

2m11.3221.10

Université de Montréal

Effet de la configuration de l'espace sur les rapports sociaux dans un groupe
captif de macaques crabiers

par

Delphine Provençal

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

Avril, 2004



© Delphine Provençal, 2004

GN

4

U54

2004

V.024

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 configuration de l'espace sur les rapports sociaux dans un groupe
captif de macaques crabiers

présenté par :

Delphine Provençal

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

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

Résumé

Trois modèles théoriques ont été proposés afin de prédire les effets de l'augmentation de la densité des individus dans l'espace sur les comportements sociaux des primates : « densité/agression », « réduction de tension » et « évitement de conflits ». Toutefois, les conclusions des différentes recherches ne se rejoignent pas. Ce manque de cohérence pourrait s'expliquer en partie par la nature de l'environnement expérimental (pièce intérieure ou enclos extérieur) qui n'a pas été considérée comme facteur influençant les comportements.

Dans cette perspective, nous avons voulu, d'une part, tester les trois modèles présentés et, d'autre part, distinguer l'effet de la nature de l'environnement. Le groupe de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) du Laboratoire de Primatologie de l'Université de Montréal a été soumis à un protocole expérimental constitué de trois phases de huit jours chacune. Le groupe a été confiné dans une pièce intérieure (phase 1), un enclos extérieur et une pièce intérieure (phase 2) et deux pièces intérieures (phase 3). La comparaison des phases 1 et 3 a permis d'évaluer l'effet de la variation de densité d'individus et celle des phases 2 et 3, l'influence d'un accès à un enclos extérieur.

Nos résultats suggèrent que l'augmentation de la densité d'individus, en accroissant la tension sociale, a mené à une hausse des taux de toilettage et de contact entre les individus, comme le propose le modèle de la réduction de tension. Cependant, à partir d'un certain seuil critique de

tension, les taux de toilettage diminuent, ce comportement étant apparemment inhibé, alors que le contact devient prédominant, rejoignant les prédictions du modèle de l'évitement de conflits.

L'accès à l'extérieur a eu pour effet de diminuer les taux d'agressions alors que les relations affinitives du mâle alpha augmentaient, reflétant un climat moins stressant. Nous proposons que l'extérieur, riche en stimuli, divertit les animaux, ce qui détend les relations sociales.

Mots clés : primates, macaques, densité spatiale, rapports sociaux, agressions.

Abstract

Three theoretical models have been proposed to explain the effects of acute crowding on the social behaviour of primates: “density-aggression”, “tension reduction”, and “conflict avoidance”. Although a number of studies have been carried on the subject, there is still no consensus about the values of the models. One possible reason is that the nature of the experimental environment (indoor versus outdoor housing) has not yet been considered as a relevant factor.

In the present study, we decided to test the three models and measure the effect of the experimental environment. To do so we submitted one group of crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) housed in the Laboratoire de Primatologie Comportementale of the Université de Montréal to three 8-day experimental phases. The group was sequentially isolated in a single indoor room (phase 1), in one indoor room and one outdoor enclosure (phase 2), and in two indoor rooms (phase 3). By comparing phases 1 and 3 we were able to analyse the effect of crowding, and by comparing phases 2 and 3 we analysed the influence of the environment.

Our results suggest that acute crowding increased social tension and led to higher rates of grooming and huddling, as proposed by the tension reduction model. However, presumably after a certain tension threshold had been reached, grooming levels decreased, as if it was inhibited, whereas huddling became predominant, as predicted by the conflict avoidance model.

The access to an outdoor enclosure lowered aggression rates and increased the alpha male's affiliative relations, these results reflecting a decrease in the level of tension. The environmental enrichment provided by the outdoor enclosure was apparently responsible for the reduced levels of social tension.

Key words : primates, macaques, spatial density, social relations, aggressions.

Table des matières

Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures	vii
Remerciements	ix
Introduction.....	1
Matériels et méthode	9
Sujets.....	9
Installations	11
Protocole expérimental et méthodes d'observation	12
Comportements étudiés et définitions	15
Méthodes d'analyse	18
Résultats	20
Effet de l'augmentation de la densité spatiale.....	20
Effet d'un accès à l'extérieur	29
Synthèse	37
Discussion	39
Effet de l'augmentation de la densité spatiale.....	39
Effet d'un accès à l'extérieur	46
Validité externe de l'étude.....	48
Conclusion	49
Bibliographie.....	50

Liste des tableaux

- Tableau I. Prédications des trois modèles sur l'effet du confinement accru.
- Tableau II. Répartition du nombre d'individus selon le sexe et l'âge dans le groupe A.
- Tableau III. Comparaison du nombre de redirections effectuées par les différentes catégories de femelles entre les phases 1 et 3 (après 20 heures d'observation).
- Tableau IV. Comparaison du nombre d'interventions effectuées par le mâle dominant et les différentes catégories de femelles entre les phases 1 et 3 (après 20 heures d'observation).
- Tableau V. Comparaison du nombre de redirections effectuées par les différentes catégories de femelles entre les phases 2 et 3 (après 20 heures d'observation).
- Tableau VI. Comparaison du nombre d'interventions effectuées par le mâle dominant et les différentes catégories de femelles entre les phases 2 et 3 (20 heures d'observation chacune).
- Tableau VII. Synthèse des résultats obtenus pour l'effet de la densité spatiale élevée par la comparaison des phases 1 et 3. Seuls les résultats significatifs ou presque (tendance) ont été retenus.
- Tableau VIII. Synthèse des résultats obtenus pour l'effet de l'accès à l'extérieur par la comparaison des phases 2 et 3. Seuls les résultats significatifs ou presque (tendance) ont été retenus.
- Tableau IX. Identification des prédictions étayées par les résultats obtenus suite à la comparaison des phases 1 et 3 (1 pièce versus 2 pièces).

Liste des figures

- Figure 1. Schéma des liens de parenté entre les individus du groupe A ainsi que leur année de naissance.
- Figure 2. Plan du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.
- Figure 3. Comparaison des taux des rapports affinitifs du mâle dominant avec les femelles entre les phases 1 et 3.
- Figure 4. Comparaison des taux des différents niveaux d'agression du mâle dominant envers les femelles entre les phases 1 et 3.
- Figure 5. Comparaison des taux des comportements affinitifs des femelles entre les phases 1 et 3.
- Figure 6. Comparaison des taux de comportements affinitifs des femelles adultes et jeunes entre les phases 1 et 3.
- Figure 7 : Comparaison des taux de comportements affinitifs des dominantes et des subordonnées entre les phases 1 et 3.
- Figure 8. Comparaison des taux des différents niveaux d'agression des femelles entre les phases 1 et 3.
- Figure 9. Comparaison des taux des différents niveaux de comportements agonistiques émis par les femelles adultes entre les phases 1 et 3.
- Figure 10. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles jeunes entre les phases 1 et 3.
- Figure 11. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les dominantes et les subordonnées entre les phases 1 et 3.
- Figure 12. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs du mâle avec les femelles entre les phases 2 et 3.
- Figure 13. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions du mâle envers les femelles jeunes et adultes entre les phases 2 et 3.
- Figure 14. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles entre les phases 2 et 3.
- Figure 15. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles adultes et jeunes entre les phases 2 et 3.
- Figure 16. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles dominantes et subordonnées entre les phases 2 et 3.

Figure 17. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions par les femelles entre les phases 2 et 3.

Figure 18. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles adultes entre les phases 2 et 3.

Figure 19. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles jeunes entre les phases 2 et 3.

Figure 20. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émis par les femelles entre les phases 2 et 3.

Remerciements

Je tiens à remercier tous ceux et celles qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce projet, que ce soit par leurs conseils, leur patience ou leurs encouragements. Un merci tout particulier à ma famille, aux filles du local et, bien sûr, à Carole, Jean et Bernard.

Introduction

L'anthropologie étudie la diversité humaine tant culturelle que comportementale. Toutefois, pour bien comprendre les conduites humaines en contexte social, il est utile d'étudier l'origine évolutive des comportements humains. Dans une telle perspective, la primatologie joue un rôle essentiel. Effectivement, l'étude des primates non-humains nous permet d'extrapoler, par inférences, les comportements des premiers hominidés. Il s'agit d'un domaine très vaste mais où l'étude de cas particuliers, même en laboratoire, apporte d'importantes informations. Dans ce contexte, nous avons retenu comme sujet de recherche l'effet de la variation de l'espace disponible sur les comportements individuels.

Ce thème de recherche prit vraiment son envol dans les années 1960-1970, suite à la célèbre étude de Calhoun (1962) portant sur des rats qu'il avait laissés se reproduire dans un environnement clos. De cette expérience a découlé deux principaux thèmes de recherche : la densité sociale et la densité spatiale (McGuire *et al.* 1978). La première consiste à faire varier le nombre d'individus dans un espace déterminé. Elle peut s'étudier selon deux méthodes différentes, soit en laissant une colonie se reproduire naturellement (e.g. Judge et de Waal 1997), soit en retirant ou en ajoutant des individus par manipulations expérimentales (e.g. McGuire *et al.* 1978). Chez les primates, ces deux méthodologies se sont révélées peu efficaces. Pour la première, parce que la vitesse de reproduction est trop lente et, pour la seconde, à cause de l'importance de la structure sociale pour les singes. Ainsi, l'étude de la densité spatiale a été favorisée puisqu'elle

consiste à faire varier l'espace disponible pour un nombre constant d'individus. C'est également cette approche que nous avons privilégiée.

