du bébé qui tétait encore sa mère C9, ce qui porte notre échantillon à 23 individus. Lorsqu'une agression devenait importante et qu'elle impliquait la majorité du groupe, l'échantillon était éliminé. De la même manière, lorsqu'un stimulus extérieur (visiteurs) attirait le groupe au complet sur la clôture, l'échantillon était éliminé. De plus, C10 et C61 n'ont pas été échantillonnées durant leur période de maladie puisqu'elles étaient placées en isolement.

Toutes les catégories d'activités analysées étaient mutuellement exclusives, de sorte que tout échantillon ne correspondait qu'à une seule activité par individu. Pour nous assurer de l'indépendance statistique des séquences d'agression (Martin et Bateson, 1993), nous avons choisi arbitrairement l'intervalle supérieur à 2 minutes (1 échantillon) comme étant le critère temporel distinguant deux conflits consécutifs.

Pour chaque individu du groupe et chacune des deux phases nous avons compilé les échantillons pour chacune des activités (alimentaire, social, solitaire et repos). En divisant le nombre d'échantillons obtenu pour une activité par le nombre total d'échantillons* obtenu pour la phase correspondante, nous obtenions pour chaque individu, une proportion d'échantillons passés dans chacune des activités durant la phase graines et durant la phase biscuits.

* En phase I : 3 332 échantillons conservés pour tous les sujets sauf pour C10 (3 094).

En phase II : 2 865 échantillons conservés pour tous les sujets sauf pour C61 (2 093).

La comparaison des proportions de scans passés dans un comportement donné entre la phase graines et la phase biscuits, est réalisé à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon (Siegel et Castellan, 1988). Ce dernier ne requiert pas la normalité des variables testées et il nous a permis de travailler avec nos petits échantillons ($n=23$) paires (phases I et II). Dans le cas où nous voulons mesurer l'association entre deux variables tels que la température journalière et un comportement en particulier, nous utilisons le test de corrélation de rang de Spearman (Siegel et Castellan, 1988). La plupart des tests sont bilatéraux afin d'en maximiser la puissance. De plus, les résultats sont corrigés pour les égalités rencontrées lorsqu'il y a lieu (Siegel et Castellan, 1988). Lorsque l'échantillon (n) est égal à cinq, le test ne peut être réalisé qu'unilatéralement (U). Quand l'échantillon est inférieur à cinq, il est estimé trop petit (EP). Le seuil d'acceptabilité (α) a été fixé à 0,05 pour toutes les analyses. Une probabilité entre 0,10 et 0,05 est considérée comme une tendance.

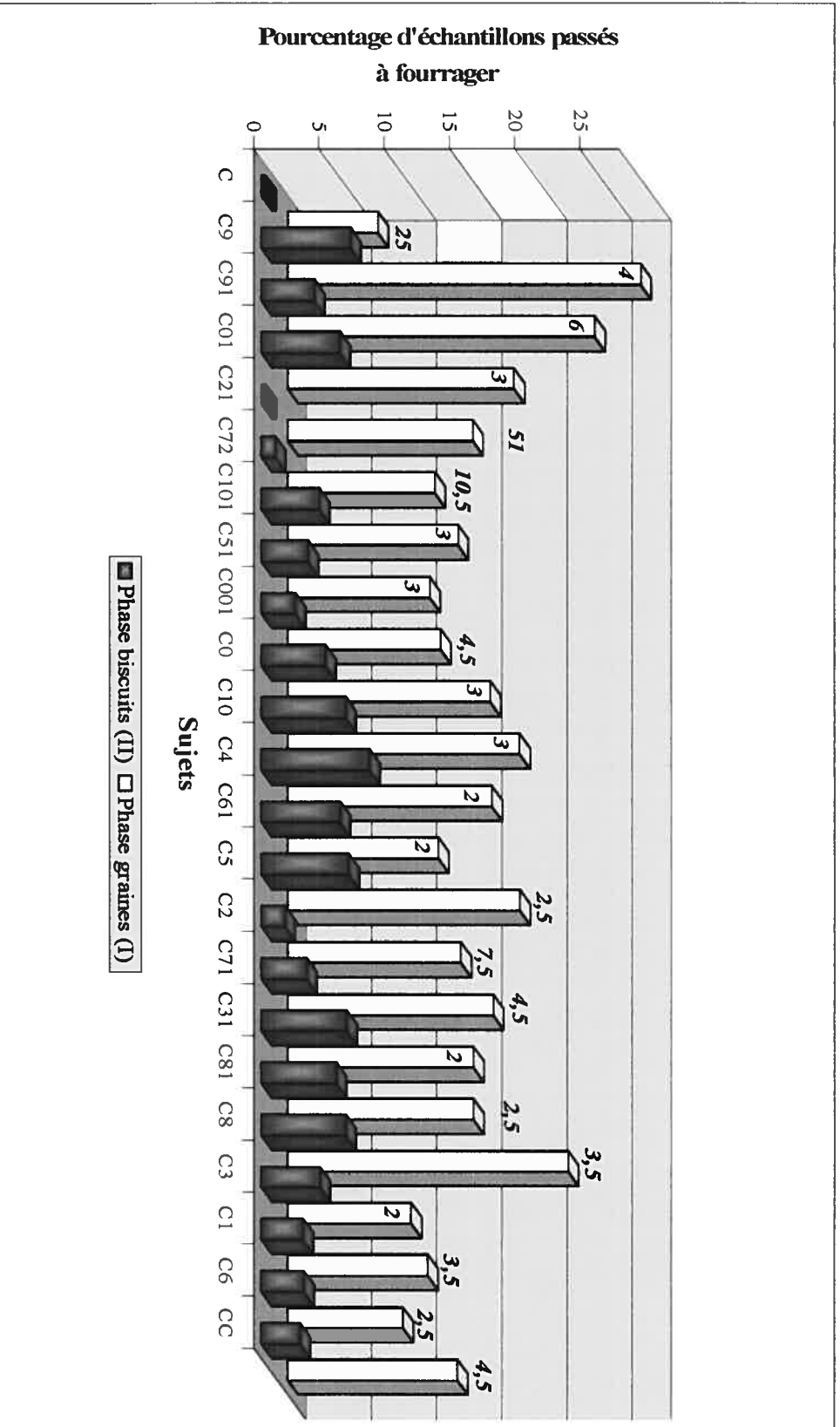
RÉSULTATS

1. COMPARAISON DU TEMPS PASSÉ À FOURRAGER

La première étape de notre étude consistait tout d'abord à vérifier si le temps passé à fourrager par chaque individu variait en fonction de la taille de l'aliment. Les animaux ont passé significativement plus de temps à fourrager en phase graines, en moyenne sept fois plus (Fig.11; étendue = 2 à 51; moyenne et écart-type = $6,7 \pm 10,5$; test de Wilcoxon; $N=23$; $Z=4,20$; $P<0,001$). Le résultat reste le même si l'analyse est détaillée pour les classes suivantes : les femelles adultes, les jeunes femelles et les mâles (respectivement : $N=10$, $T^+=55$, $P=0,002$; $N=7$, $T^+=28$, $P=0,015$; $N=6$, $T^+=21$, $P=0,031$). Comme notre échantillon de mâles adultes était trop petit ($N=2$), nous avons regroupé les mâles adultes et les jeunes mâles afin de pouvoir réaliser des tests statistiques. Ceci reste valable pour toutes les analyses qui suivront.

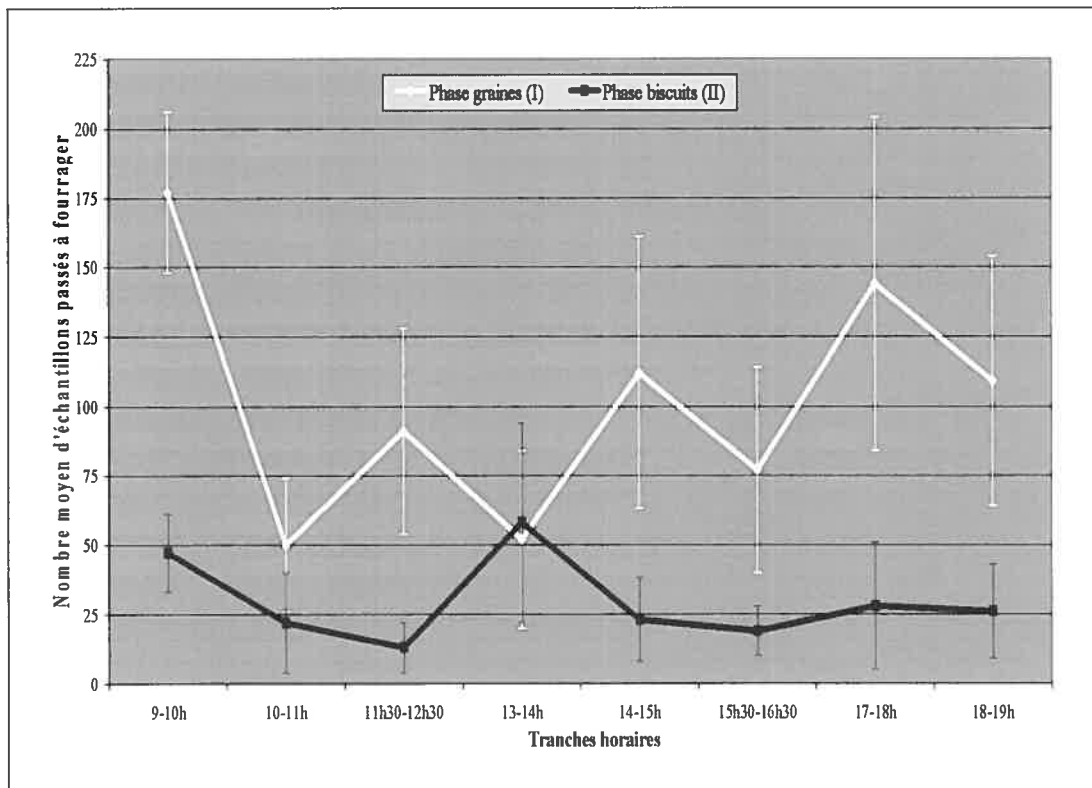
Nous voulions savoir comment l'animal répartissait ses activités journalières selon le moment de la journée. La figure 12 nous renseigne sur la variation moyenne du temps passé à fourrager selon les tranches horaires. Nous observons en phase graines une courbe en dent de scie qui nous révèle quatre pics alimentaires marqués. Notons encore que dans la phase graines, les écarts-types sont importants, ce qui traduit une grande variation du temps passé à fourrager selon les individus. Dans la phase biscuits, par contre, à part un pic alimentaire entre 13 et 14 heures, il y a une certaine homogénéité dans le temps passé à fourrager tout au

Figure 11. Temps passé à fourrager par chaque individu selon les deux phases. (Ordre selon la hiérarchie de dominance). Le nombre en italique représente le ratio de la phase I sur la phase II.



la journée et selon les individus (écarts-types plus petits et homogènes comparés à la phase graines).

Figure 12. Moyennes horaires du temps passé à fourrager selon les deux phases. Les barres verticales correspondent à l'écart-type des moyennes.



2. EFFET DU TEMPS PASSÉ À FOURRAGER SUR LES AUTRES ACTIVITÉS

La deuxième étape de notre recherche visait à observer l'effet de la variation du temps passé à fourrager sur les diverses activités et notamment sur les rapports sociaux.

2.1 Les rapports affinitifs

Le jeu

Il y a significativement plus de jeu en phase graines (Fig.13a.; test de Wilcoxon; $N=22$; $Z_c=2,69$; $P=0,007$).

En détaillant l'analyse, nous constatons que les femelles adultes ne jouent quasiment pas (Fig.13b. étendue = 0 à 0,2). Les jeunes femelles jouent davantage (Fig.13c. étendue = 0,1 à 2,1) mais pour ces deux groupes, il n'y a pas de différence significative de la quantité de jeu entre les deux phases (respectivement : $N=9$; $T^+=24$; $P=0,910$ / $N=7$; $T^+=20,5$; $P=0,336$). Les mâles, quant à eux, passent significativement plus de temps à jouer en phase graines (Fig.13d. étendue = 0,1 à 9,5; $N=6$; $T^+=21$; $P=0,031$). La figure 13d. indique aussi que ce sont les jeunes mâles qui jouent quelle que soit la phase.

La moyenne horaire du jeu dans les deux phases a une allure similaire avec un pic maximal entre 10h00 et 11h00 (Fig. 14). Cependant, la courbe de la phase graines est généralement plus haute que celle de la phase biscuits. Ceci indique qu'il y a davantage de jeu lorsque les biscuits sont en morceaux.

Figure 13. Temps passé à jouer pendant les deux phases. a. Tous les sujets. b. Femelles adultes. c. Jeunes femelles. d. Mâles.

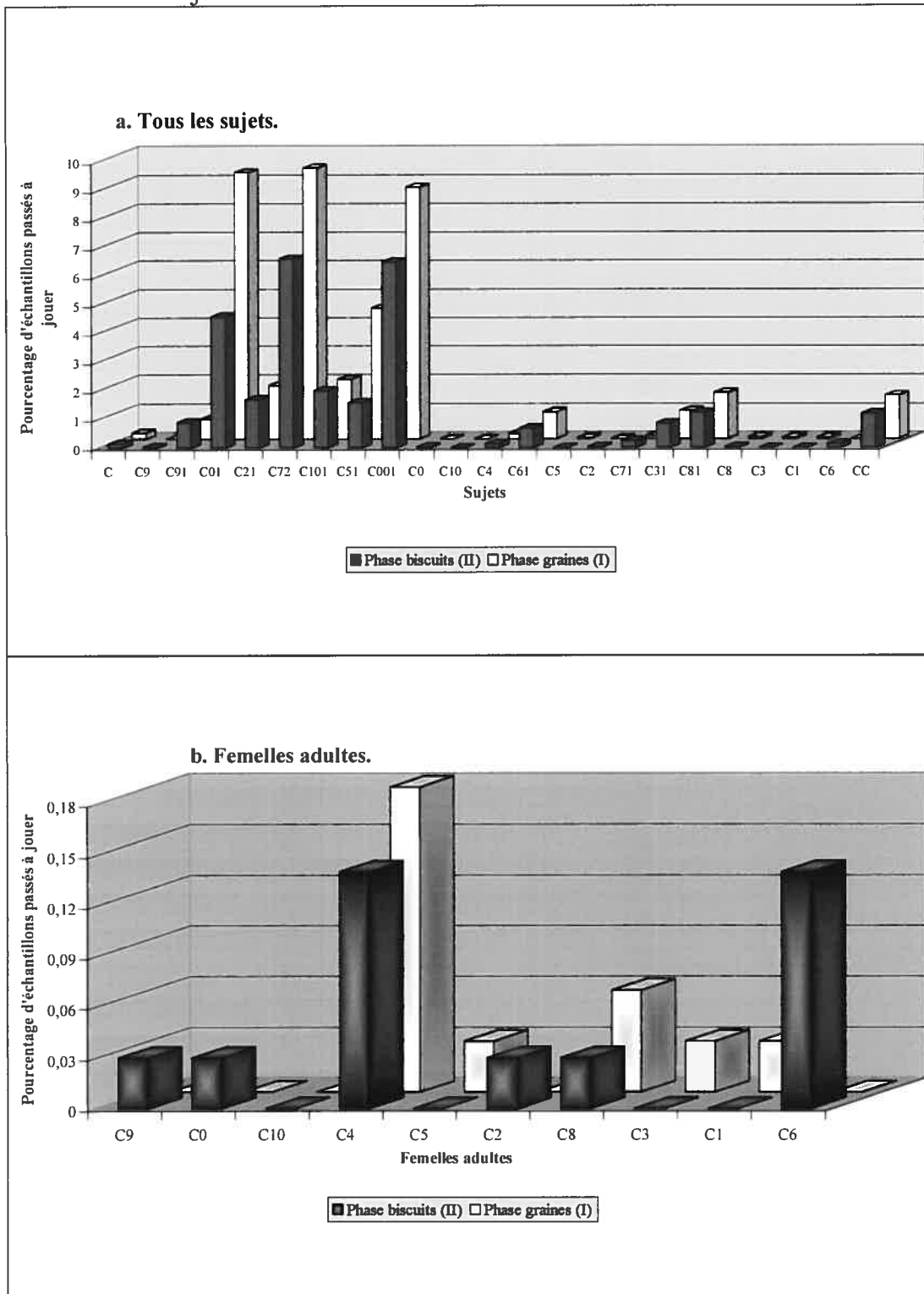


Figure 13. (Suite)