Ainsi, les nombreuses recherches sur la densité spatiale ont permis d'élaborer trois principaux modèles qui, cependant, n'ont jamais été complètement confirmés par les résultats (pour une revue de littérature, voir Judge 2000). Nous avons donc élaboré un protocole expérimental afin de tester ces trois modèles dans un groupe captif de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) soumis à un confinement accru.

Le premier modèle est issu des observations de Calhoun (1962) et s'appelle le **modèle de la densité/agression**. Ce modèle stipule qu'une augmentation de la densité spatiale entraîne une augmentation des comportements agonistiques et anormaux vu la proximité forcée entre les sujets et l'accroissement du stress qui en résulte (Freedman 1975). Plusieurs chercheurs ont tenté de vérifier si cette relation s'exprimait aussi clairement chez les primates (voir Judge 2000). Ainsi, ce modèle, appliqué à ces derniers, suggère l'existence d'une relation directe entre le taux d'agressions et la densité spatiale traduisant une réaction passive des animaux face à une situation qui leur est inconfortable (de Waal 1989). En ayant moins d'espace, les singes sont forcés de côtoyer des individus «indésirables», ce qui favoriserait l'émergence de comportements agonistiques. De plus, leurs alliés étant plus près pour intervenir et les possibilités de fuite étant limitées, les conflits peuvent rapidement dégénérer et se prolonger augmentant le stress des singes. Cette tension sociale finirait par conduire à une augmentation généralisée du taux de conflits ainsi qu'à un accroissement de l'intensité des

agressions. Après plusieurs années de recherches, les résultats se sont révélés très variables et ce modèle n'a été appuyé que dans de rares occasions (Southwick 1967; Alexander et Roth 1971; Elton et Anderson 1977). Toutefois, l'apport de ces nouvelles données a fait ressortir la flexibilité comportementale des primates non-humains ainsi que la nécessité d'élaborer des modèles comportementaux plus complexes pour ceux-ci (de Waal 1989).

Les primates étant des mammifères grégaires, leur organisation sociale a été façonnée pour optimiser les relations sociales (Wilson 1975). Par l'entremise d'une hiérarchie de dominance avec des comportements particuliers pour exprimer la dominance et la soumission, les singes peuvent réduire les risques de conflits (Silk 1987). En effet, les conflits sont très coûteux pour les individus impliqués. Le stress et le risque de blessure sont des facteurs qui doivent être considérés puisqu'ils peuvent avoir un effet direct sur le succès reproducteur de l'individu (Freedman 1975). De plus, les animaux grégaires, pour qui la structure sociale repose sur les relations interindividuelles privilégiées, ont intérêt à développer des mécanismes pour réduire les risques de conflits avec leurs alliés (de Waal 1989). Habituellement, les alliés d'un individu sont ses apparentés et sont essentiels pour l'acquisition du rang de dominance dans de nombreuses espèces du genre *Macaca* (Chapais 1992), par exemple. Il semble donc probable que les primates réagissent de façon active lorsqu'ils sont confrontés à une situation où les conflits peuvent survenir plus fréquemment.

C'est dans cette optique que Nieuwenhuijsen et de Waal (1982)¹ ont élaboré un modèle plus représentatif, selon eux, de la flexibilité comportementale des primates. Le deuxième modèle retenu, le **modèle de la réduction de tension**, soutient que les primates, humains comme non-humains, grâce à leur cerveau plus développé, sont en mesure de réagir à leur environnement plutôt que de simplement le subir (de Waal 1989). Ainsi, en situation de stress, comme un confinement, les individus adopteraient des comportements apaisants (toilettage, réconciliation) envers leurs congénères afin de préserver leurs relations privilégiées en réduisant la probabilité de conflits (de Waal 1989).

Cependant, de nouvelles expériences (Judge et de Waal 1993; Aureli *et al.* 1995; Aureli et de Waal 1997) ont mis en lumière une situation plus ambivalente. Effectivement, les résultats ont rarement confirmé le modèle de la réduction de tension et laissaient entrevoir la possibilité d'une autre réponse comportementale. Un troisième modèle, celui de **l'évitement de conflits** a été proposé par Judge et de Waal (1993). Selon cette hypothèse, les singes, réagissant plus ou moins passivement, diminuent les risques de conflits par une réduction générale de l'activité sociale. Ainsi, lors d'une situation très stressante, les individus inhiberaient leurs comportements sociaux habituels afin de réduire la probabilité de conflits pouvant rapidement dégénérer. Ces résultats, d'abord observés chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*, Judge et de Waal 1993) ont été également observés chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*, Aureli *et al.* 1995), espèce utilisée

¹ Repris et approfondi dans de Waal (1989).

dans le cadre de notre étude, et chez le chimpanzé (*Pan troglodytes*, Aureli et de Waal 1997). Le tableau I résume les principales prédictions de ces trois modèles.

Tableau I. Prédications des trois modèles sur l'effet du confinement accru.

		Modèle de la densité/agression	Modèle de la réduction de tension	Modèle de l'évitement de conflits
Taux d'agression	Tous les niveaux d'intensité confondus	Augmentation	Petite augmentation	Stable
	Intensité faible	Augmentation	Pas de prédiction	Augmentation, plus de déplacement
	Intensité moyenne	Augmentation	Pas de prédiction	Augmentation
	Intensité élevée	Augmentation forte	Pas de prédiction	Stable
Taux de soumission		Pas de prédiction	Augmentation	Augmentation, surtout de façon spontanée
Taux de toilettage		Pas de prédiction	Augmentation	Diminution
Taux de contact		Pas de prédiction	Pas de prédiction	Augmentation, surtout entre apparentés

Plusieurs facteurs identifiés dans les expériences publiées à ce jour et présentés dans la méta-analyse de Judge (2000) permettent d'expliquer en partie la variabilité des résultats expérimentaux. Nous en avons retenus trois principaux : l'espèce, les comportements observés et l'environnement. Premièrement, la relecture de toutes les recherches précédentes a fait ressortir que les résultats semblaient varier selon l'espèce soumise à l'expérimentation. Il semble donc pertinent d'essayer de regrouper les études effectuées selon l'identité spécifique des sujets. Jusqu'à maintenant, une seule expérimentation a été conduite sur les macaques crabiers (Aureli *et al.* 1995), mais le genre *Macaca* est le plus utilisé pour ce genre de recherches. Deuxièmement, les premières études ne compilaient

que les comportements agonistiques (e.g. Anderson *et al.* 1977). Toutefois, avec le temps, les analyses se sont raffinées en augmentant le nombre de comportements différents observés puis en les divisant en plusieurs sous-catégories. Cet éventail de comportements observés a permis l'élaboration de modèles théoriques plus complexes². Finalement, l'étude des protocoles expérimentaux des études relues par Judge démontre que la méthode la plus souvent utilisée pour étudier l'effet de la variation de la densité spatiale est de restreindre les individus à une seule section, habituellement située à l'intérieur, et de comparer ces observations avec celles obtenues lorsque les sujets ont accès à tout l'espace disponible du laboratoire, soit les sections extérieures et intérieures (e.g. Judge et de Waal 1993). Or la nature de l'environnement expérimental a un impact non-négligeable sur le comportement animal puisque les sections extérieures offrent de nombreux stimuli qui sont absents à l'intérieur (Novak *et al.* 1992).

Face à cette situation équivoque, nous avons élaboré un protocole original qui, avec simplicité, a permis de vérifier l'effet de la nature de l'environnement sur les taux de comportements tout en testant l'effet d'un confinement accru. En effet, le Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal offre des installations particulièrement adéquates pour ce genre d'expérimentation. Il est constitué de plusieurs espaces intérieurs, les pièces, et de plusieurs zones extérieures, les enclos, de dimensions similaires, mais dont l'accès peut être contrôlé. Le groupe de macaques crabiers du laboratoire a donc été soumis à trois phases

² D'où le nombre croissant de prédictions dans les modèles plus récents.

expérimentales distinctes d'une période de huit jours chacune³. Lors de la première phase, les macaques crabiers ont été confinés dans une seule pièce. Pour la deuxième, ils ont été limités à une pièce et un enclos, pour finalement, lors de la troisième phase expérimentale, être limités à deux pièces. Ainsi, plutôt que de soumettre les individus à une multitude de confinements de durée limitée (Anderson *et al.* 1977; Aureli *et al.* 1995), ces trois phases expérimentales ont laissé, selon nous, la latitude nécessaire au groupe observé pour la mise en place d'une stratégie comportementale observable et bien établie.