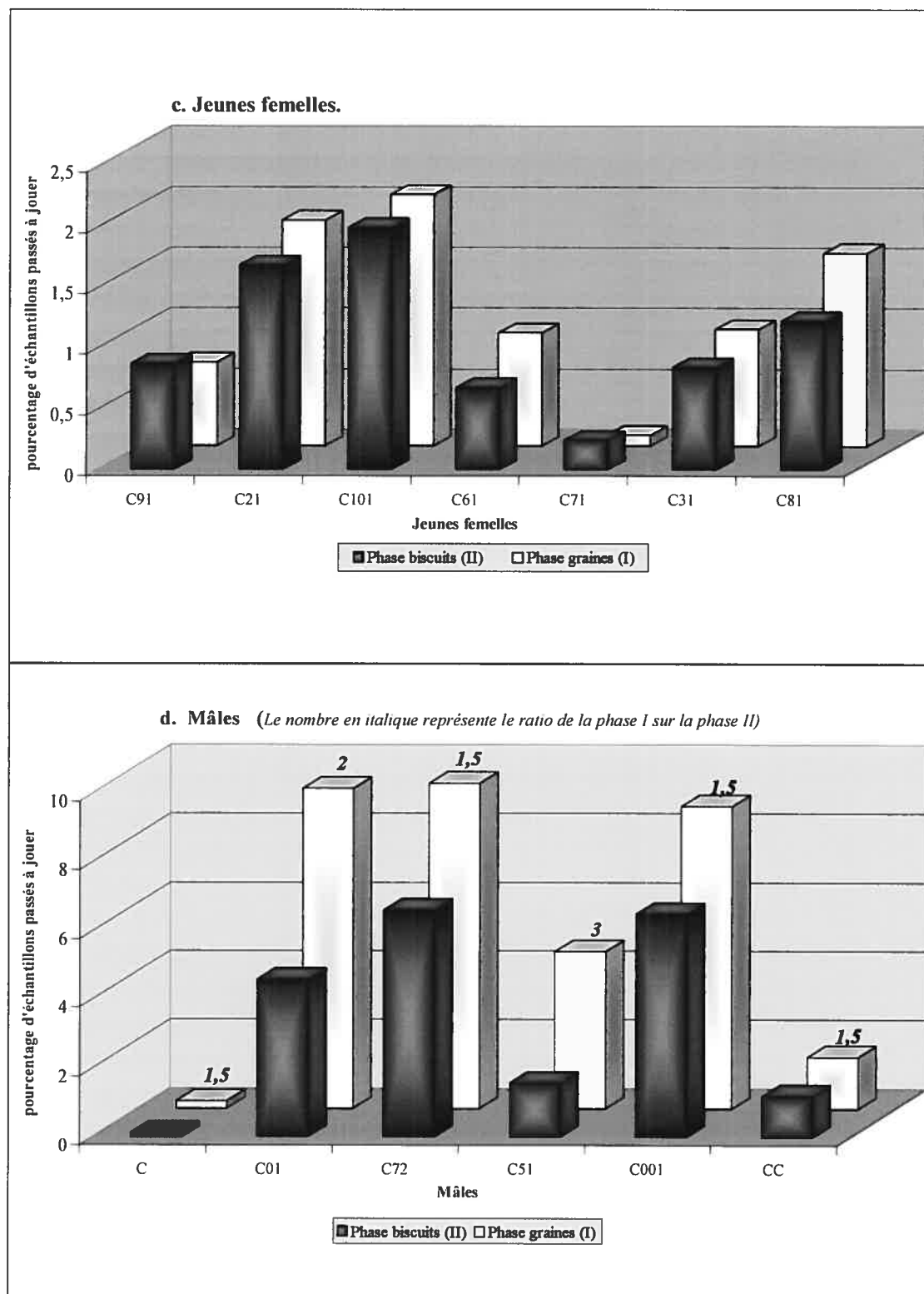
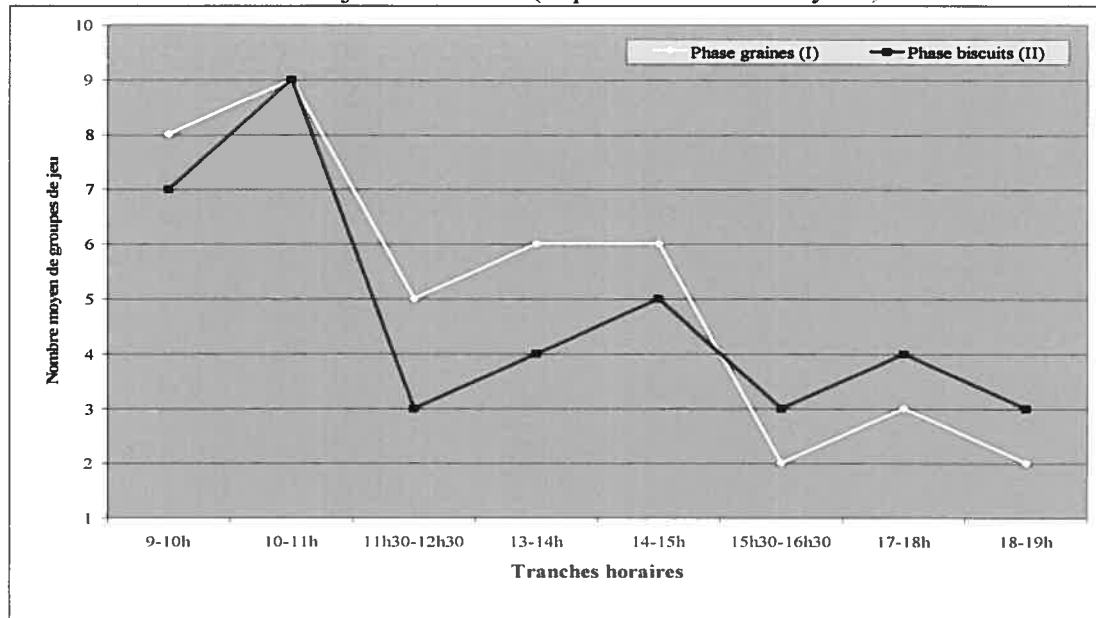


Figure 14. Moyennes horaires de groupes de jeu selon les deux phases. Le groupe de jeu par échantillon ne rend pas compte du nombre de joueurs inclus (le plus souvent une dyade).

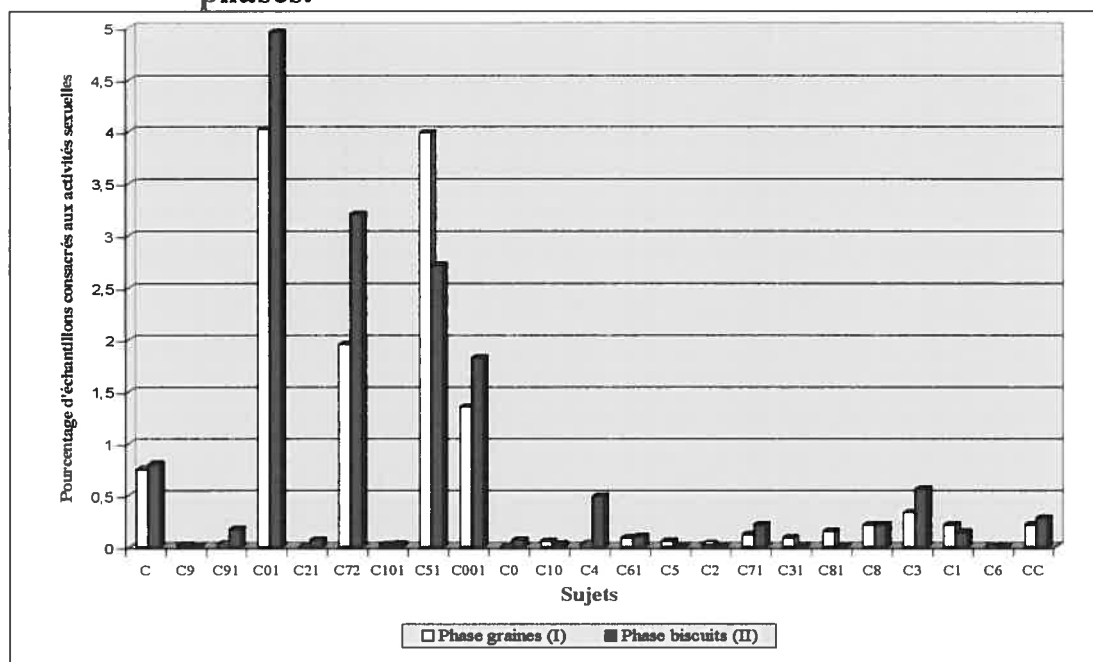


Le sexe

À titre indicatif, l'analyse du comportement sexuel est basée sur les inspections (313 durant la phase I versus 297 en phase II) et les montes (96 vs. 98) faites par les mâles ainsi que sur les présentations (43 vs. 32) des femelles aux mâles. Les comportements dits «homosexuels» (monte mâle-mâle; présentation femelle-femelle) ont été retirés de l'analyse pour éviter toute ambiguïté. Idéalement, nous aurions dû quantifier le nombre de femelles en chaleur dans chaque phase à des fins de comparaison. Cependant, notre analyse se contentera des comportements énumérés plus haut car nous n'avons pas pris en note cette dernière information lors de notre expérience. Il n'y a pas de différence significative dans le temps consacré aux activités sexuelles

consacré aux activités sexuelles entre les deux phases (Fig.15; test de Wilcoxon; $N=21$; $Z_c=1,42$; $P=0,155$).

Figure 15. Temps consacré aux activités sexuelles selon les deux phases.

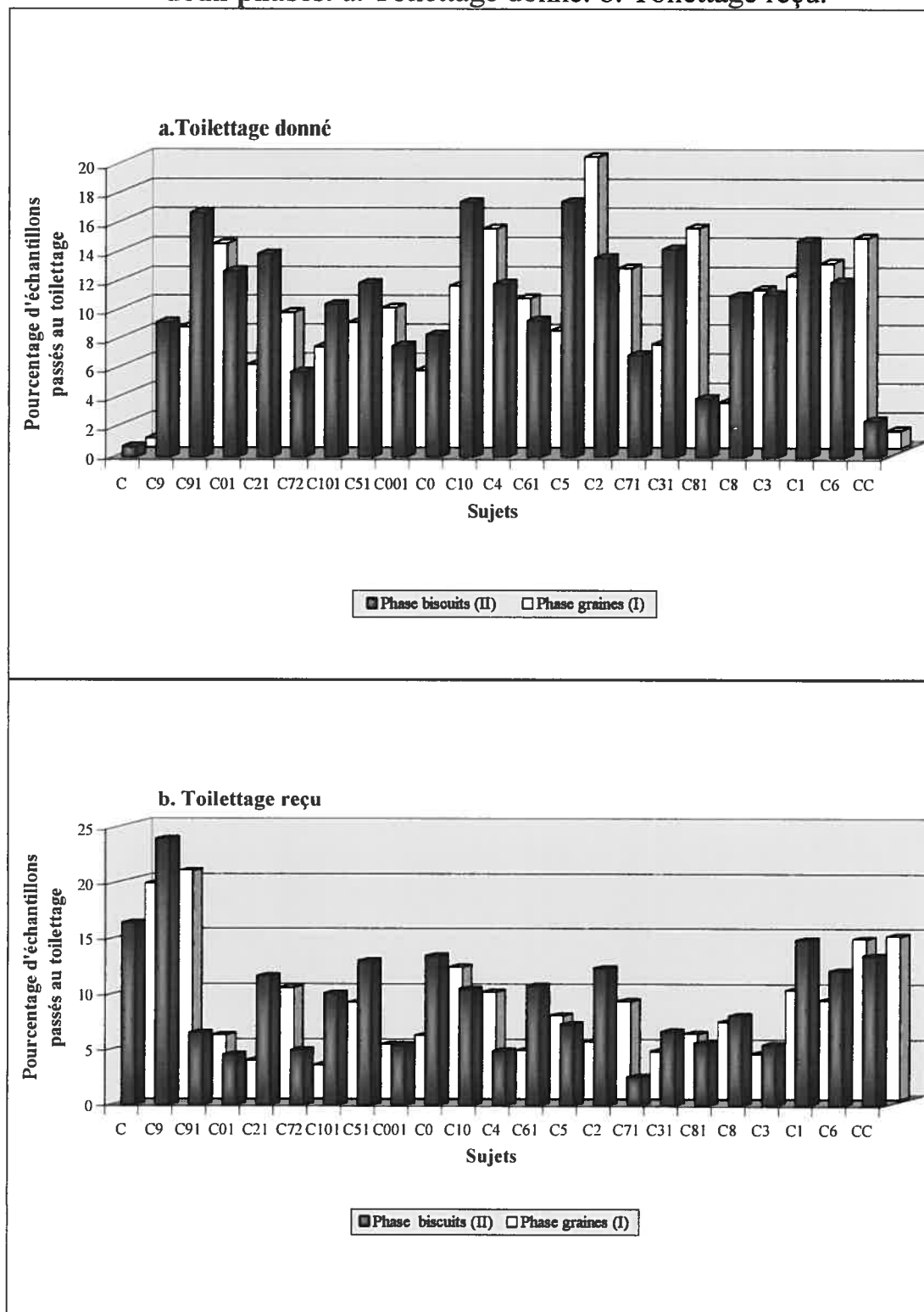


Le toilettage

Les tests statistiques révèlent qu'il y a significativement moins de toilettage donné ou reçu pendant la phase grains (Fig. 16a et b; test de Wilcoxon; respectivement : $N=23$; $Z=2,04$; $P=0,041$ / $N=23$; $Z=2,07$; $P=0,038$).

Le nombre moyen de tolettés par toiletteur ne varie pas d'une phase à l'autre ($N=20$; $Z_c=1,34$; $P=0,180$). Ce résultat indique que c'est bien la quantité de toilettage (donné et reçu) qui diminue en phase grains et non le nombre de partenaires par toiletteur.

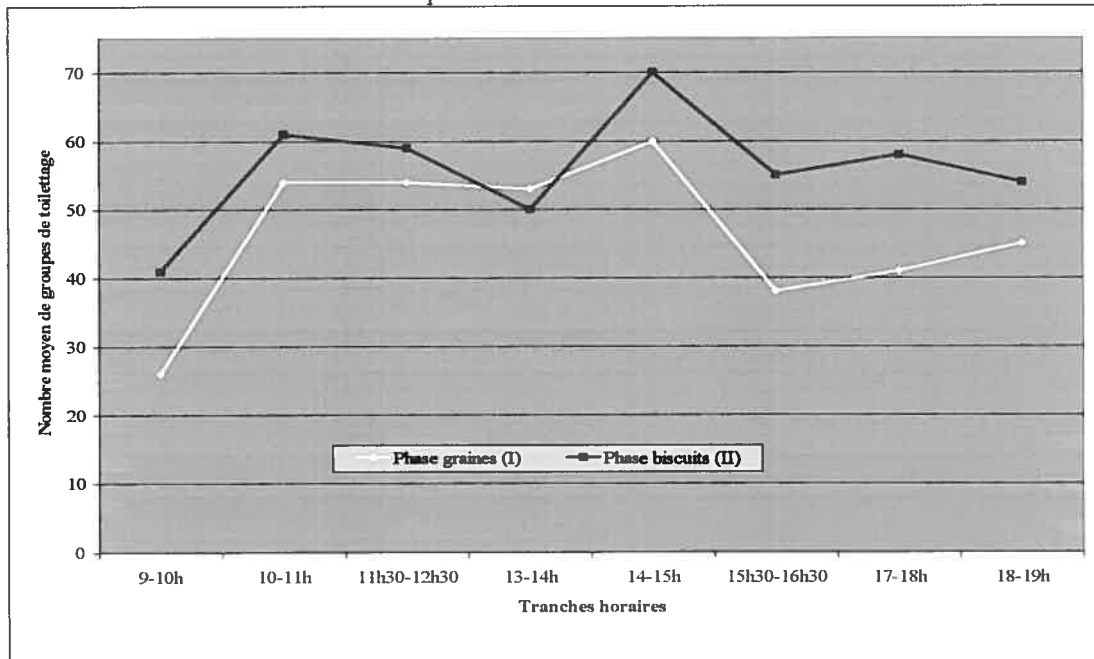
Figure 16. Temps consacré au toilettage par chaque individu selon les deux phases. a. Toilettage donné. b. Toilettage reçu.