Nous avons comparé les phases 1 et 3 (une pièce versus deux pièces) pour étudier l'effet de la variation de la densité spatiale et nous avons comparé les phases 2 et 3 (deux pièces versus une pièce et un enclos) pour étudier l'effet d'un accès à l'extérieur. Ces deux comparaisons permettent de bien distinguer l'influence de ces deux variables, le confinement accru et un accès à l'extérieur.

En ce qui a trait aux méthodes d'observations proprement dites, trois méthodologies ont généralement été employées par les primatologues pour étudier l'effet du confinement accru: la focalisation sur le sujet (Elton *et al.* 1977), l'échantillonnage instantané à intervalles prédéterminés (Judge *et de Waal* 1997) et l'échantillonnage centré sur certains comportements (*ad lib*) (Anderson *et al.* 1977).

³ Selon Judge (2000), il s'agit de la durée optimale.

Cependant, comme nous nous intéressions à la dynamique du groupe, nous avons rejeté la focalisation sur un seul sujet et opté pour les deux méthodes qui relèvent les comportements de tous les individus en même temps: l'échantillonnage instantané à intervalles réguliers centré sur des comportements affinitifs et l'échantillonnage centré sur des comportements agonistiques.

Dans la foulée des études précédentes, nous espérons, à l'aide de cette expérimentation, participer à l'identification de la réponse comportementale des individus face à une augmentation de la densité spatiale par le test des trois modèles présentés et déterminer l'influence de l'environnement extérieur sur les comportements d'un groupe de macaques crabiers.

Matériels et méthode

Sujets

Les animaux ayant servi à cette étude sont un groupe de macaques crabiers (groupe A), établi au Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal en 1999 et les seuls occupants depuis 2001. Les spécimens proviennent d'une colonie de reproduction appartenant à la Division des ressources animales de Santé Canada. Le groupe de 27 individus a été formé à Ottawa en 1997. Au moment de nos observations, à l'été 2002, il se composait de huit mâles et 19 femelles d'âges différents. En général, les macaques crabiers dits adultes ont au moins quatre ans et demi, les jeunes ont entre deux ans et quatre ans et demi tandis que les enfants ont moins de deux ans. La répartition selon les groupes d'âge est donnée dans le tableau II alors que le patron d'apparement est illustré dans la figure 1. Toutefois, pour cette expérience, la catégorie des apparentés a été limitée au lien mère-fille (n=6).

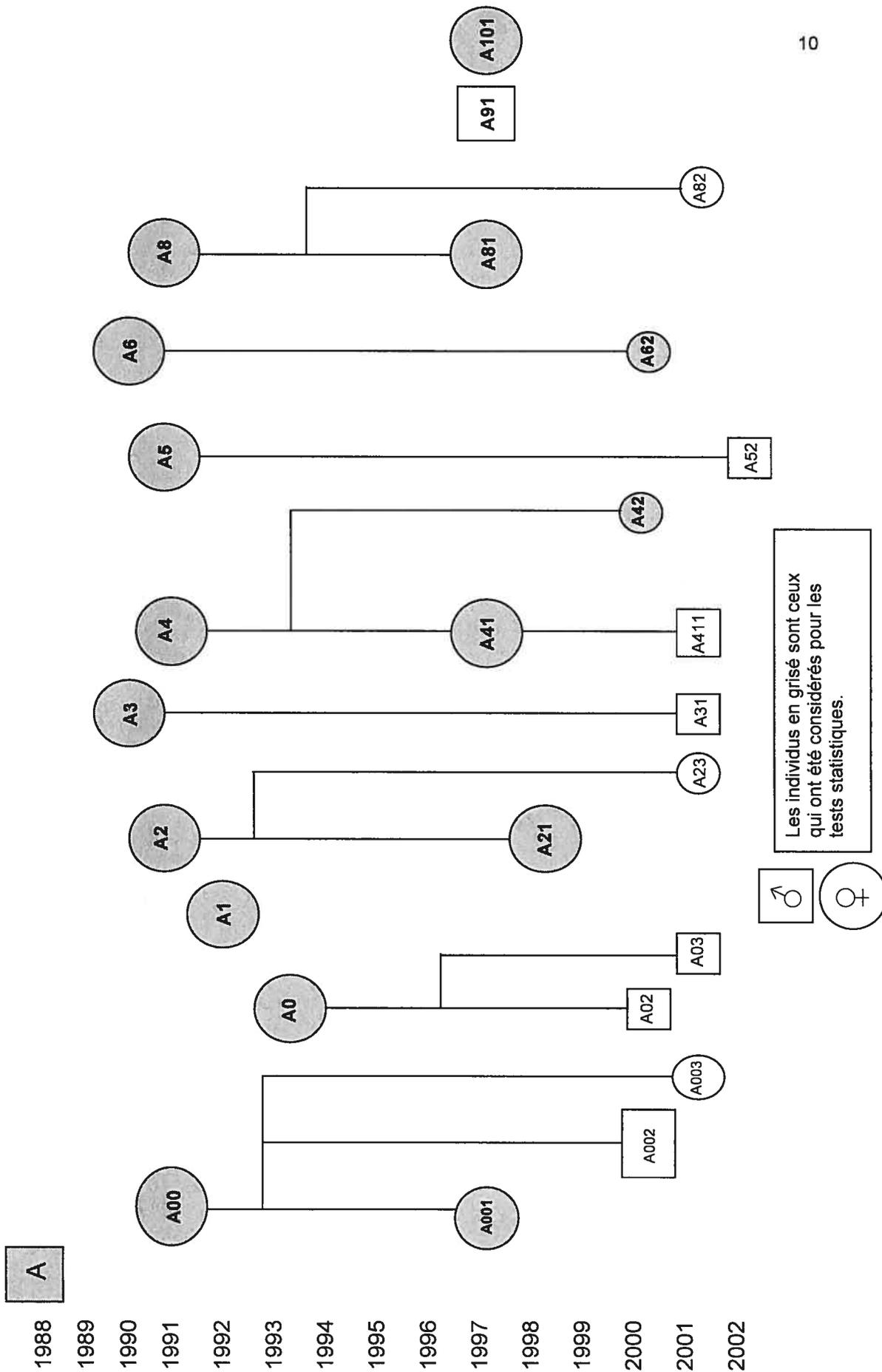
Tableau II. Répartition du nombre d'individus selon le sexe et l'âge dans le groupe A.

	Adulte	Jeune	Enfant
Mâle	1	1	6
Femelle	8	6	5

Les modifications⁴ survenues à la structure sociale du groupe ont été cinq décès, 13 naissances, un retrait pour des raisons de santé et trois retraits de jeunes mâles afin de reproduire les patrons de migration de l'espèce.

⁴ Ayant eu lieu depuis l'installation du groupe au laboratoire de l'Université de Montréal seulement (1999) .

Figure 1. Schéma des liens de parenté entre les individus du groupe A ainsi que leur année de naissance.

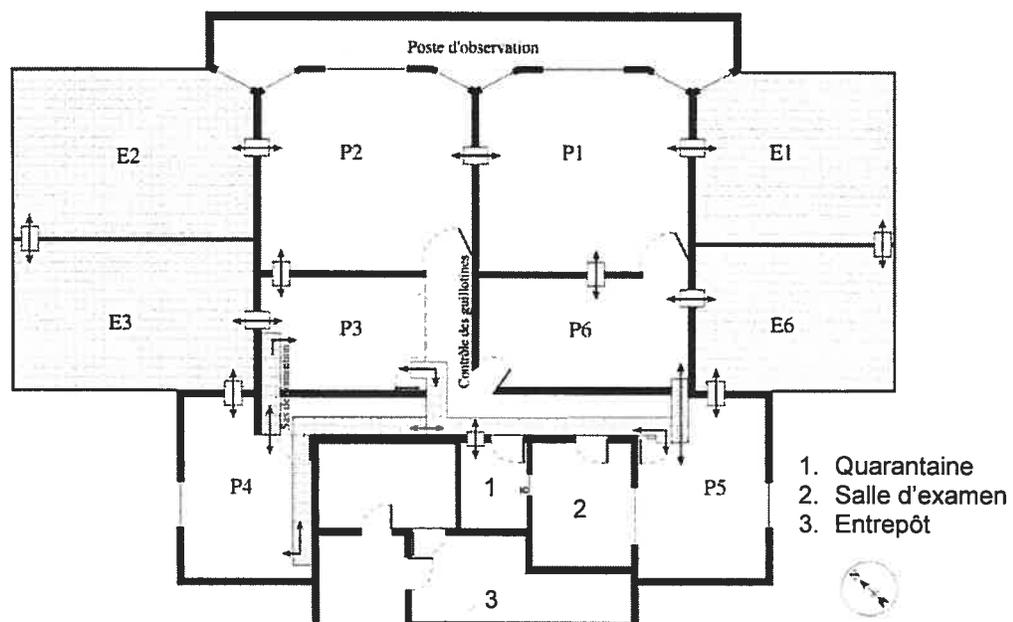


Installations

Le laboratoire (figure 2) est constitué de trois sections : l'espace humain, où les chercheurs et employés travaillent ; le poste d'observation, d'où ont lieu les observations, et la zone où vivent les singes. Celle-ci est composée de dix espaces fermés : six pièces et quatre enclos tous reliés à l'aide de corridors contrôlés par des portes à guillotine. Les individus sont familiers avec tous les espaces et toutes les configurations possibles.