En précisant l'analyse, nous constatons que les femelles adultes donnent autant de toilettage dans les deux phases ($N=10$; $T=28$; $P=1$) mais elles ont tendance à recevoir moins de toilettage en phase graines ($N=10$; $T=45$; $P=0,084$). Les jeunes femelles, quant à elles, ont tendance à donner moins de toilettage en phase graines ($N=7$; $T=25$; $P=0,078$) et un résultat similaire s'observe chez les mâles ($N=6$; $T=19$; $P=0,094$). Par contre, le toilettage reçu, que ce soit pour les jeunes femelles ou pour les mâles, reste le même quelle que soit la phase (respectivement : $N=10$; $T=19$; $P=0,469$ / $N=6$; $T=12$; $P=0,844$).

Les courbes de la moyenne horaire du toilettage dans chacune des phases ont une forme similaire avec un pic entre 14h00 et 15h00 (Fig.17). Les points de la courbe du temps passé au toilettage durant la phase graines sont dans la majeure partie des cas au-dessous de ceux correspondants à la phase biscuits (Fig.17). Il y a donc moins de toilettage en phase graines.

Figure 17. Moyennes horaires de groupes de toilettage selon les deux phases. Le groupe de toilettage (généralement une dyade composée d'un toiletteur et d'un toiletté) ne précise pas le nombre de toiletteurs et de toilettés inclus par échantillon.



La proximité et le contact

La comparaison individuelle de la proximité et du contact pendant les deux phases nous amène au constat suivant : il y a significativement moins de temps passé en proximité (Fig.18; test de Wilcoxon; N=23; $Z_c=2,51$; $P=0,012$) et en contact (Fig.19; N=23; $Z_c=2,36$; $P=0,018$) pendant la phase graines.

Il n'y a pas de différence significative du temps passé en proximité ou en contact pour les femelles adultes (respectivement N=10; $T=28$; $P=1$ / N=10; $T=31$; $P=0,769$) et pour les mâles (respectivement N=6; $T=17$; $P=0,219$ / N=6; $T=18$; $P=0,156$).

Figure 18. Temps passé en proximité par chaque individu selon les deux phases.

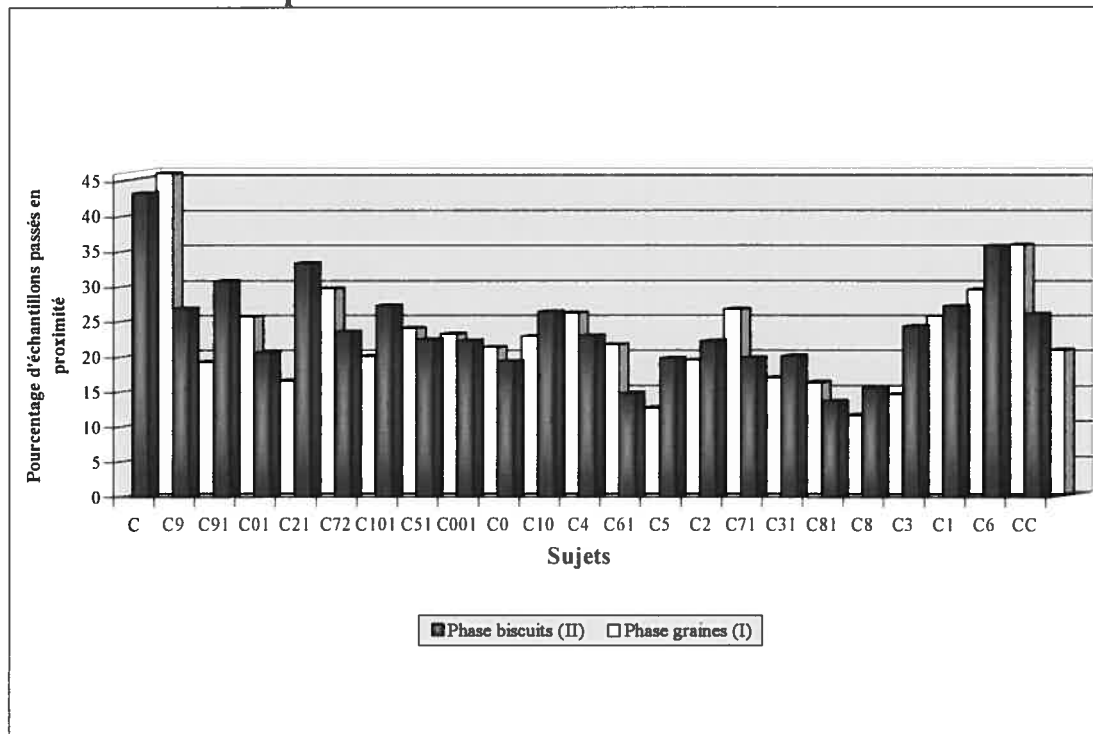
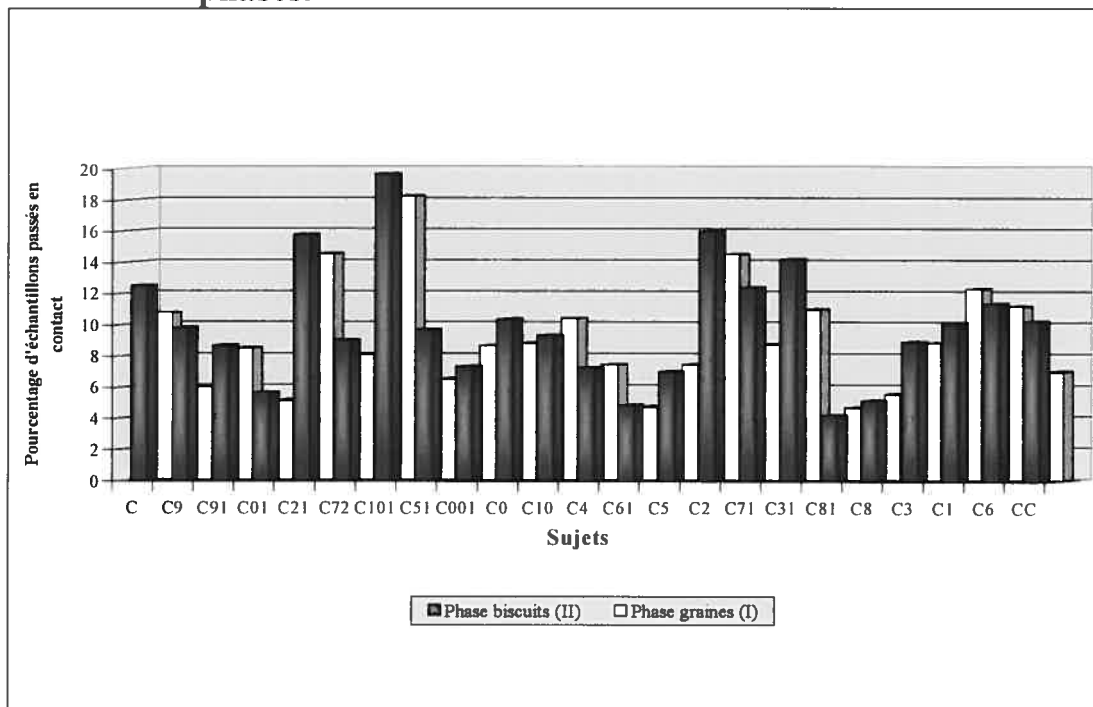


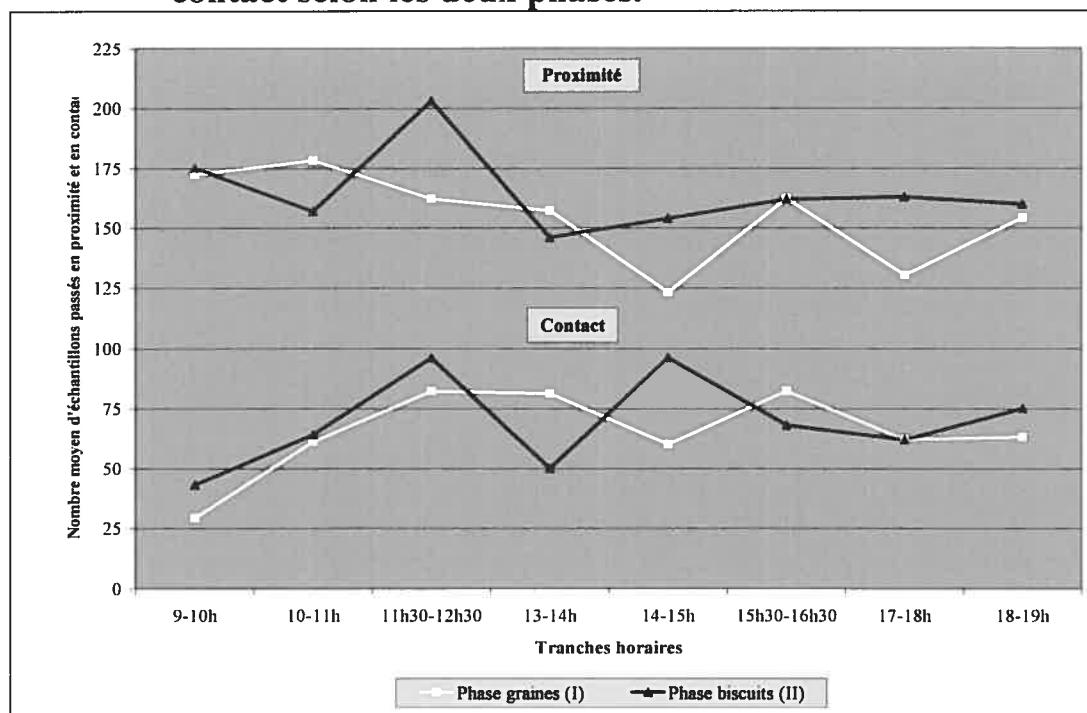
Figure 19. Temps passé en contact par chaque individu selon les deux phases.



Ce sont les jeunes femelles qui passent significativement moins de temps en proximité en phase graines ($N=7$; $T=28$; $P=0,015$). C'est également pour elles que nous observons une légère tendance à passer moins de temps en contact pour la même phase ($N=7$; $T=25$; $P=0,078$).

La figure 20 nous indique un pic de proximité et un de contact entre 15h30 et 16h30 pour la phase graines. Pour la phase biscuits, le pic de proximité et celui de contact est visible entre 11h30 et 12h30. De plus, un pic supplémentaire de contact s'observe entre 14h00 et 15h00. Dans la phase graines, les points de la courbe du temps passé en proximité ou en contact sont pour la plupart au dessous de ceux correspondants à la phase biscuits (Fig.20). Ceci indique qu'il y a moins de temps passé en proximité ou en contact dans la phase graines.

Figure 20 Moyennes horaires du temps passé en proximité et en contact selon les deux phases.



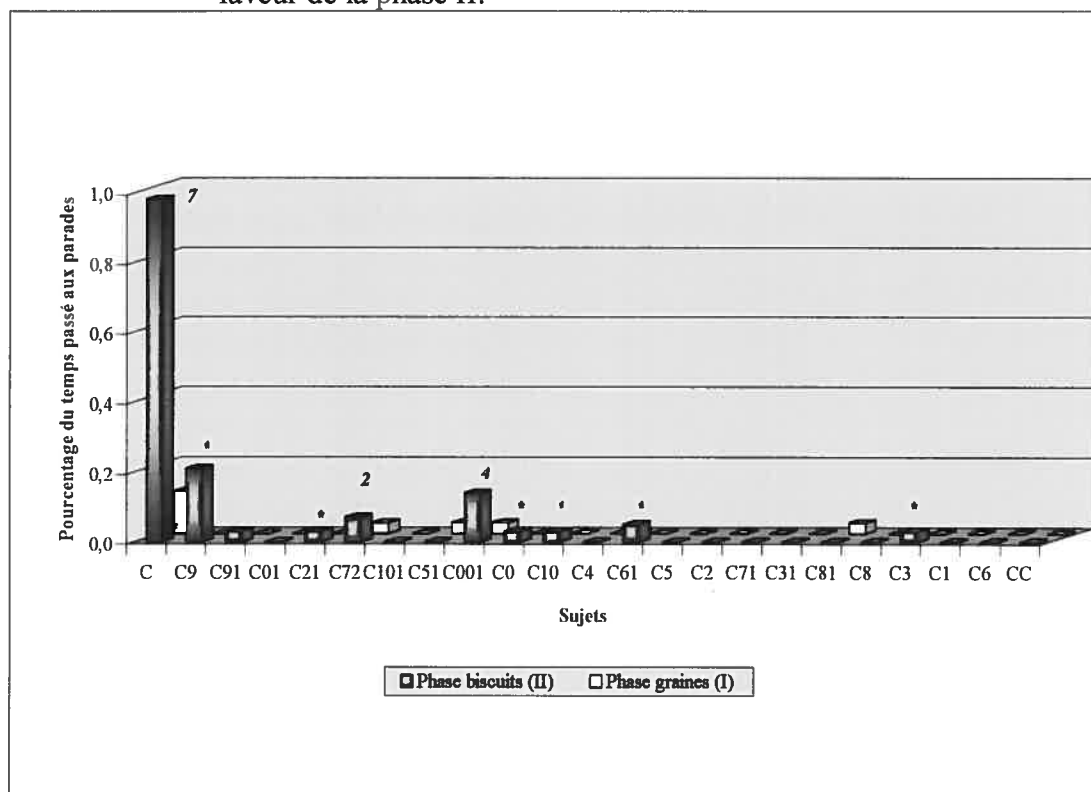
2.2 Les rapports agonistiques

Les parades

Il y a significativement moins de parades en phase graines (Fig.21; test de Wilcoxon; $N=12$; $T=70$; $P=0,012$), en moyenne six fois moins. La figure 21 nous montre que l'augmentation du nombre de parades pendant la phase biscuits est principalement dû aux individus dominants du groupe, à savoir : le mâle C (responsable de 61% des parades en phase II) et la femelle C9 (13%).

Figure 21. Temps passé aux parades selon les deux phases. *Le nombre en italique indique le ratio de la phase II sur la phase I.*

* Représente un rapport non réalisable mais dont la direction est en faveur de la phase II.



L'agression dirigée

Il y a significativement moins d'agression dirigée en phase graines (Fig.23; test de Wilcoxon; $N=19$; $Z_c=2,47$; $P=0,014$).

Quand l'analyse est affinée, nous remarquons que pour les femelles adultes, l'agression ne varie pas d'une phase à l'autre ($N=7$; $T=20$; $P=0,375$). Les jeunes femelles et les mâles dirigent significativement moins d'agression pendant la phase graines (respectivement : $N=7$; $T=28$; $P=0,015$ / $N=5$; $T=15$; $P=0,031$ U).