Pour ce qui est de l'aménagement, les murs des pièces sont en béton alors que ceux des enclos sont en grillage métallique. Le sol des pièces est en béton recouvert de copeaux de bois alors que dans les enclos, le sol est en sable. Chaque pièce et enclos est muni de structures aériennes similaires en métal, en corde et en bois permettant de maximiser l'espace tridimensionnel utilisable.

Figure 2. Plan du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.



L'alimentation des animaux, lors des périodes expérimentales, a été contrôlée afin de minimiser les risques de perturbation due à la compétition alimentaire (Boccia *et al.* 1995). Ils ont donc été nourris une fois par jour, le matin comme à l'habitude. Ils recevaient, en quantité suffisante et répartis dans l'espace, des biscuits alimentaires pour singe, une bonne dose de fruits ainsi que des graines variées afin de stimuler le fourrageage. La quantité d'aliments reçue est restée constante tout au long des trois phases de test. L'eau était accessible *ad libitum*.

Protocole expérimental et méthodes d'observation

L'expérimentation s'est déroulée en trois phases de huit jours chacune, séparées par deux périodes tampon, pour un total de 31 jours. Les périodes tampon servaient à rétablir la vie sociale normale du groupe en leur laissant un libre accès à tous les enclos et pièces du laboratoire. Pendant la phase 1, les individus ont été confinés dans une seule pièce, P₁, engendrant une densité spatiale de 1,24 individu/m². La première période tampon a duré quatre jours, soit un jour de plus que prévu, pour permettre à deux enfants, A31 et A411, de se rétablir puisqu'ils étaient tombés malades. Pour la phase 2, les singes étaient limités à une pièce, P₁, et un enclos, E₁ (0,53 individu/m²). La deuxième période tampon a duré trois jours; puis les animaux ont été restreints à deux pièces, P₁ et P₂, laissant une densité de 0,63 individu/m² pour la phase 3.

Ces trois phases distinctes permettent d'identifier l'influence de l'environnement par deux comparaisons : celle des phases 1 et 3 pour étudier

l'effet du confinement accru et celle des phases 2 et 3 pour déterminer l'effet de l'extérieur.

Les observations se sont déroulées quotidiennement pendant les trois phases et totalisaient cinq heures par jour, réparties entre 9 :00 et 18 :00. Chaque heure d'observation était ainsi séparée d'une période de 60 minutes afin de maximiser l'étendue dans le temps des observations. Dans le but d'accumuler suffisamment de données, nous avons choisi comme méthodes d'observations l'échantillonnage instantané à intervalles réguliers de trois minutes, focalisé sur des comportements affinitifs, en alternance avec de l'échantillonnage centré sur les comportements agonistiques. La combinaison de ces deux méthodes n'est pas originale en soi, mais se révèle être une stratégie efficace (Aureli *et al.* 1995; Call *et al.* 1996). Pour réduire l'effet confondant du rythme circadien, nous avons inversé l'ordre d'alternance des méthodes d'observations d'une journée à l'autre.

Les comportements affinitifs, relevés par l'échantillonnage instantané, sont la proximité, le contact et le toilettage (les individus qui exécutaient et qui subissaient le toilettage ont été notés) entre deux ou plusieurs individus. Toutefois, seul les individus adultes et jeunes ont été considérés pour la collecte de ces données, ce qui nous a donné des informations sur 20 des 27 individus. De plus, toutes les observations ont été faites par l'auteur.

Pour ce qui est de l'échantillonnage centré sur les comportements agonistiques, nous avons noté tous les conflits et toutes les soumissions

spontanées entre les 27 individus du groupe. Cependant, lorsque le groupe fut confiné dans deux sections simultanément, l'observabilité des comportements diminua. Ainsi, pour réduire l'effet de cette baisse d'observabilité, nous avons légèrement modifié la méthode de l'échantillonnage centré sur certains comportements en y intégrant un aspect de la focalisation sur le sujet, c'est-à-dire que nous avons observé de façon préférentielle la pièce ou l'enclos dans lequel se trouvait un individu particulier (le **témoin**), tout en restant vigilant aux activités de l'autre section. L'identité du témoin changeait aux deux minutes et l'ordre des témoins était tiré au sort avant l'heure d'observation. Si le témoin était seul ou avec très peu de congénères (1 à 3), l'observation se concentrait sur l'autre section. De même, si le témoin se trouvait entre deux pièces, soit dans la guillotine, nous observions la section dans laquelle la visibilité du témoin était la meilleure.

Pour la collecte des données agonistiques, l'auteur a eu l'aide de l'assistante du laboratoire, plus expérimentée. L'accord inter-observateur a indiqué que l'auteur parvenait à noter 80% de ce que l'assistante notait. Cette différence est demeurée constante d'une phase à l'autre. L'assistante a collecté 40% des observations recueillies par échantillonnage centré sur les comportements agonistiques.

Les comportements sexuels, bien que ne faisant pas partie des objectifs principaux, ont été notés via l'échantillonnage centré sur certains comportements, mais la priorité a été donnée aux comportements agonistiques ainsi qu'au respect de la cadence des échantillonnages instantanés centrés sur les comportements affinitifs.

Les observations ont totalisé 1193 échantillonnages instantanés et 3600 minutes d'observations focalisées sur les comportements agonistiques.

Comportements étudiés et définitions

L'éthogramme utilisé est celui du Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.

Les comportements affinitifs

Pour cette étude, les comportements affinitifs retenus ont été la proximité, le contact et le toilettage. La proximité se note lorsque deux individus ou plus se trouvent à moins d'un bras de macaques crabiers de distance et varie selon la grandeur du bras des individus impliqués. Le contact, quant à lui, se traduit par une proximité telle que les corps des individus se touchent, et non seulement les membres. Finalement, le toilettage est défini comme une activité faite à l'aide des mains ou de la bouche afin de nettoyer la fourrure d'un autre individu (le ou les toiletteur(s) et le toiletté étaient notés chaque fois). Les observations ont été compilées par dyade.

Les comportements agonistiques

Ces comportements se divisent en deux catégories: les agressions et les soumissions. Les agressions sont classées selon trois niveaux d'intensité pour les analyses, le premier niveau étant le plus faible :

Niveau 1 : **Parade**, comportement agressif de faible intensité sans être nécessairement orienté. Il reflète un état nerveux ou affirmatif de

la part de l'individu qui l'émet⁵. Exemple : saute et secousse d'objet.

Niveau 2 : **Menace**, comportement agressif d'intensité moyenne orienté vers un ou des individus particuliers. Ce type de comportement exprime l'intention d'agresser l'individu qui l'exécute. Il peut également servir à mettre en garde un individu à l'effet que sa présence et ses actions sont « irritantes ». Il n'y a pas de contacts physiques entre antagonistes à ce niveau d'agression. Exemple : regard dirigé et bouche ouverte.

Niveau 3 : **Attaque**, action orientée avec un contact physique entre les individus impliqués. Ce comportement est l'expression la plus claire de l'agressivité d'un individu. Exemple : agrippe, tape ou mord.

Pour ce qui est des soumissions, elles peuvent avoir lieu dans deux contextes particuliers : suite à une agression ou spontanément. Dans le premier cas, elles suivent directement une agression et sont appelées soumission tout simplement. Dans le deuxième cas, elles consistent en l'émission d'un comportement de soumission vers un individu n'ayant commis aucun acte agressif orienté vers l'émetteur et sont appelées soumission spontanée. Elles sont un bon indicateur du niveau de stress des individus (Aureli *et al.* 1995). Ces deux types de soumissions sont toutefois classés

⁵ Ce niveau est particulier puisque, vu la nature sans orientation de ce genre d'agression, les tests statistiques n'ont pas pu être conduits pour le mâle. Toutefois, pour les femelles, les tests ont pu être conduits, mais seulement avec les données de l'assistante de recherche.

selon les mêmes trois niveaux d'intensité pour les analyses, le niveau 1 étant le plus faible.

Niveau 1 : l'individu modifie ou interrompt son activité en cours, sans pour autant faire un geste clair de soumission. Exemple : s'arrête ou évite.

Niveau 2 : l'émetteur s'éloigne physiquement de l'individu face à qui il se soumet ou tente d'indiquer sa soumission à l'aide d'une vocalisation. Exemple : quitte précipitamment ou cri perçant.

Niveau 3 : l'individu se soumet par un signe clair et univoque. Exemple : grimace de peur ou se tapit.