La moyenne horaire de l'agression indique très nettement que durant la phase graines, l'agression est faible et constante tout au long de la journée (Fig.22). En phase biscuits, l'agression double lors du premier pic (10h00-11h00) et des deux plateaux (13h00-15h00 / 17h00-19h00).

Figure 22. Moyennes horaires du temps passé à l'agression selon les deux phases.

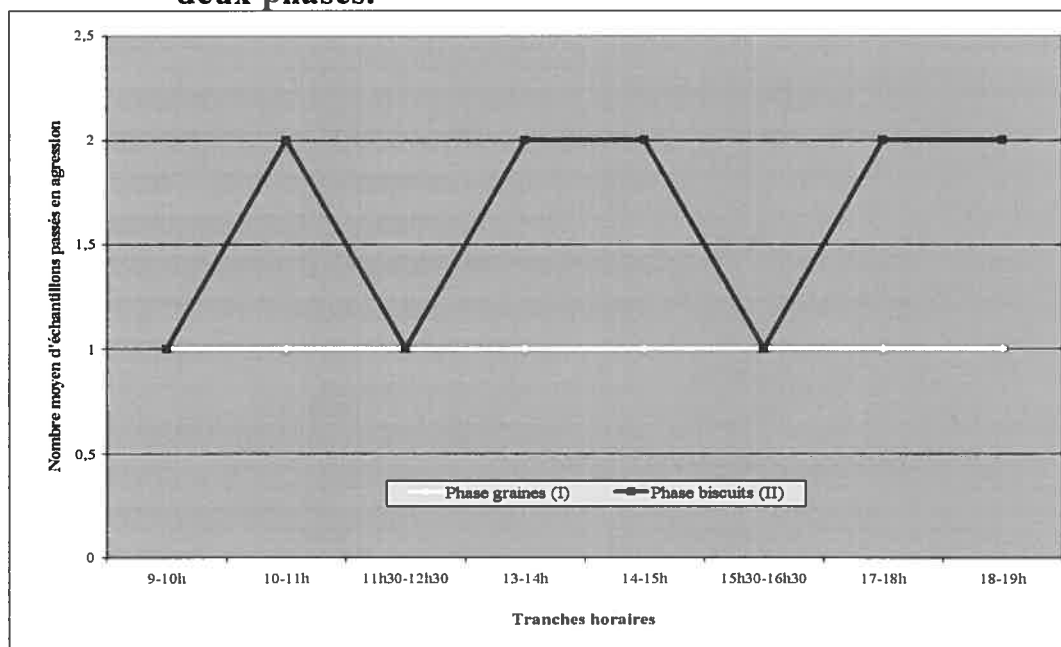
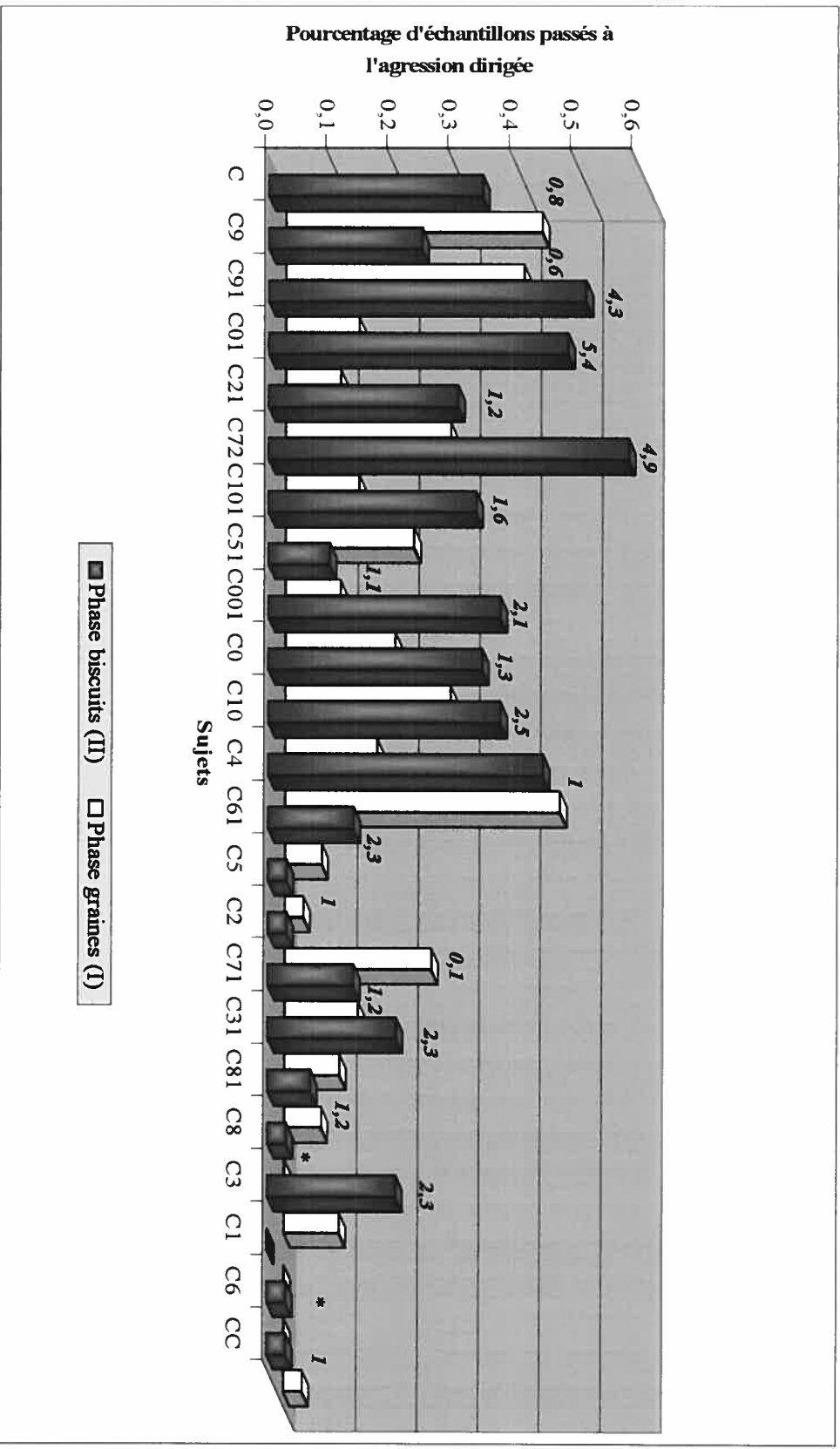


Figure 23. Temps consacré à l'agression par chaque individu selon les deux phases. Le nombre en italique indique le ratio de la phase II sur la phase I. * Représente un rapport non réalisable mais dont la direction est en faveur de la phase II.



L'agression selon les différents niveaux d'intensité

Dans cette section, nous n'aborderons pas les résultats obtenus pour les femelles adultes car l'analyse de l'agression toutes catégories confondues n'a montré aucune variation entre les deux phases pour ce groupe.

Pour tous les autres sujets, l'agression passive à distance (niveau 1) a tendance à être moins importante en phase graines (Fig.24a; test de Wilcoxon; $N=19$; $Z_c=1,92$; $P=0,055$). Les jeunes femelles dirigent significativement moins d'agression de niveau 1 pendant la phase graines ($N=5$; $T=15$; $P=0,031U$). Pour les mâles, l'agression de niveau 1 ne varie pas d'une phase à l'autre ($N=5$; $T=19,5$; $P=0,359U$). L'agression active à distance (niveau 2) ne varie pas selon les phases (Fig.24b; $N=18$; $Z_c=1,25$; $P=0,211$). L'agression intense avec contact physique (niveau 3) est significativement moins importante en phase graines (Fig.24c; $N=14$; $Z_c=2,63$; $P=0,009$). Pour les jeunes femelles, l'analyse détaillée indique qu'aucune différence d'agression de niveau 3 n'est décelée entre les phases ($N=6$; $T=17,5$; $P=0,187$). Tandis que les mâles ont tendance à diriger moins d'agression de niveau 3 durant la phase graines ($N=6$; $T=19,5$; $P=0,078$).

Figure 24. Temps passé à l'agression par chaque individu selon les deux phases. a. Niveau 1. b. Niveau 2. c. Niveau 3. *Le nombre en italique représente le ratio de la phase II sur la phase I.*

* Représente un rapport non réalisable mais dont la direction est en faveur de la phase II.

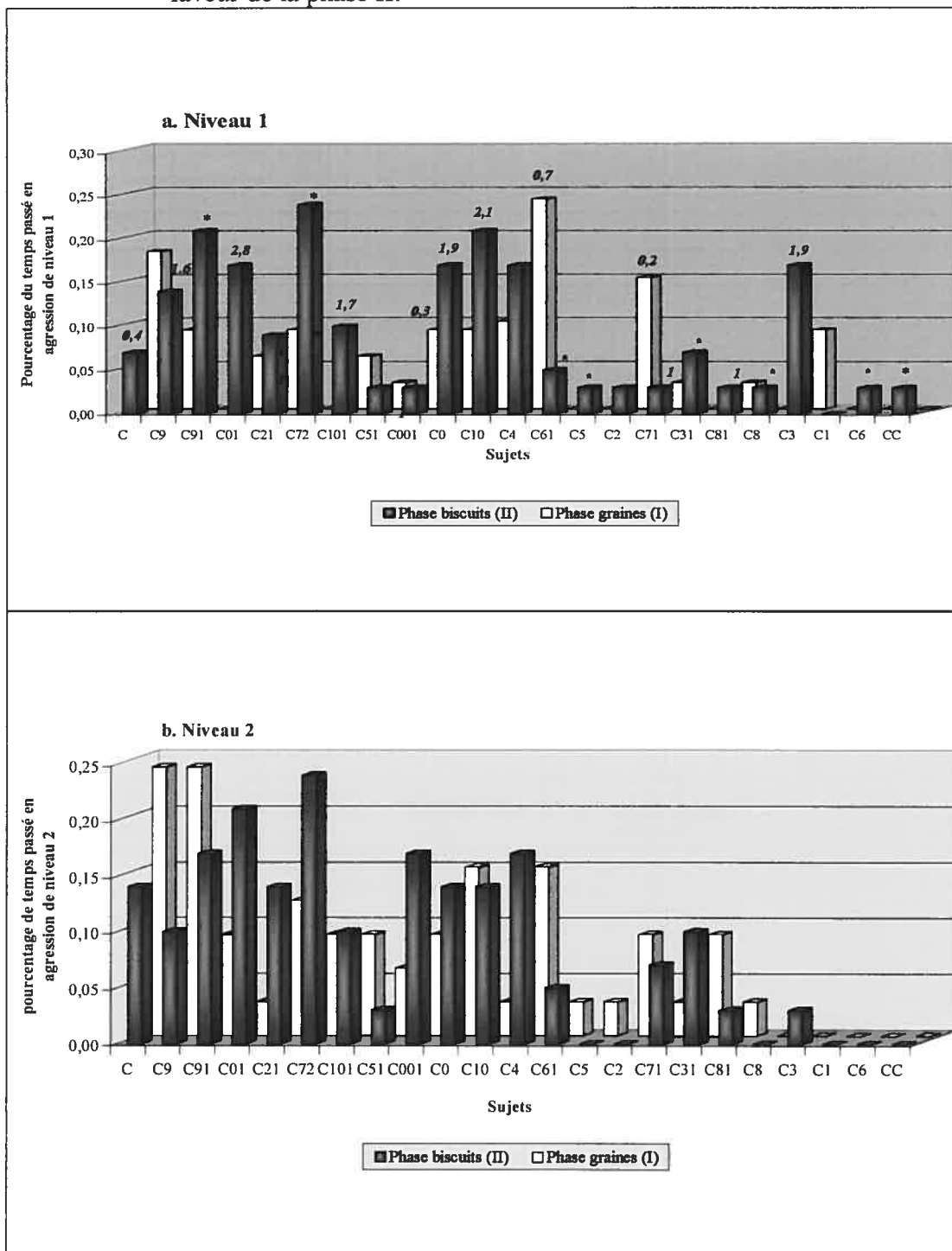
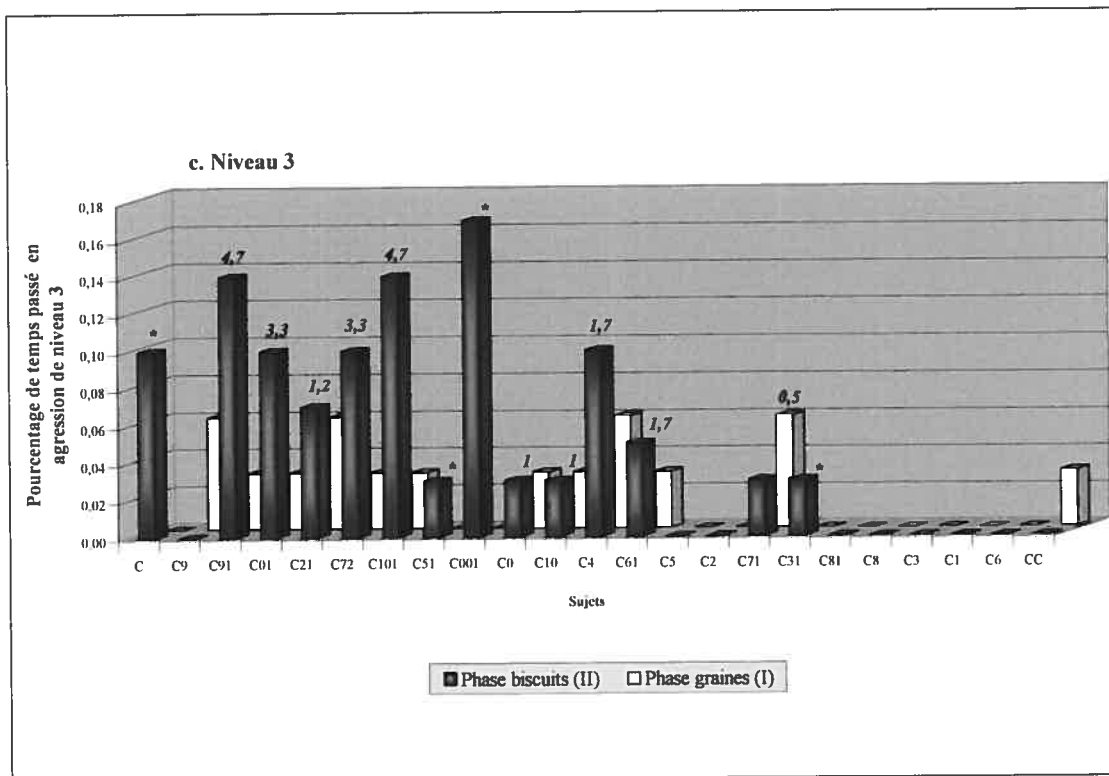


Figure 24. (Suite).**Tableau II. Les contextes d'agression selon les deux phases.**

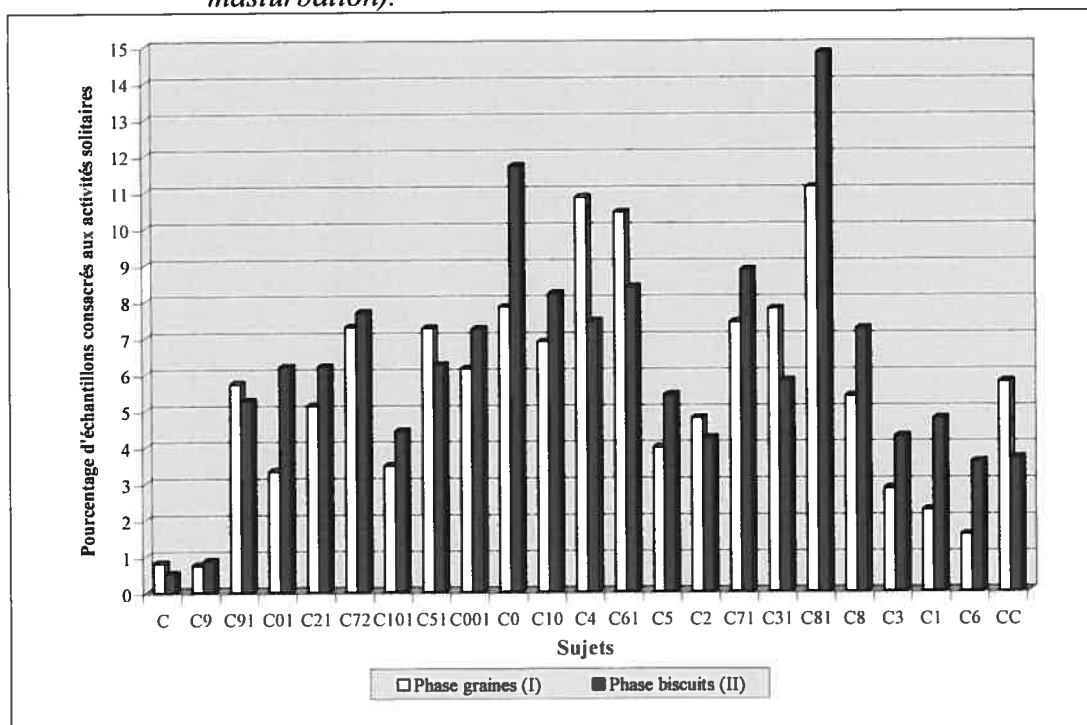
Les chiffres du tableau indiquent un taux horaire.