Pour l'étude des comportements agonistiques, nous avons utilisé les taux d'agressions basés sur la compilation des conflits; les conflits étant définis comme des séquences de comportements agonistiques qui impliquent une agression engendrant une réponse et répondant au critère temporel de la minute. C'est-à-dire qu'il doit s'être écoulé au moins une minute complète entre deux conflits impliquant les mêmes individus pour que les deux événements soient compilés séparément. Si ce critère n'est pas respecté, nous considérons qu'il s'agit du même événement qui se poursuit et il est compilé comme un conflit sans interruption où le niveau d'agression et de soumission le plus élevé, pour toute la durée du conflit, est retenu.

En plus de l'analyse des conflits, nous avons porté une attention spéciale à deux cas particuliers lors des conflits : la redirection et l'intervention. La redirection se produit lorsqu'un individu agressé émet un

comportement agressif envers un autre individu immédiatement après avoir subi une agression d'un tiers parti. Évidemment, de par cette définition, le mâle dominant ne peut pas être considéré puisqu'il n'est jamais victime d'agressions.

L'intervention est notée lorsqu'un individu (l'intervenant), non impliqué dans un conflit en cours, agresse un des antagonistes, la cible, alors que l'autre devient le protégé. L'intervention doit avoir lieu immédiatement après le conflit initial. Il peut y avoir plus d'un intervenant dans ce genre d'interaction agressive qui seront, dans l'ordre temporel d'intervention, l'intervenant primaire, puis secondaire, ensuite tertiaire et ainsi de suite.

Pour établir la hiérarchie de dominance, les conflits ont été compilés dans une matrice d'agression et de soumission à l'aide des niveaux les plus élevés par conflit. Lorsqu'il y avait intervention, seul les conflits initiaux ont été compilés puisque, suite à une intervention, nous ne pouvons dire avec certitude à qui se soumet la cible. Les redirections ont également été compilées puisque la relation de soumission est claire. Pour l'étude de l'influence de la dominance, nous avons divisé le groupe en deux niveaux : les dominantes (rangs 1 à 8) et les subordonnées (rangs 9 à 16).

Méthodes d'analyse

Nous n'avons pas considéré toutes les interactions notées. Celles avec les enfants, à cause de leurs patrons d'activités particuliers (Novak *et al.* 1992), n'ont pas été retenues. Également, les interactions avec les jeunes mâles ont été laissées de côté vu leur trop petit nombre. Ainsi, nous avons

retenu les informations sur 17 des 27 individus du groupe : le mâle dominant et les femelles jeunes (<4 ans et demi) et adultes (>4 ans et demi).

Pour identifier les modifications comportementales des individus retenus, les analyses statistiques ont porté sur deux échantillons. Le premier, visant à comparer les rapports du mâle dominant avec les femelles entre deux phases données, se composait des 16 dyades mâle-femelle (les éléments comparés étant les dyades). Les comparaisons ont été effectuées à l'aide du test pour échantillons appariés de Wilcoxon. Les tests ont été réalisés en comparant, entre deux phases, les fréquences brutes de comportements de chaque dyade, les durées des périodes d'observation étant les mêmes pour toutes les phases.

Le second échantillon était constitué de l'ensemble des seize femelles, sept jeunes et neuf adultes, et a permis d'identifier les modifications des rapports entre femelles via une analyse dont les éléments comparés étaient, cette fois, des individus. Pour étudier les rapports entre femelles apparentées, nous avons comparé les six dyades mère-fille entre les phases. Nous avons également utilisé un test statistique pour échantillons appariés (Wilcoxon) et, les durées des périodes d'observation étant toujours similaires d'une phase à l'autre, les tests ont été réalisés par la comparaison des fréquences brutes de chaque individu.

Pour tous les tests, le seuil d'acceptation était à 0,05 et ils étaient bilatéraux. Pour ce qui est des redirections et des interventions, elles ont été étudiées de façon quantitative seulement et non statistique.

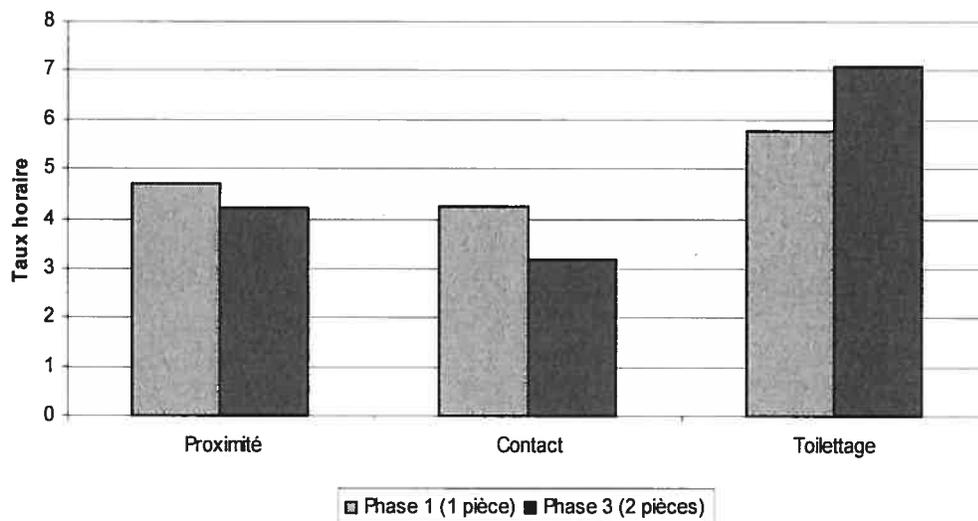
Résultats

La section des résultats est divisée en deux parties. La première aborde l'effet de la densité spatiale par la comparaison de la phase 1 (une pièce) et de la phase 3 (deux pièces) alors que la seconde traite de l'effet d'un accès à l'extérieur par comparaison de la phase 2 (une pièce et un enclos) et de la phase 3 (deux pièces).

Effet de l'augmentation de la densité spatiale (comparaison des phases 1 et 3)

En premier lieu, nous allons traiter des rapports du mâle dominant avec les femelles. Comme l'illustre la figure 3, les taux des différents comportements affinitifs ont varié, mais de façon peu significative. En effet, pour le taux de proximité, la variation n'est pas significative (test de Wilcoxon, $n=16$, $z=-0,0315$, $p=0,753$). Concernant le taux de contact, les résultats sont également non-significatifs ($n=16$, $z=-1,652$, $p=0,099$). Cependant, ayant

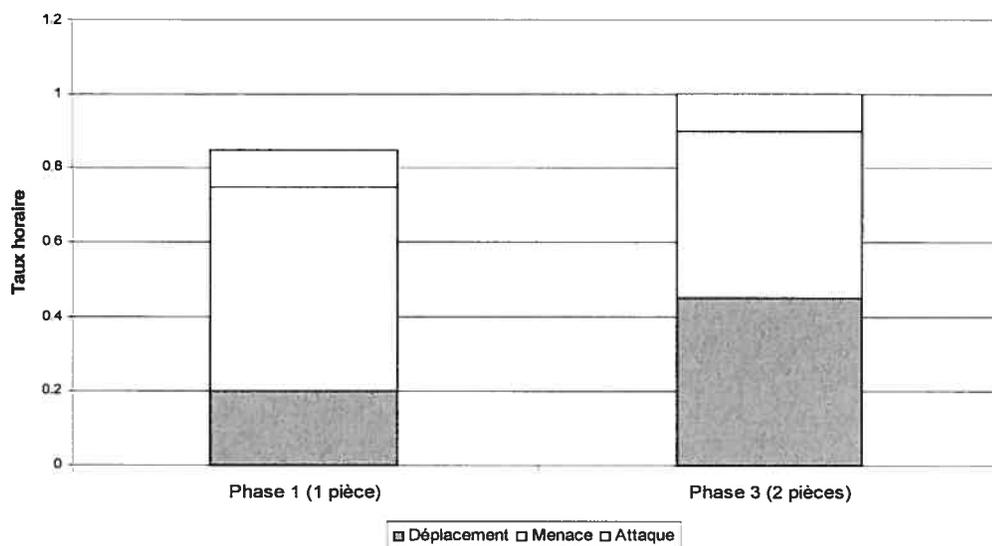
Figure 3. Comparaison des taux des rapports affinitifs du mâle dominant avec les femelles entre les phases 1 et 3.



observé dans la phase 1 que le mâle dominant a passé 59% de son temps de contact avec le jeune mâle, A91, nous avons voulu vérifier l'influence de cette dyade. En insérant A91 dans l'échantillon, la fréquence de contact a tendance à être plus élevée dans une pièce ($n=17$, $z=-1,926$, $p=0,054$). La variation du taux de toilettage est également non-significative ($n=16$, $z=-1,671$, $p=0,095$).