Contextes	Phase graines (I)	Phase biscuits (II)
Alimentaire	0,13	0,15
Objet	0,12	0,19
Dominance	0,10	0,20
Rang adjacent	0,07	0,18
Défense du bébé	0,10	0,07
Redirection	0,02	0,10
Jeu	0,02	0,10
Toilettage	0,08	0,11
Coercition sexuelle	0,05	0,09
Proximité	0,09	/
Repos	0,08	0,01
Aucun contexte trouvé	0,15	0,45
Nombre d'heures d'observations	111	96

2.3 Les activités solitaires

Les activités solitaires composées du jeu solitaire, de l'autotoilettage et de la masturbation ne varient pas pendant les deux phases (Fig.25; test de Wilcoxon; $N=23$; $Z_c=1,49$; $P=0,136$).

Figure 25. Temps consacré aux activités solitaires par chaque individu selon les deux phases. (*Jeu solitaire ; autotoilettage ; masturbation*).



2.4 Le repos

Les animaux passent moins de temps à se reposer pendant la phase grains (Fig.27; test de Wilcoxon; $N=23$; $Z_c=4,09$; $P<0,001$), en moyenne huit fois moins de temps.

Chacune des trois catégories d'individus, femelles adultes, jeunes femelles et mâles, passent significativement moins de temps à se reposer durant la phase graines (respectivement $N=10$; $T^-=52$; $P=0,001$ / $N=7$; $T^-=28$; $P=0,015$ / $N=6$; $T^+=21$; $P=0,031$).

La courbe de la moyenne horaire du repos pour la phase graines est assez constante avec un pic horaire entre 15h30 et 16h30 (Fig.26). Dans la phase biscuits, par contre, la courbe a la forme d'un dôme et elle est très nettement au dessus de celle de la phase graines. Un pic s'observe entre 13h00 et 14h00.

Figure 26. Moyennes horaires du temps passé au repos selon les deux phases.

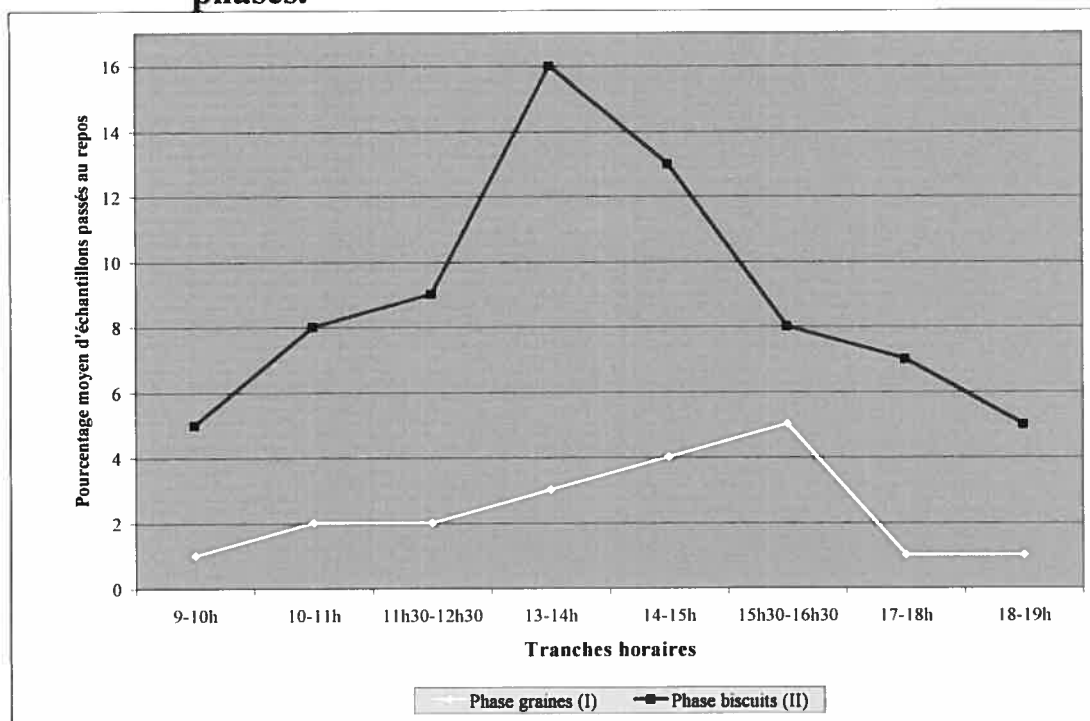
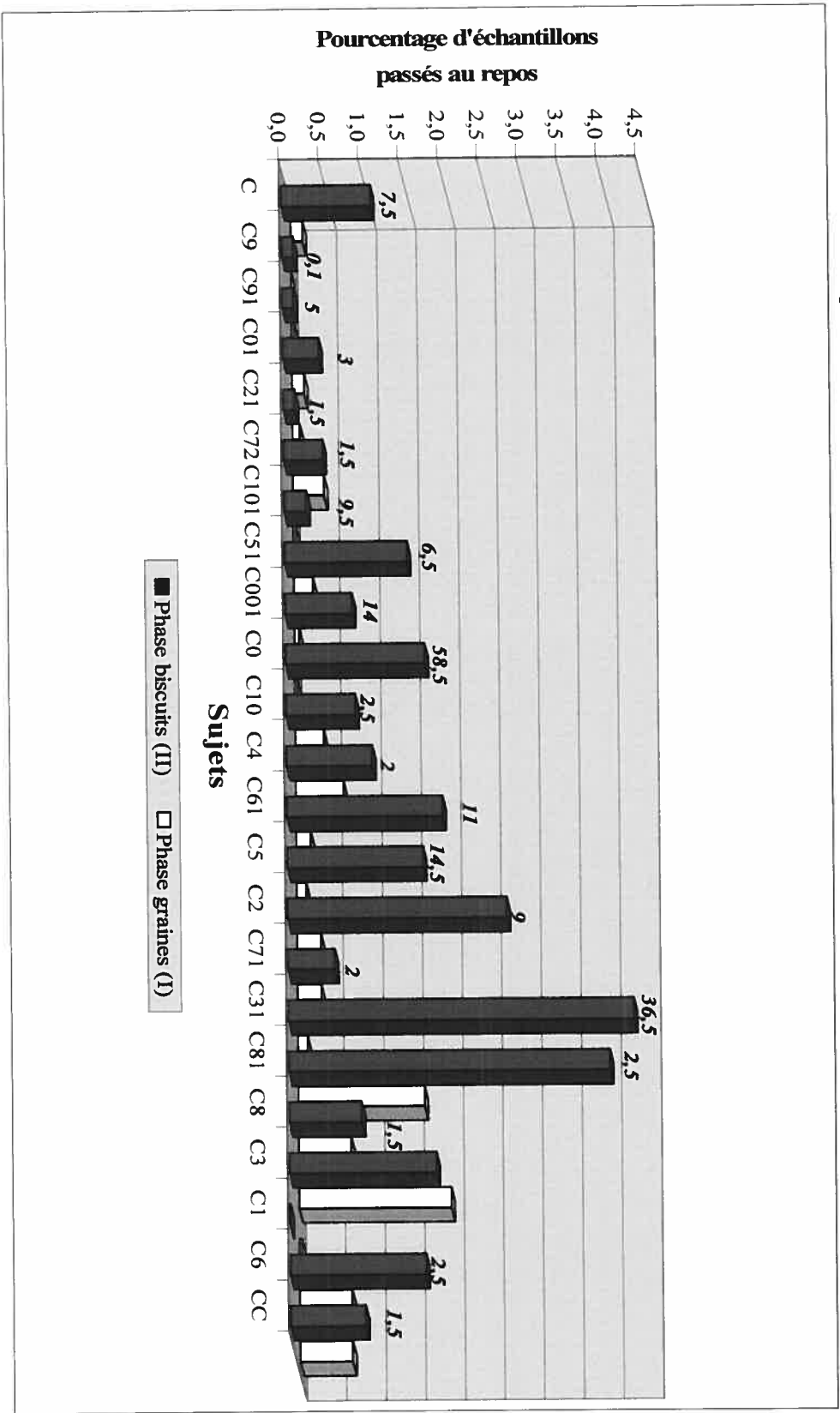


Figure 27. Temps passé au repos par chaque individu selon les deux phases. Le nombre en italique représente le ratio de la phase II sur la phase I.



2.5 Effet de la température sur certaines activités.

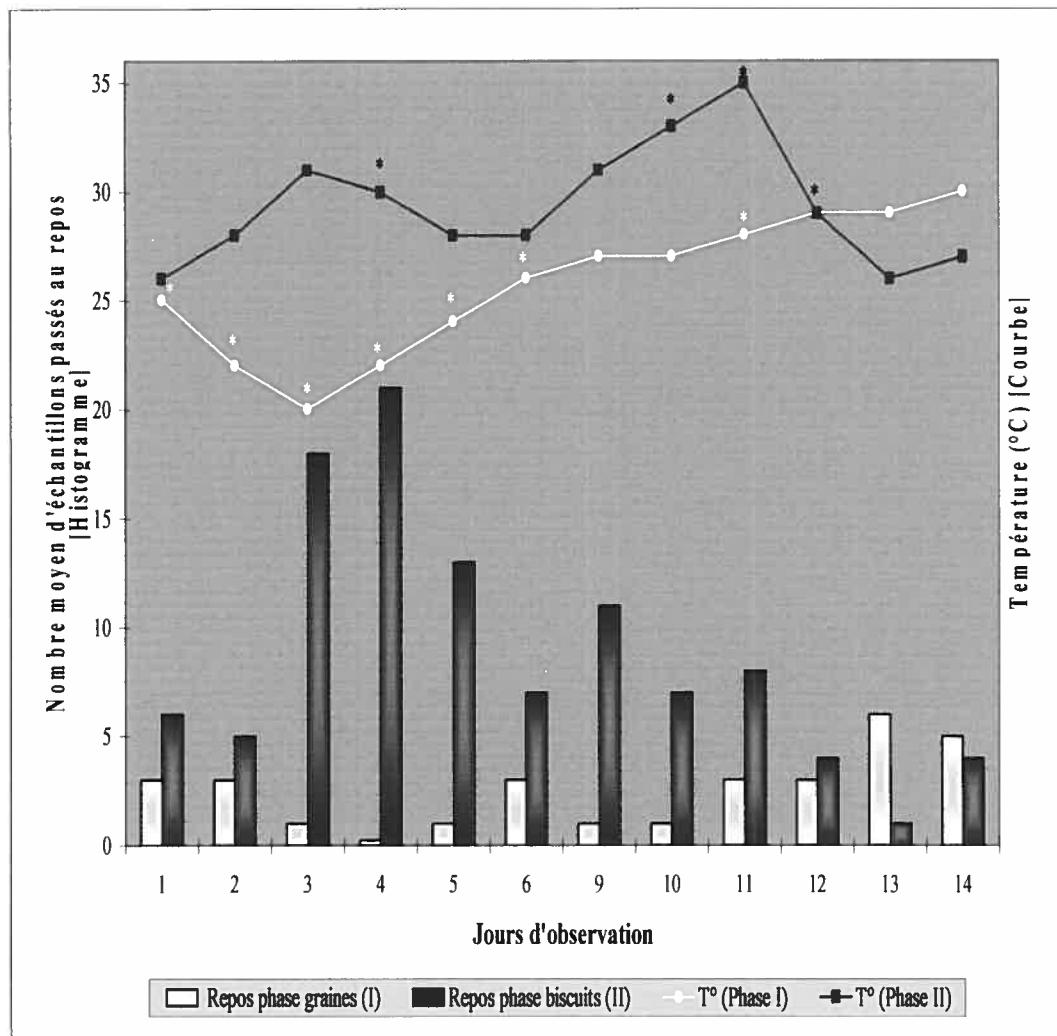
La température est une des variables que nous ne pouvons contrôler lors de notre expérience. Or, nous savons que des températures élevées peuvent induire une diminution des activités journalières et une augmentation du temps passé à se reposer. Les analyses qui suivront permettront de vérifier que les résultats obtenus précédemment ne sont pas liés aux changements de températures de l'une des deux phases.

Durant la phase graines, les températures maximales journalières étaient significativement plus basses que pendant la phase biscuits (Fig. 28 ; test de Wilcoxon ; $N=11$; $T=59$; $P=0,018$), en moyenne de 4°C plus basses. Rappelons que durant la phase graines, il y a significativement plus de temps passé à fourrager, plus de jeu et moins de temps passé au repos.

D'une part, il n'y a pas de corrélation entre la température journalière et le temps passé à fourrager (test de corrélation de Spearman ; phase I : $N=12$; Seuil critique= $0,59$; $r= 0,08$ et phase II : $r=0,52$) ou le jeu (phase I : $N=12$; Seuil critique= $0,59$; $r= 0,23$ et phase II : $r=-0,12$). Nous pouvons conclure que quelle que soit la phase, la température n'est pas la variable qui agit sur le temps passé à s'alimenter et sur le jeu des jeunes.

D'autre part, il y a une corrélation significative, positive mais assez faible, entre la température et le repos journaliers selon chaque phase (Fig. 28 ; phase I : $N=12$; Seuil critique= $0,59$; $r= 0,65$ et phase II : $r=0,63$). Ainsi, l'influence de la température sur le repos du groupe est minime.

Figure 28. Moyennes journalières de temps passé au repos et températures maximales pendant les deux phases. Les jours 7 et 8 ont été retirés de l'analyse. * indique les jours où il y a eu des précipitations.



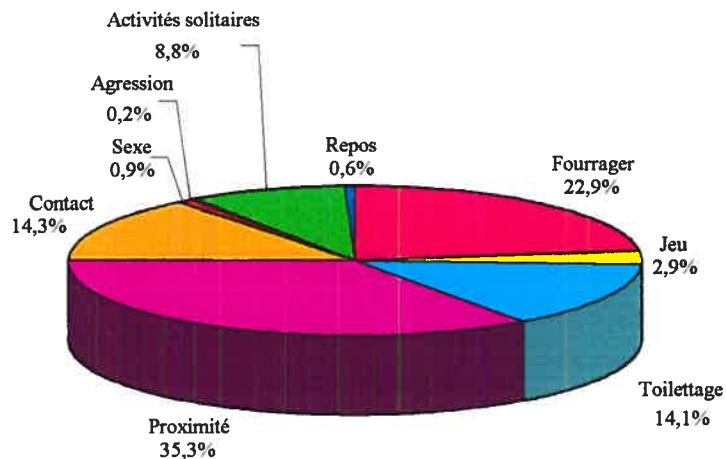
3. RÉSUMÉ DES RÉSULTATS (Fig. 29* et tableau III).

La phase graines se caractérise par sept fois plus de temps passé à fourrager (Fig. 11), une diminution dans le temps passé au social (hormis le jeu chez les mâles) et huit fois moins de temps passé au repos. A ce titre, rappelons que la catégorie du social est constituée du temps passé au jeu, au toilettage, à la proximité, au contact, aux activités sexuelles et à l'agression entre les individus. Ainsi, les jeunes femelles ou les mâles ont tendance à donner moins de toilettage aux femelles adultes (toilettage reçu). De plus, les jeunes femelles passent moins de temps en proximité et elles ont tendance à passer moins de temps en contact. Finalement, les jeunes femelles dirigent moins d'agression passive à distance (niveau 1) et l'agression physique intense (niveau 3) tend à être moins importante pour les mâles.

* La **figure 29** compare la totalité des comportements du groupe d'une phase à l'autre. Sur cette même figure, nous observons qu'il y a 3 fois plus de temps passé à fourrager en phase graines. Cependant, ce dernier résultat n'est pas à retenir. En effet, la figure 29 représente les données de l'ensemble du groupe et non la comparaison du temps passé dans un comportement en particulier, par un individu par rapport à lui-même selon chaque phase, comme c'est le cas à la figure 11. C'est donc bien le résultat de la comparaison individuelle qu'il faut retenir. Ainsi, il y a 7 fois plus de temps passé à fourrager en phase graines (Fig.11).

Figure 29. Budget d'activité de notre groupe de macaques crabiers selon chaque phase. a. Phase graines. b. Phase biscuits.

a. Phase graines (I).



b. Phase biscuits (II).

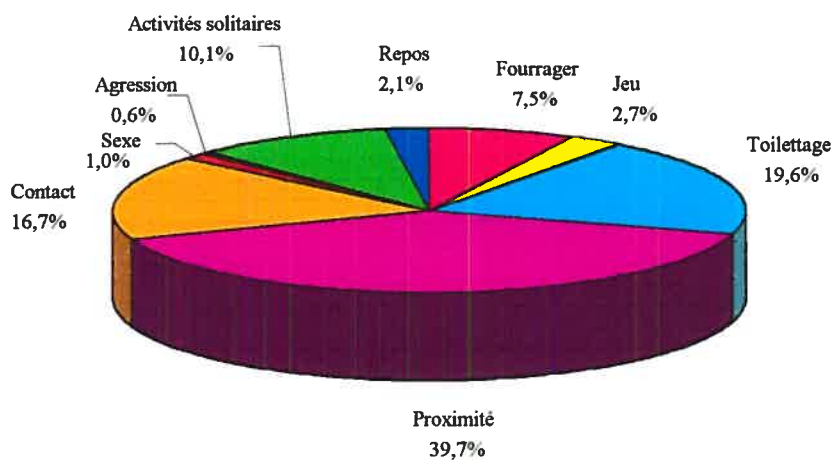


Tableau III. Récapitulatif des résultats obtenus

Direction du test : **I**= Plus en phase I (graines), **II**= Plus en phase II (biscuits) ; EP= Échantillon trop petit $N < 5$; NP= Test non pertinent ; T= Tendance, $0,10 < p < 0,05$; U= test unilatéral quand $N = 5$; *= test significatif, $0,05 \leq p < 0,01$; **= significatif à $0,01 \leq p < 0,005$; ***= significatif à $p \leq 0,005$.

<i>Activités</i>	<i>Tous les sujets</i>	<i>Mâles</i>	<i>Femelles adultes</i>	<i>Femelles juvéniles</i>
<i>Fourrager</i>	*** I p<0,001	* I p=0,031	*** I p=0,002	* I p=0,015
<i>Jeu</i>	** I p=0,007	* I p=0,031	p=0,910	p=0,336
<i>Sexe</i>	p=0,155	NP	NP	NP
<i>Toilettage donné</i>	* II p=0,041	T II p=0,094	p=1	T II p=0,078
<i>Toilettage reçu</i>	* II p=0,038	p=0,844	T II p=0,084	p=0,469
<i>Nombre moyen de toilettés par toiletteur</i>	p=0,180	NP	NP	NP
<i>Proximité</i>	* II p=0,012	p=0,219	p=1	* II p=0,015
<i>Contact</i>	* II p=0,018	p=0,156	p=0,769	T II p=0,078
<i>Parades</i>	* II p=0,012	EP	EP	EP
<i>Agression dirigée (AG)</i>	* II p=0,014	* II p=0,031U	p=0,375	* II p=0,015
<i>AG niveau 1</i>	T II p=0,055	p=0,359U	p=0,359	* II p=0,031U
<i>AG niveau 2</i>	p=0,211	NP	NP	NP
<i>AG niveau 3</i>	** II p=0,009	T II p=0,078	EP	p=0,187
<i>Activités solitaires</i>	p=0,136	NP	NP	NP
<i>Repos</i>	*** II p<0,001	* II p=0,031	** II p=0,001	* II p=0,015

DISCUSSION

À la lumière de nos analyses, nous proposerons tout d'abord des hypothèses expliquant les résultats obtenus. Puis nous exposerons les prédictions associées à ces hypothèses pour ensuite tester ces dernières. Enfin, nous examinerons les implications de notre expérience pour les milieux de captivité.

Nous comparerons nos résultats avec ce qui se retrouve dans la littérature. Nous avons noté que deux points de vue s'opposent : celui de Altmann (1980) qui suggère que lorsque le temps consacré à l'alimentation augmente, ce serait le temps consacré au social qui diminuerait en premier, puis le repos. Tandis que Dunbar (Dunbar et Sharman, 1984; Dunbar et Dunbar, 1988; Dunbar, 1992) propose que lorsque le temps passé à fourrager augmente, c'est le repos qui diminuerait en premier lieu. Le social, malgré son importance, serait conservé autant que possible, mais serait l'activité flexible. Une autre catégorie d'auteurs (Andrews et Rosenblum, 1988; Schlotterhausen, 1998; Patzschke et *al.*, 2000) suggèrent que lorsque plus de temps est alloué à l'alimentation, le temps consacré au social diminue. Ces auteurs rejoignent ainsi l'opinion de Altmann mais aucun d'eux ne fait mention de ce qu'il advient du temps passé à se reposer. Un troisième point de vue supporte une conclusion intermédiaire, où le social et le repos diminuent lorsque le temps passé à fourrager augmente, sans préciser de priorité pour l'une ou l'autre des activités (Fa, 1988; Malik et Southwick, 1988). Quant aux études de Altmann et Muruthi (1988) ainsi

que celle de Bronikowski et Altmann (1996), elles ouvrent davantage le débat sur le sujet. En effet, leurs conclusions rejoignent l'idée de base de Dunbar mais la deuxième étude diverge avec Dunbar sur l'activité dite «flexible». D'une part, deux groupes de babouins sauvages qui fourrageaient davantage, se reposaient moins et le temps passé au social restait inchangé. D'autre part, un groupe de babouins approvisionné par les touristes, fourrageant moins, va surtout se reposer davantage et dans une moindre mesure faire davantage d'activités sociales. Le temps de repos serait donc l'activité dite «flexible» (Bronikowski et Altmann, 1996). En d'autres termes, il pourrait être alloué à une autre activité en cas de besoin. Notre expérience supporte cette dernière étude et l'idée de base de Dunbar. En effet, en phase graines, nous observons nettement plus de temps passé à fourrager (7 fois plus qu'en phase biscuits; Fig.11), surtout moins de temps passé au repos (3,5 fois moins qu'en phase biscuits) et dans une moindre mesure, moins de social* (1,2 fois moins qu'en phase biscuits) (Fig.29).

En rentrant dans le détail de nos résultats, nous pouvons conclure que le temps passé à fourrager augmente tandis que le repos et le social diminuent, sauf le jeu. Ce dernier résultat est en contradiction avec les études de Lee (1984a) et de Barrett et *al.* (1992) qui démontrent qu'avec un temps d'alimentation accru, le jeu des jeunes baisse. Nous pouvons simplement dire que les conditions environnementales, ou du moins la qualité de l'habitat, expliqueraient les divergences rencontrées. Enfin, en affinant encore nos résultats, l'analyse par classe d'âge et de sexe (les mâles, les femelles adultes ou les jeunes femelles) fait ressortir que

* Le social est défini par : le jeu, le toilettage, la proximité, le contact, les activités sexuelles et l'agression.

lorsque le temps passé à fourrager augmente, le repos diminue beaucoup et le toilettage dans une moindre mesure pour chacune des classes. Ce constat supporte les conclusions d'autres études (Dunbar et Sharman, 1984; Altmann, 1988; Malik et Southwick, 1988; Saunders, 1988).

1. LES CHANGEMENTS DANS LES TAUX D'AGRESSION

Nous débuterons cette section par le constat suivant : la phase biscuits (II) est celle que nous considérons comme se rapprochant le plus de la «normalité» des conditions de captivité, à savoir, des singes nourris par des biscuits de taille standard. La phase graines (I) devient par ce fait même la phase dite «expérimentale» car nous testons l'effet produit par la réduction des biscuits sur les différentes activités du groupe. C'est pour cette raison que nos résultats ont tous été rapportés à la phase graines.

Nous avons tout d'abord cherché à comprendre pourquoi durant la phase expérimentale l'agression diminuait. Nous examinerons trois explications qui génèrent autant d'hypothèses.

1.1. Défense et monopole de la nourriture

La première hypothèse prend sa source dans nos observations personnelles. Ainsi, en phase biscuits certains individus volent les aliments tandis que d'autres les protègent, ce qui n'est pas le cas dans la

phase graines. Par exemple, en phase biscuits, le mâle dominant cherche peu souvent des aliments au sol mais il les obtient en les chapardant à d'autres individus. De la même manière, certains sujets, pour manger en toute tranquillité, vont sur les planches en hauteur, dans une autre pièce et/ou tournent le dos aux autres. Donc, en phase biscuits, les aliments, de par leur taille, deviendraient une ressource défendable et davantage monopolisable que les petits morceaux de biscuits de la phase graines.

Si notre hypothèse est exacte, cela impliquerait une augmentation de l'agression autour des moments d'alimentation. En d'autres termes, en phase biscuits le contexte alimentaire devrait être le contexte principal entourant l'agression. En phase graines par contre, il devrait y avoir peu d'agression durant l'alimentation.

Le tableau II indique qu'il y a un nombre considérable de contextes (11) entourant l'agression. Cependant, aucun n'est prédominant. De façon générale, le taux horaire d'agression diminue en phase graines. Le contexte alimentaire ne se distingue pas particulièrement quelle que soit la phase. De plus, en phase graines, le pourcentage d'agression en contexte alimentaire est plus important (13%) qu'en phase biscuits (9%), ce qui s'oppose aux prédictions énoncées précédemment. Ainsi, toutes ces indications nous permettent de réfuter notre première hypothèse.

1.2 Effet direct du temps

En phase graines, les sujets passent considérablement plus de temps à fourrager. Il s'ensuit que le temps disponible pour les autres activités diminue, notamment pour le repos et/ou le social (Altmann, 1980). Dans notre expérience, c'est le temps passé au repos et au social qui est tronqué. Notre deuxième hypothèse propose plutôt que c'est la diminution du temps disponible qui réduit les taux d'agression.

Si le manque de temps réduit les taux d'activités sociales, ce sont les activités de longue durée, telles que le toilettage, la proximité, le contact et le jeu qui devraient être touchées en premier lieu. Or, nous constatons que bien que le temps consacré au toilettage, à la proximité, au contact et à l'agression diminue, le temps accordé au jeu, quant à lui, augmente. Ce dernier aurait dû être tronqué avant le temps requis pour l'agression puisque celle-ci est une activité de courte durée. Nous réfutons donc cette deuxième hypothèse. Ainsi, le temps manquant aux diverses activités n'explique pas à lui seul la diminution de l'agression en phase graines.

1.3 Effet indirect via la proximité

Notre troisième et dernière hypothèse proposée part de l'observation qu'en phase graines le temps passé à fourrager réduit le temps passé en contact et en proximité. La diminution du temps passé en proximité devrait réduire les opportunités d'agression. Cette proposition

prend pour acquis que la proximité inter-individuelle est la condition de base pour qu'il y ait de l'agression (Marler, 1976). Ainsi, en phase graines, l'agression diminuerait parce qu'il y aurait en moyenne moins d'adversaires potentiels en proximité. Par exemple, les macaques japonais (*Macaca fuscata*) adultes qui fourragent en nature maintiennent une distance inter-individuelle de quelques mètres, ce qui réduit la probabilité des interactions agonistiques (Mori, 1977; Furuichi, 1983).

Si cette hypothèse est juste, en contrôlant l'effet de la proximité, nous devrions annuler le nombre d'échantillons supplémentaires d'agression en phase biscuits, et la différence dans les taux d'agression entre les deux phases devrait disparaître. De plus, l'effet devrait être le même pour chaque classe d'âge et de sexe.

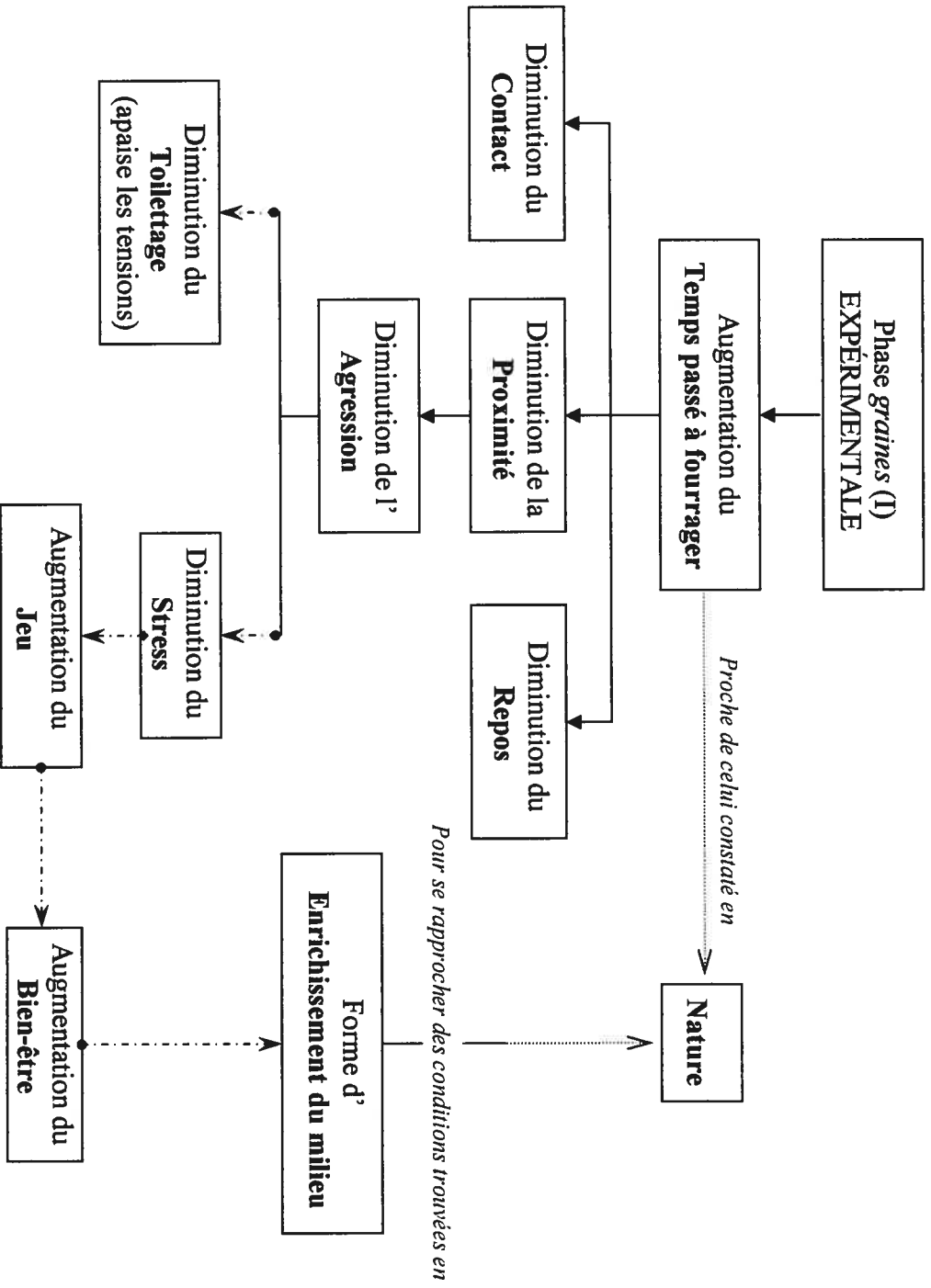
Nous avons donc rapporté les taux d'agression aux taux de proximité pour chaque dyade afin d'obtenir des taux d'agression pondérés pour le temps passé en proximité. Pour les jeunes femelles et pour les mâles, les tests révèlent clairement que la diminution de la proximité en phase graines était responsable de la diminution de l'agression. Ainsi, en contrôlant l'effet de la proximité, nous n'obtenons plus de différence d'agression entre les deux phases (respectivement : $N=7$; $T=23$; $P=0,156$ et $N=6$; $T=17$; $P=0,219$). Notre troisième hypothèse se trouve ainsi confirmée. Il semble donc que la réduction du temps passé en proximité conduit effectivement en un taux d'agression moins élevé.