En ce qui a trait aux comportements agonistiques, malgré de fortes variations, comme l'illustre la figure 4, les tests statistiques ne font état d'aucune différence significative. Le taux d'agressions, combinant tous les niveaux d'intensité, varie peu entre les phases 1 et 3 ($n=16$, $z=-0,284$, $p=0,776$) et lorsque les différents niveaux sont distingués, même des différences importantes ne sont pas significatives (par exemple, même si le taux de déplacement dans deux pièces est le double de celui dans une pièce, nous n'obtenons pas de résultats significatifs : $n=16$, $z=1,155$, $p=0,248$).

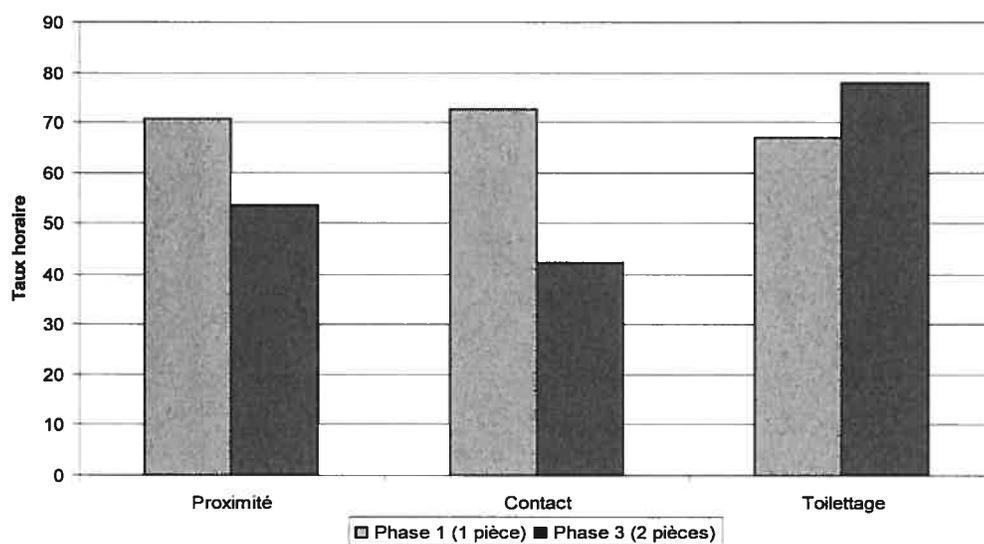
Figure 4. Comparaison des taux des différents niveaux d'agression du mâle dominant envers les femelles entre les phases 1 et 3.



Nous avons également analysé les soumissions spontanées provoquées par le mâle dominant. La variation du taux de soumissions spontanées, qui est plus bas dans une pièce de 31%, n'est pas significative ($n=16$, $z=-0,997$, $p=0,319$). Le degré d'intensité moyen des soumissions est aussi inchangé (niveau 1 pour les deux phases).

En deuxième lieu, nous abordons les changements observés chez les femelles, d'abord de façon globale⁶, ensuite selon leur âge, puis selon leur rang de dominance et, finalement, selon leur apparentement. Globalement, pour les comportements affinitifs (figure 5), les taux de proximité et de contact sont plus élevés dans une pièce que dans deux (test de Wilcoxon, proximité : $n=16$, $z=-3,258$, $p=0,001$; contact : $n=16$, $z=-3,467$, $p=0,001$). Pour ce qui est du taux de toilettage, la différence n'est pas significative ($n=16$, $z=-1,578$, $p=0,115$).

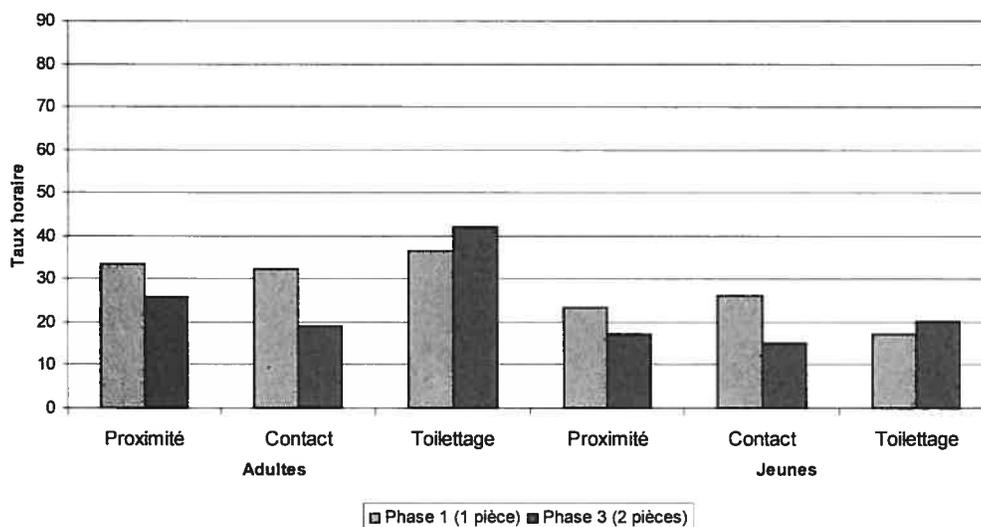
Figure 5. Comparaison des taux des comportements affinitifs des femelles entre les phases 1 et 3.



⁶ Toutes les femelles.

L'analyse selon l'âge des femelles (figure 6) révèle que toutes les femelles, autant les adultes que les jeunes, ont augmenté, dans une pièce, leur niveau de proximité (adultes : $n=9$, $z=-2,429$, $p=0,015$; jeunes : $n=7$, $z=-2,197$, $p=0,028$) et de contact (adultes : $n=9$, $z=-2,668$, $p=0,008$; jeunes : $n=7$, $z=-2,197$, $p=0,028$). Pour le toilettage, les taux demeurent inchangés entre les deux phases pour les jeunes et les adultes malgré une baisse de fréquence dans une seule pièce (adultes : $n=9$, $z=-0,949$, $p=0,343$; jeunes : $n=7$, $z=-1,352$, $p=0,176$).

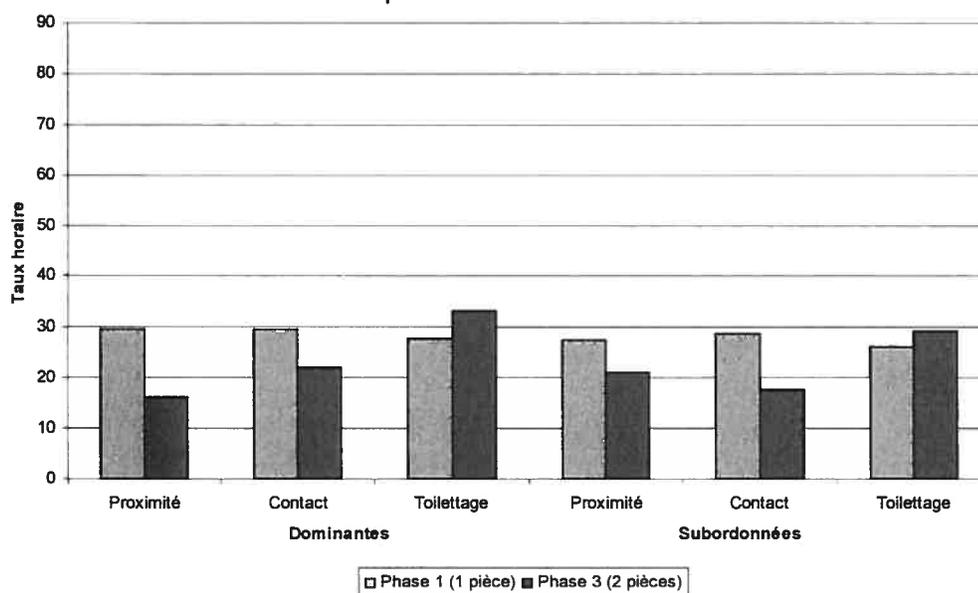
Figure 6. Comparaison des taux de comportements affinitifs des femelles adultes et jeunes entre les phases 1 et 3.



Concernant l'influence du statut hiérarchique, nous observons que les dominantes et les subordonnées ont modifié leur comportement de façon similaire pour la proximité et le contact, mais pas pour le toilettage. La figure 7 montre clairement que les taux de proximité et de contact sont plus élevés dans une seule pièce pour les deux niveaux de rang (proximité : dominantes : $n=8$, $z=-2,380$, $p=0,017$; subordonnées : $n=8$, $z=-2,240$, $p=0,025$; contact :

dominantes : $n=8$, $z=-2,380$, $p=0,017$; subordonnées : $n=8$, $z=-2,527$, $p=0,012$) alors que le taux de toilettage a surtout diminué pour les dominantes (dominantes : $n=8$, $z=-1,893$, $p=0,058$; subordonnées : $n=8$, $z=-0,070$, $p=0,108$).

Figure 7 : Comparaison des taux de comportements affinitifs des dominantes et des subordonnées entre les phases 1 et 3.