2. VUE D'ENSEMBLE ET ANALYSE PAR CLASSE D'ÂGE ET DE SEXE

La figure 30 résume les relations causales que nous proposons. L'augmentation du temps passé à manger entraînerait un manque de temps pour se reposer et être en contact et en proximité avec d'autres individus. La diminution des occasions de proximité agirait ensuite de manière indirecte en abaissant les taux d'agression. La baisse d'agression pourrait à son tour expliquer la baisse des taux de toilettage. En effet, l'une des fonctions importantes du toilettage est l'apaisement des tensions au sein d'un groupe (Terry, 1970; Mitchell et Tokunaga, 1976; Saunders, 1988; Dunbar, 1991; pour une preuve physiologique : Boccia, 1987; pour une preuve comportementale : Schino et *al*, 1988). Nous suggérons donc que la baisse du temps passé à l'agression aurait provoqué une diminution du toilettage.

Deuxièmement, nous suggérons que l'agression, en diminuant, aurait engendré une baisse du niveau de stress dans le groupe (Chamove et Bowman, 1976). La diminution du stress agirait à son tour en augmentant les taux de jeu. En effet, le jeu semble traduire un état de bien-être et une bonne santé des sujets (Shapiro et Bloomsmith, 1994 et 1995). L'augmentation du jeu dans la phase graines pourrait traduire l'importance de cette activité, surtout pour les mâles (Mitchell et Tokunaga, 1976; Sommer et Mendoza-Granados, 1995).

Figure 30. Schéma suggéré pour expliquer les résultats.



Les articles précédents qui ont discuté de l'influence du temps passé à fourrager sur les autres activités ont traité le social comme une catégorie générale sans distinguer de sous-catégories, et ont aussi regroupé tous les sujets en un seul groupe sans distinction d'âge et de sexe (Bronikowski et Altmann, 1996; Patzschke et *al.*, 2000). L'originalité de notre étude réside dans le fait que nous avons analysé les résultats en fonction des catégories d'activités et selon les classes d'âge et de sexe. Ce dernier point nous semble particulièrement important puisque les priorités ne sont pas les mêmes selon l'âge et le sexe des individus. À ce sujet, Altmann (1988) a écrit: *«It would not be at all surprising, ..., that effort toward maintenance of social relationships will differ by gender or age-class as a function of life-history variables for each species.»* (p.x)

Nous remarquons tout d'abord une constante pour toutes les classes d'âge et de sexe dans notre expérience : l'augmentation du temps passé à fourrager provoque avant tout une diminution importante du repos. Ainsi, le repos serait une catégorie flexible (Bronikowski et Altmann, 1996) et de moindre importance, qui pourrait servir de réserve de temps disponible pour les activités primordiales, telle que l'alimentation (Dunbar, 1992).

En ce qui a trait aux femelles adultes, elles ne jouent quasiment pas, ce qui expliquerait que leur quantité de jeu reste invariable quelle que soit la phase. Elles donnent aussi autant de toilettage dans les deux phases. Cela pourrait s'expliquer par le fait que la quantité d'agression des femelles adultes ne change pas d'une phase à l'autre. D'autre part, le

fait que le toilettage soit conservé pourrait traduire l'importance de cette activité pour les femelles adultes. En effet, par le toilettage, les femelles développeraient et maintiendraient un réseau d'alliances utiles lors de conflits (Mitchell et Tokunaga, 1976; Dunbar, 1984; Dunbar et Sharman, 1984; Saunders, 1988; Dunbar, 1991). De plus, le toilettage est une caractéristique prédominante chez les femelles matures (Sparks, 1967 p.159). Ainsi, dans notre étude, les femelles adultes toilettent toutes les classes d'âge et de sexe, à savoir, les autres femelles adultes, les mâles adultes, les jeunes des deux sexes et, plus particulièrement, leur fille/fils.

Les jeunes femelles, quant à elles, jouent peu, ce qui expliquerait que le temps qu'elles consacrent aux activités ludiques ne varie pas d'une phase à l'autre.

Pour les mâles, le temps accordé au jeu augmente lors de l'expérience. Nous expliquons ce phénomène par la baisse de l'agression et donc du stress, en conformité avec notre dernière hypothèse. Ainsi, l'augmentation du jeu pourrait traduire le bien-être des individus en phase graines. En effet, les chercheurs utilisent la présence des comportements typiques de l'espèce (tel que le jeu chez les jeunes mâles) comme une preuve de bien-être (Shapiro et Bloomsmith, 1994). De plus, dans certaines études réalisées en nature, le jeu est considéré comme un indice de qualité de l'habitat (Martin, 1982), à titre d'exemple, le singe vervet [*Cercopithecus aethiops*] (Lee, 1984b), le babouin gelada [*Theropithecus gelada*] (Barrett et al., 1992) et le langur [*Presbytis entellus*] (Sommer et Mendoza-Granados, 1995).

De plus, l'augmentation du jeu en phase graines pourrait également traduire l'importance de cette activité pour les jeunes mâles. En effet, le jeu permet à ces derniers d'apprendre, entre autres, à devenir des compétiteurs efficaces (Chalmers, 1984).

En ce qui concerne le mâle dominant, la baisse du stress provoquée par la diminution de l'agression semble lui permettre de diminuer ses parades. En effet, il est probable qu'en phase biscuits, lors des moments de stress, le mâle dominant utilisait ses parades pour faire cesser les agressions au sein du groupe.

Finalement, pour les jeunes des deux sexes, le toilettage donné baisse probablement parce que l'agression diminue. Ainsi, il se pourrait que cette activité soit de moindre importance pour les jeunes et notamment pour les jeunes mâles qui devraient migrer dans un autre groupe à l'âge adulte. Pour ces derniers, le toilettage n'a donc pas la même importance que pour les jeunes femelles qui resteront au sein de leur groupe natal et auront à s'y trouver des alliés de choix.

3. IMPLICATIONS RELATIVES À L'ENRICHISSEMENT DU MILIEU

Notre expérience apporte des éclaircissements par rapport à l'étude de Barrett et *al.* (1992) dont les résultats indiquent que durant la saison sèche, les jeunes babouins geladas [*Theropithecus gelada*] jouent moins et une grande proportion du temps est consacrée à l'alimentation.

Ils supposent, d'une part, que les babouins immatures avaient probablement manqué de temps pour jouer et, d'autre part, que la baisse du jeu était peut être provoquée par les conditions environnementales pauvres en nutriments énergétiques. À la lumière de nos résultats, nous pensons que les jeunes geladas n'ont pas manqué de temps pour jouer. Nous appuyons plutôt la deuxième suggestion : ainsi, le jeu serait un indicateur sensible à la pauvreté de l'habitat (nourriture peu abondante et de faible qualité) et au niveau de stress énergétique imposé à des animaux immatures (Martin, 1982; Barrett et *al.*, 1992).

Notre expérience s'inscrit aussi dans le cadre du concept d'*enrichissement du milieu*, dont le but est l'amélioration du bien-être psychologique des animaux captifs via l'augmentation des comportements typiques de l'espèce (Shapiro et Bloomsmith, 1994; Vick et *al.*, 2000; Mellen et MacPhee, 2001). Ce concept a déjà fait ses preuves pour de nombreuses espèces, incluant le macaque rhésus [*Macaca mulatta*] (Shapiro et Bloomsmith, 1994 et 1995), le macaque brun [*M. arctoides*] (Chamove et *al.*, 1984; Chamove et Anderson, 1988) le chimpanzé [*Pan troglodytes*] (Woods, 1998) et le tamarin pinché [*Saguinus oedipus*] (Snowdon, 1989). L'enrichissement du milieu est réalisable en créant des milieux analogues à l'environnement naturel (Snowdon, 1989) ou en améliorant les conditions de captivité déjà présentes, notamment en occupant davantage les animaux (Shapiro et Bloomsmith, 1995). À ce sujet, l'activité alimentaire est particulièrement importante (Chamove et *al.* 1982; Snowdon, 1989; Mellen et MacPhee, 2001).

Si la phase biscuits représente les conditions normales de captivité, alors la phase graines, en augmentant le temps passé à fourrager, se veut plus proche des conditions naturelles de l'animal. Les chiffres à l'appui de cette thèse sont les suivants : en nature, le macaque crabier passerait 35% de son temps à fourrager (Aldrich-Blake, 1980; Chamove et Anderson, 1988), comparé à 23 % dans notre phase graines et 8% dans notre phase biscuits (Fig. 31; pour plus de détails voir Fig. 29). C'est aussi ce que constate Fa (1988) lorsqu'il indique que des singes sauvages fourragent plus, se reposent et socialisent moins comparés aux groupes approvisionnés.

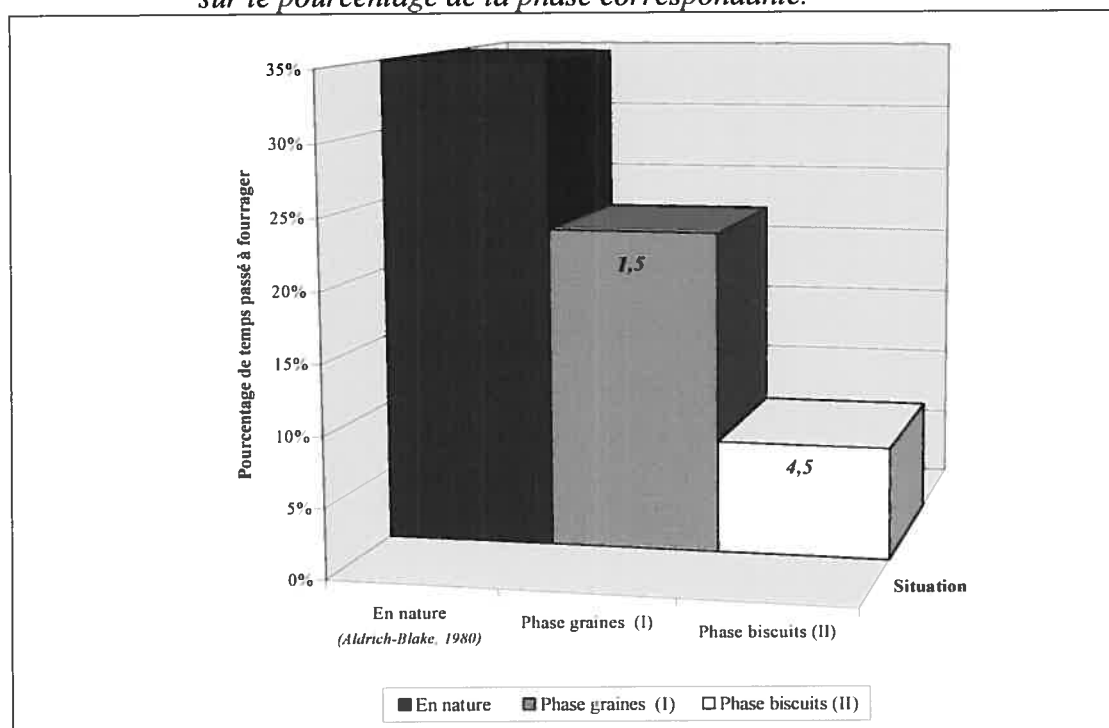
De plus, nous savons qu'un des problèmes majeurs de la captivité est l'ennui de l'animal (Chamove et Anderson, 1988). Cela peut se traduire, entre autres, par un repos accentué. Dans la phase graines, les sujets étaient plus occupés à rechercher leur nourriture et dormaient moins qu'en phase biscuits (Fig. 29), un peu comme ce qui est observé en liberté. C'est idéalement ce qui est recherché : conserver les comportements typiques de l'espèce (Chamove et Anderson, 1988; Shapiro et Bloomsith, 1994) et éviter les comportements dits «anormaux» (Chamove et *al.*, 1984; Chamove et Anderson, 1988; Rosenblum et Smiley, 1984; Shapiro et Bloomsith, 1994 et 1995) tels que marcher de long en large dans une pièce.

Ainsi, notre expérience qui consistait à simplement réduire la taille des aliments offerts, pourrait être un point de départ pour enrichir le milieu à l'aide de la nourriture (pour un autre exemple : Bloomstrand et *al.*, 1987).

Finalement, nous avons remarqué qu'un aliment unique (biscuit protéiné) ne constituait pas une diète optimale et conduisait à l'ennui alimentaire. C'est pourquoi une nouvelle étude qui augmenterait la diversité alimentaire pourrait être utile. Cette étude comporterait une première phase où les sujets seraient nourris de biscuits réduits de taille (la phase graines de notre étude) et de graines réelles, une deuxième phase graines avec un ajout de fruits frais, et une troisième phase graines avec en plus des graines et des fruits frais. Dans un deuxième temps, il serait intéressant de voir si notre expérience serait généralisable à d'autres espèces de primates captifs, comme l'ont expérimenté Chamove et *al.* (1982).

Figure 31. Temps passé à fourrager par le macaque crabier dans différentes situations.

Le chiffre en italique représente le rapport du pourcentage en nature sur le pourcentage de la phase correspondante.



CONCLUSION

1) La diminution de la taille des aliments a permis d'augmenter considérablement l'effort alimentaire de chaque individu. Ainsi, en phase graines, le temps passé à fourrager fut sept fois plus important qu'en phase biscuits. En conséquence, le temps passé au repos diminua de façon importante et les taux de certaines activités sociales diminuèrent aussi, mais dans une moindre mesure.

2) Le temps consacré à une activité peut varier selon son importance pour un individu d'âge et de sexe donné. C'est pourquoi les études ultérieures devraient analyser les effets de l'effort alimentaire sur les activités sociales selon les classes d'âge et de sexe.

3) En phase graines, la baisse des occasions de proximité inter-individuelle a provoqué une diminution des taux d'agression chez les jeunes femelles et chez les mâles. Nous suggérons que cette diminution de l'agression aurait induit une baisse du toilettage et une augmentation du jeu chez les mâles exclusivement.

4) Dans notre expérience, les femelles adultes ont maintenu leurs taux de toilettage social. Ce résultat met en évidence l'importance de cette activité pour elles. Ainsi, dans les groupes de primates à philopatrie femelles (comme les macaques crabiers), le temps consacré au toilettage chez les

femelles sera conservé autant que possible. Cette activité pourrait permettre à celle-ci de trouver des partenaires de coalition qui seront déterminants lors des conflits.