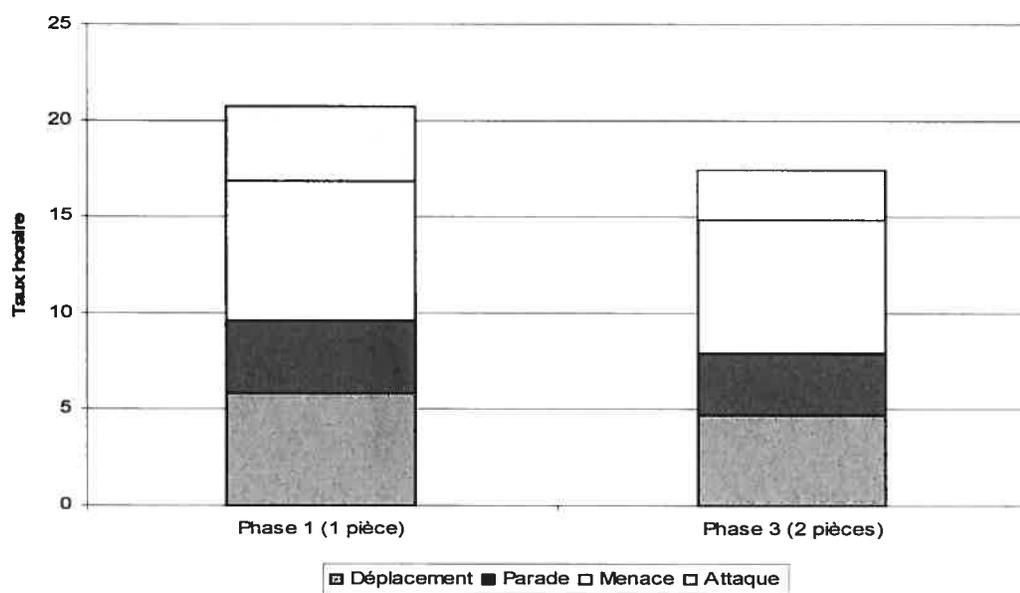


Finalement, l'analyse des relations affinitives entre femelles apparentées (mère-fille) indique l'absence de modifications comportementales entre les deux phases. Effectivement, les taux de proximité, de contact et de toilettage n'ont pas changé entre les deux phases ($n=6$, proximité : $z=-1,378$, $p=0,168$; contact : $z=-1,577$, $p=0,115$; toilettage : $z=-1,214$, $p=0,225$). En ce qui a trait aux comportements agonistiques, les occurrences sont si faibles que les données ne sont pas significatives.

En ce qui concerne les comportements agonistiques entre femelles, globalement le taux d'agressions (figure 8) des femelles était plus

élevé de 19% dans une pièce, mais cette variation n'est pas significative (test de Wilcoxon, $n=16$, $z=-1,542$, $p=0,123$). Cependant, l'analyse de chacun des niveaux pris séparément révèle que les attaques ont été significativement plus fréquentes dans une pièce que dans deux ($n=16$, $z=-2,247$, $p=0,025$). Les autres catégories ne différaient pas de façon significative. Cependant, les taux de soumissions spontanées des femelles étaient plus élevés dans une pièce ($n=16$, $z=-2,589$, $p=0,010$).

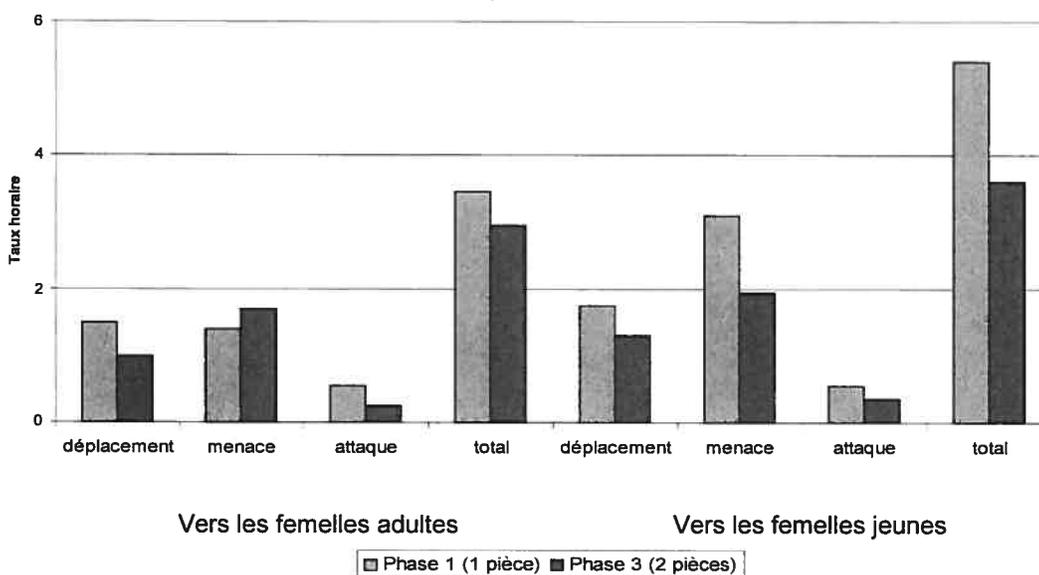
Figure 8. Comparaison des taux des différents niveaux d'agression des femelles entre les phases 1 et 3.



Pour ce qui est de l'effet de l'âge sur les modifications des comportements agonistiques, les adultes et les jeunes n'ont pas réagi de la même façon au confinement accru. Tout d'abord, les femelles adultes ont eu tendance à être plus agressives dans une seule pièce, leur taux d'agressions augmentant de 37,4% dans une pièce ($n=9$, $z=-1,897$, $p=0,058$), et, comme l'indique la figure 9, surtout envers les jeunes ($n=9$, $z=-2,375$, $p=0,018$). Il

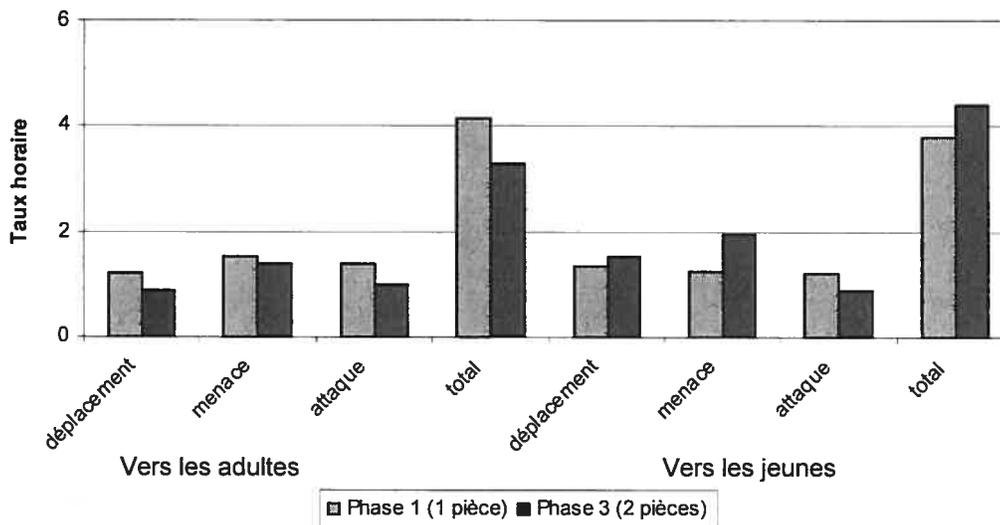
ressort également que les adultes ont dirigé plus de menaces vers les jeunes dans une seule pièce ($n=9$, $z=-2,552$, $p=0,011$). Aussi, les adultes ont eu tendance à exécuter davantage d'attaques, autant vers les adultes que vers les jeunes, dans une pièce ($n=9$, $z=-1,791$, $p=0,073$) et ont provoqué plus de

Figure 9. Comparaison des taux des différents niveaux de comportements agonistiques émis par les femelles adultes entre les phases 1 et 3.



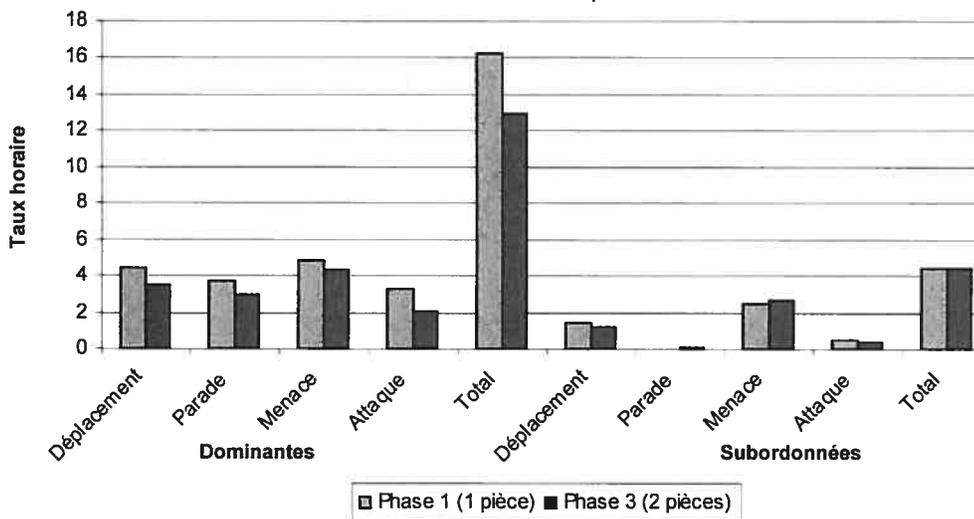
soumissions spontanées ($n=9$, $z=-2,668$, $p=0,008$) tant chez les autres adultes ($n=9$, $z=-2,527$, $p=0,012$) que chez les jeunes ($n=9$, $z=-2,521$, $p=0,012$). Pour ces dernières, elles semblent s'être moins agressées entre elles dans une seule pièce (figure 10), mais cette variation n'est pas significative ($n=9$, $z=-1,160$, $p=0,246$). La seule modification légèrement significative est la baisse des menaces dirigées vers les autres jeunes ($n=9$, $z=-1,892$, $p=0,058$).