5) Par contre, pour les jeunes mâles, le jeu a non seulement été maintenu mais il a augmenté. Ce phénomène nous confirme l'importance de cette activité pour les jeunes mâles. En effet, durant les activités ludiques, ces derniers auront l'occasion, entre autres choses, de développer et de perfectionner des habilités à se battre qui leur seront utiles lorsqu'ils atteindront l'âge adulte.

6) La phase graines de notre expérience se révèle être une forme d'enrichissement alimentaire du milieu. Nous constatons que la principale différence par rapport à la phase biscuits est que les sujets s'ennuient moins et coupent dans le temps passé au repos. Les singes captifs sont donc davantage occupés à chercher leur nourriture et à jouer. Ces deux derniers points montrent que l'augmentation de l'effort alimentaire a amélioré le bien-être de nos sujets.

BIBLIOGRAPHIE

ALDRICH-BLAKE, F.P.G.

1980: "Long-tailed macaques." *In Malayan Forest Primates: Ten Tears' Study in Tropical Rain Forest*; ed. D.J. Chivers, pp146-165. New York: New York Plenum Press.

ALTMANN, J.

1974: "Observational Study of Behavior: Sampling Methods." *Behaviour*, **49**: 227-267.

ALTMANN, J.

1980: "Ecology and Maternal Time Budgets." *In budgets Baboon mothers and infants*; ed. J. Altmann, pp42-63. Cambridge: Harvard University Press.

ALTMANN, J.

1988: "Foreword." *In Monographs in primatology Vol. 11: Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*; ed. J.E. Fa & C.H. Southwick, ppix-xiii. New York: New York A.R. Liss Inc.

ALTMANN, J. & P. MURUTHI.

1988: "Differences in Daily Life Between Semiprovisioned and Wild-Feeding Baboons." *American Journal of Primatology* **15**: 213-221.

ALTMANN, S.A.

1974: "Baboons, Space, Time, and Energy." *American Zoologist*, **14**: 221-248.

ANDREWS, M.W. & L. A. ROSENBLUM.

1988: "Relationship Between Foraging and Affiliative Social Referencing in Primates." *In Monographs in primatology Vol. 11: Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*; ed. J.E. Fa & C.H. Southwick, pp247-268. New York: A.R. Liss Inc.

BARRETT, L., R. I. DUNBAR & P. DUNBAR.

1992: "Environmental Influences on Play Behaviour in Immature Gelada Baboons." *Animal Behaviour*, **44**: 111-115.

BERNSTEIN, I. S.

1991: "An empirical comparison of focal and ad libitum scoring with commentary on instantaneous scans, all occurrence and one-zero techniques." *Animal Behaviour*, **42**: 721-728.

BLOOMSTRAND, M., P.L. ALFORD & T.L. MAPLE.

1987: "An analysis of feeding enrichment for captive chimpanzees (*Pan troglodytes*)." *American Journal of Primatology* 12 (3): 330 [Abstract].

BOCCIA, M.L.

1987: "The physiology of grooming: a test of the tension reduction hypothesis." *American Journal of Primatology* 12 (3): 330 [Abstract].

BOESCH, C. & H. BOESCH-ACHERMANN.

1991 : "Les Chimpanzés et l'outil." *La recherche*, vol. **22**, N° 233 : 724-731.

BOINSKI, S., A. TREVES & C.A. CHAPMAN.

2000: "A Critical Evaluation of the Influence of predators on primates: Effects on Group Travel." *In On the move: How and why animals travel in groups*; ed. S. Boinski and P.A. Garber, pp43-72. Chicago: Chicago University Press.

BRONIKOWSKI, A.M. & J. ALTMANN.

1996: "Foraging in a variable environment: weather patterns and behavioral ecology of baboons." *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 11-25.

CANT, J.G.H. & L.A. TEMERIN.

1984: "A Conceptual Approach to Foraging Adaptations in Primates." *In Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates, Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys, and Apes*; ed. P.S. Rodman and J.G.H. Cant, pp304-342. New York: Columbia University Press.

CHALMERS, N.

1984: "Social play in monkeys: theories and data." *In play in Animals and Humans*; ed. P.K. Smith, pp119-141. Oxford: Basil Blackwell Publisher Limited.

CHAMOVE, A.S., J.R. ANDERSON.

1988: "Impact of feeding practices on Growth and Behavior of Stump-Tailed Macaques (*Macaca arctoides*)." *In Monographs in primatology Vol. 11: Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*; ed. J.E. Fa & C.H. Southwick, pp231-246. New York: A.R. Liss Inc.

CHAMOVE, A.S., .R.E. BOWMAN.

1976: "Rank, Rhesus Social Behavior, and Stress." *Folia Primatologica*, 26: 57-66.

CHAMOVE, A.S., J.R. ANDERSON & V.J. NASH.

1984: "Social and Environmental Influences on self-aggression in Monkeys." *Primates*, 25 (3): 319-325.

CHAMOVE, A.S., J.R. ANDERSON, S.C. MORGAN-JONES & S.P. JONES.

1982: "Deep woodchip litter: hygiene, feeding, and behavioral enhancement in eight primate species." *International Journal for the Study of Animal Problems*, 3 (4): 308-318.

CROOK, J.H.

1970: "The social ecology of primates." *In social Behaviour in Birds and Mammals: essays on the social ethology of animal and man*; ed. J.H. Crook, pp103-166. New York: Academic Press Inc.

DUNBAR, R.I.M.

1984: "*Reproductive decisions: an economic analysis of gelada baboon social strategies.*" Princeton: Princeton University Press, 265p.

DUNBAR, R.I.M.

1988: "Time budgets and other constraints." *In Primate social systems*; ed. R.I.M. Dunbar, pp90-105. Cornell: Cornell University Press.

DUNBAR, R.I.M.

1991: "Functional Significance of Social Grooming in Primates." *Folia Primatologica*, 57 : 121-131.

DUNBAR, R.I.M.

1992: "Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons." *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 35-49.

DUNBAR, R.I.M. & P. DUNBAR.

1988: "Maternal time budgets of gelada baboons" *Animal Behaviour*, 36: 970-980.

DUNBAR, R.I.M. & M. SHARMAN.

1984: "Is Social Grooming Altruistic?" *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64: 163-173.

FA, J.E.

1988: "Supplemental Food as an Extranormal Stimulus in Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) at Gibraltar- Its Impact on Activity Budgets." *In Monographs in primatology Vol. 11: Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*; ed. J.E. Fa & C.H. Southwick, pp53-78. New York: A.R. Liss Inc.

FURUICHI, T.

1983: "Interindividual Distance and Influences of Dominance on Feeding in a Natural Japanese Macaque Troop." *Primates*, 24 (4): 445-455.

GOLDSMITH, M. L.

1996: "Seasonal Fluctuation in Diet and its Effect on the Foraging Effort of Western Lowland Gorillas (*Gorilla g. gorilla*)." *American Journal of Physical Anthropology*, Supplement 22: p114.

GOLDSMITH, M. L.

1999: "Ecological Constraints on the Foraging Effort of Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla. gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic." *International Journal of Primatology*, vol. 20 (1): 1-23.

JANSON, C.H.

2000: "Primates Socio-Ecology: The ends of a Golden Age." *Evolutionary Anthropology*, 9 (2): 73-86.

KAWAI, M.

1965: "Newly-acquired Pre-cultural Behavior of the Natural Troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet." *Primates*, 6 (1): 1-30.

KAWAMURA, S.

1959: "The process of Sub-culture Propagation among Japanese Macaques." *Primates*, 2 (1): 43-60.

LEE, P.C.

1984(a): "Ecological constraints on the social development of vervet monkeys." *Behaviour*, 91: 245-261.

LEE, P.C.

1984(b): "Environmental influences on development: play, weaning and social structure." In *Primate ontogeny, cognition and social behaviour. Volume 3*; ed. J.G. Else & P.C. Lee, pp227-237. Cambridge: Cambridge University Press.

MALIK, I.

1984: "Time budgets and activity patterns in free-ranging rhesus monkeys." In *Primate ecology and conservation (Volume 2)*; ed. J.G. Else & P.C. Lee, pp105-114. Cambridge: Cambridge University Press.

MALIK, I & C.H. SOUTHWICK.

1988: "Feeding Behavior and Activity Patterns of Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) at Tughlaqabad, India." In *Monographs in primatology Vol. 11: Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*; ed. J.E. Fa & C.H. Southwick, pp95-111. New York: New York A.R. Liss Inc.

MARLER, P.

1976: "On animal aggression: the role of strangeness and familiarity." *American psychologist*, 31: 239-246.

MARTIN, P.

1982: "The Energy Cost of play: Definition and Estimation." *Animal Behaviour*, 30 (1): 294-295.

MARTIN, P. & P. BATESON.

1993: "*Measuring Behavior*." Cambridge: Cambridge University Press, 222p.

MELLEN, J. & M.S. MACPHEE.

2001: "Philosophy of Environmental Enrichment past, Present, and Future." *Zoo Biology* 20: 211-226.

MÉNARD, N. & D. VALLET.

1997: "Behavioral Responses of Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) to Variations in Environmental Conditions in Algeria." *American Journal of Primatology* 43: 285-304.

MITCHELL, G., D.H. TOKUNAGA.

1976: "Sex differences in nonhuman primate grooming." *Behavioural Processes*, 1: 335-345.

MORI, A.

1977: "Intra-troop Spacing Mechanism of the Wild Japanese Monkeys of the Koshima Troop." *Primates*, 18 (2): 331-357.

OATES, J.F.

1987: "Food distribution and foraging behaviour". In *Primate Societies*, ed. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, pp197-219. Chicago: Chicago University Press.

PATZSCHKE, E., A. ENGELHARDT & K.J. GURMAYA.

2000: "Influences of Tourists on the Behaviour of Free-Ranging Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*)." *Folia Primatologica*, 71 (4): 236 [Abstract].

ROONWAL, M.L. & S.M. MOHNOT.

1977: "Long-tailed Macaque." In *Primate of South Asia: Ecology, Sociobiology and Behavior*; ed. M.L. Roonwal & S.M. Mohnot, pp88-96. Cambridge: Harvard University Press.

ROSENBLUM, L. A. & J. SMILEY.

1984: "Therapeutic Effects of an Imposed Foraging Task in Disturbed Monkeys." *Journal of child psychology and psychiatry*, 25 (3): 485-497.

ROWELL, T.E.

1967: "Variability in social organization of primates." *In Primate ethology*; ed. D. Morris, pp219-235. Chicago: Aldine Publishing Company.

SAUNDERS, C.D.

1988: "Ecological, Social and Evolutionary Aspects of Baboon (*Papio cynocephalus*) Grooming Behavior. PhD. Dissertation, Cornell University, Ithaca, N.Y.

SCHINO, G., S. SCUCCHI, D. MAESTRIPIERI & P.G. TURILLAZZI.

1988: "Allogrooming as a Tension-Reduction Mechanism: A Behavioral Approach." *American Journal of Primatology* 16: 43-50.

SCHLOTTERHAUSEN, L.

1998: "A comparison of the social and feeding behaviors between a wild and commensal group of bonnet macaques (*Macaca radiata*) in the Indira Gandhi Wildlife Sanctuary." *American Journal of Primatology* 42 (2): 206 [Abstract].

SHAPIRO, S.J. & H.A. BLOOMSMITH.

1994: "Behavioral Effects of Enrichment on Pair-Housed Juveniles Rhesus Monkeys." *American Journal of Primatology* 32: 159-170.

SHAPIRO, S.J. & H.A. BLOOMSMITH.

1995: "Behavioral Effects of Enrichment on Singly-Housed, Yearling Rhesus Monkeys: An Analysis Including Three enrichment Conditions and a Control Group." *American Journal of Primatology* 35: 89-101.

SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN.

1988: "*Non parametric Statistics for the Behavioral Sciences.*"
New York: McGraw-Hill, 399p.

SNOWDON, C.T.

1989: "The Criteria for Successful Captive Propagation of Endangered Primates." *Zoo Biology Supplement* 1: 149-161.

SOMMER, V. & D. MENDOZA-GRANADOS.

1995: "Play as Indicator of Habitat Quality: a Field study of Langur Monkeys (*Presbytis entellus*)." *Ethology*, 99: 177-192.

SPARKS, J.

1967: "Allogrooming in primates: a review." In *Primate Ethology*; ed. D. Morris, pp148-175. Chicago: Aldine publishing company.

STERCK, E.H.M. & R. STEENBEEK.

1997: "Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas Langur and Long-tailed Macaque." *Behaviour*, 134: 749-774.

STERCK, E.H.M. & D.P WATTS.

1997: "The evolution of female social relationships in nonhuman primates." *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 291-309.

TEMERIN, L.A., B.P. WEATLEY & P.S. RODMAN.

1984: "Body Size and Foraging in Primates." In *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates, Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys, and Apes*; ed. P.S. Rodman and J.G.H. Cant, pp217-248. New York: Columbia University Press.

TERRY, R.L.

1970: "Primate grooming as a tension reduction mechanism." *Journal of psychology* 76: 129-136.

VICK, S.J., J.R. ANDERSON & R. YOUNG.

2000: "Maracas for *Macaca*? Evaluation of Three Potential Enrichment Objects in Two Species of Zoo-housed Macaques." *Zoo Biology* 19: 181-191.

VOS, D.R., G.J. KARSSEMEIJER & J.A.R.A.M. VANHOOF.

1992: "Ecological constraints on the behaviour of mother long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 385-391.

WHEATHLEY, B.P.

1980: "Feeding and Ranging of East Bornean *Macaca fascicularis*." In *The Macaques: Studies in Ecology Behavior and Evolution*; ed. D.G. Lindburg, pp215-246. New York: Van Nostrand Reinhold Company.

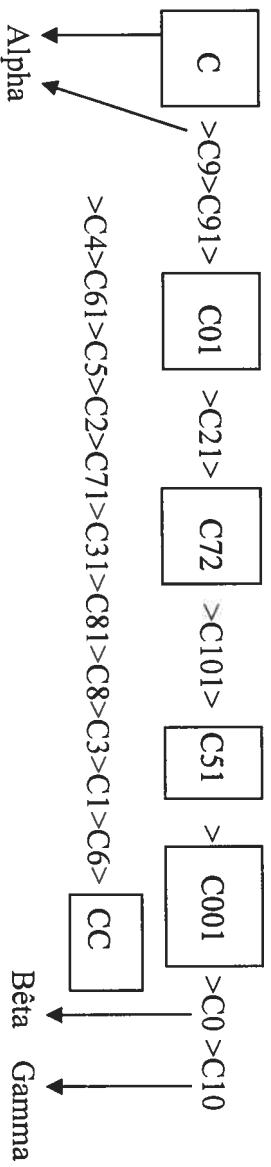
WILLIAMSON, D.K. & R. DUNBAR.

1999: "Energetics, time budgets and group size." In *Comparative Primate Socioecology*; ed. P.C. Lee, pp320-338. Cambridge: Cambridge University Press.

WOOD, W.

1998: "Interactions among Environmental Enrichment Viewing Crowds, and Zoo Chimpanzees (*Pan troglodytes*)." *Zoo Biology* 17 (3): 211-230.

Annexe 1. Hiérarchie de dominance du groupe C du 3 juillet au 5 août 2001.



Mâles

Tous les autres sont des femelles

Relation en triangle et quelques dyades ambivalentes :

$C6 > C31$

$C71 > C61$

Une pensée également pour Griotte qui est décédée durant mon projet et pour tout le groupe C qui a dû retourner à Ottawa. Chacun à votre manière vous avez su toucher mon cœur et rendre mon expérience inoubliable. Enfin, mes souvenirs et ma gratitude se tournent vers mon grand-père qui est décédé cet été.

Finalement je remercie Jean Prud'homme pour sa supervision au laboratoire et Carole Gauthier pour son aide.