Figure 10. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles jeunes entre les phases 1 et 3.



Au niveau de l'influence du rang de dominance, deux modifications majeures sont à souligner. Bien que le taux d'agressions des dominantes soit 25,9% plus élevé dans une pièce (figure 11), cette différence n'est pas significative ($n=8$, $z=-1,693$, $p=0,090$), mais en prenant chaque niveau d'agression séparément, il ressort qu'elles ont émis davantage d'attaques

Figure 11. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les dominantes et les subordonnées entre les phases 1 et 3.



dans la phase 1 ($n=8$, $z=-2,113$, $p=0,035$). Les subordonnées, quant à elles, n'ont pas modifié significativement leurs comportements agressifs mais ont provoqué plus de soumissions spontanées dans une pièce ($n=8$, $z=-2,203$, $p=0,043$).

Pour terminer les résultats concernant l'effet de la variation de la densité spatiale, nous abordons les deux cas particuliers de comportements agonistiques : les redirections et les interventions. Leurs fréquences (tableau III et IV) ont peu changé entre les deux phases, mais il y a tout de même des éléments intéressants qui ressortent. Tout d'abord, les redirections. Les analyses révèlent que les individus qui redirigeaient ont été principalement des jeunes dans la phase 1. Elles ont aussi surtout été orientées vers les subordonnées lors du confinement accru, passant de 62,5% des cibles des redirections dans deux pièces à 83,3% dans une seule.

Tableau III. Comparaison du nombre de redirections effectuées par les différentes catégories de femelles entre les phases 1 et 3 (après 20 heures d'observation).

Phase	Total*	Femelles			
		Adultes	Jeunes	Dominantes	Subordonnées
1	27	3	9	6	6
3	29	8	8	8	8

*émises par tous les individus du groupe (mâles et femelles de tout âge)

Ensuite, pour ce qui est des interventions, même si elles sont aussi fréquentes dans les deux phases (tableau IV), trois éléments sont intéressants. Les intervenants étaient en majorité des adultes pour les deux phases, mais, proportionnellement, elles sont moins intervenues dans la phase 1 (59% des interventions dans la phase 1 contre 72% dans la phase 3). Au niveau du rang, les subordonnées sont intervenues moins souvent dans une seule pièce (28,6% dans la phase 3 contre 14,3% lors de la phase 1), contrairement aux dominantes. Finalement, le mâle est responsable de

seulement 4,0% des interventions dans une pièce contre 14,3% dans deux pièces.

Tableau IV. Comparaison du nombre d'interventions effectuées par le mâle dominant et les différentes catégories de femelles entre les phases 1 et 3 (après 20 heures d'observation).

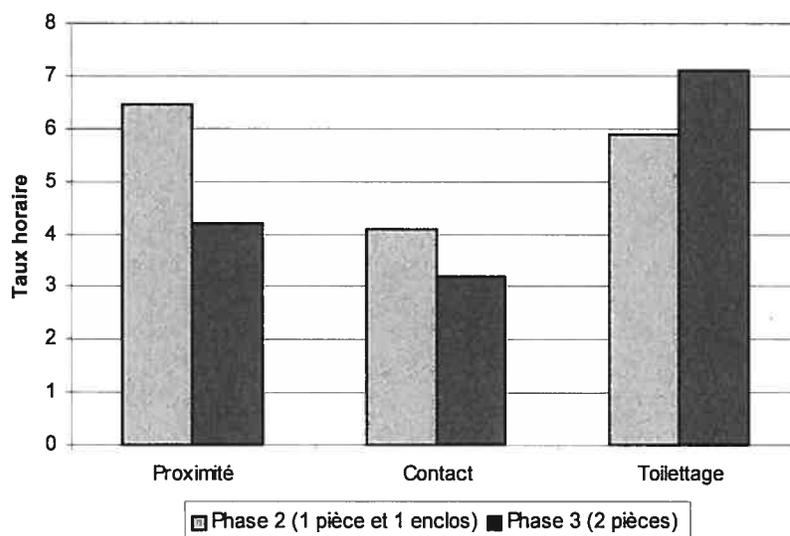
Phase	Total *	Mâle	Femelles			
			Adultes	Jeunes	Dominantes	Subordonnées
1	84	1	16	9	23	4
3	84	3	13	5	12	6

* émises par tous les individus du groupe (mâles et femelles de tout âge)

L'effet d'un accès à l'extérieur (comparaison des phases 2 et 3)

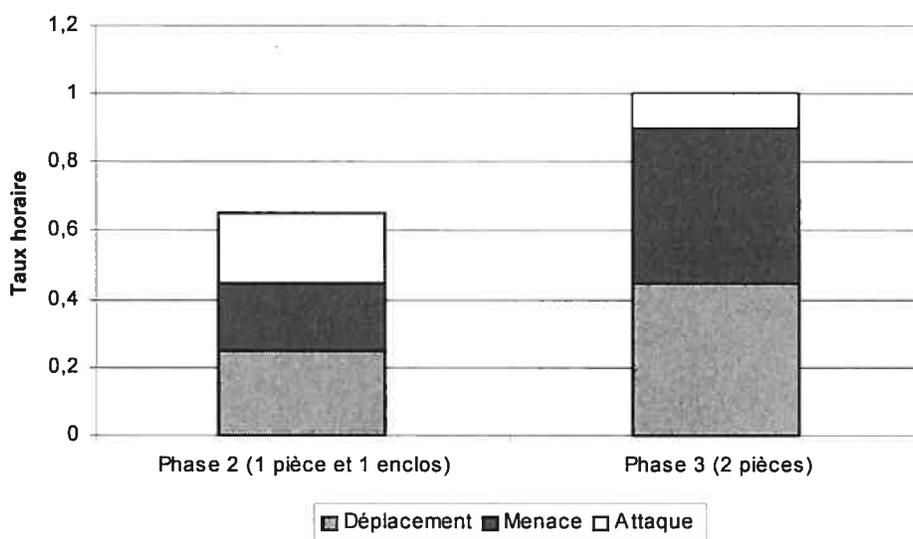
Nous reprenons dans cette section la même structure que dans la section précédente. Ainsi, sur le plan affinitif, nous observons que le taux de proximité du mâle alpha est plus élevé dans une pièce et un enclos (figure 12). Cette augmentation est significative ($n=16$, $z=-2,137$, $p=0,028$). Pour le contact, malgré une légère hausse, la variation n'est pas significative ($n=16$, $z=-1,703$, $p=0,089$). En ce qui concerne le toilettage, la modification de taux n'est pas significative ($n=16$, $z=-1,294$, $p=0,196$).

Figure 12. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs du mâle avec les femelles entre les phases 2 et 3.



Pour ce qui est des comportements agonistiques du mâle, la figure 13 illustre un taux plus bas de 35,0% dans une pièce et un enclos, mais cette différence n'est pas significative ($n=16$, $z=-1,311$, $p=0,190$). De même lorsque chaque niveau d'agression est considéré séparément. Pour ce qui est des soumissions spontanées, le mâle dominant en a provoquées 2,5 soum./heure dans la phase 2 contre 1,5 soum./heure dans la phase 3, mais cette variation n'est pas significative ($n=16$, $z=-1,691$, $p=0,091$).

Figure 13. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions du mâle envers les femelles jeunes et adultes entre les phases 2 et 3.



En ce qui a trait aux femelles, dans l'ensemble, le fait d'avoir accès à un enclos extérieur n'a pas affecté leurs comportements affinitifs. Comme l'illustre la figure 14, les taux de proximité, de contact et de toilettage sont demeurés très similaires au cours des deux phases expérimentales.

L'analyse selon l'âge des femelles révèle que les adultes et les jeunes n'ont pas vraiment modifié leur fréquence de comportements affinitifs entre les deux phases (figure 15). La seule modification qui ressort est une

tendance des jeunes femelles à moins toiletter lorsqu'elles ont accès à l'extérieur ($n=7$, $z=-1,859$, $p=0,063$).

Figure 14. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles entre les phases 2 et 3.

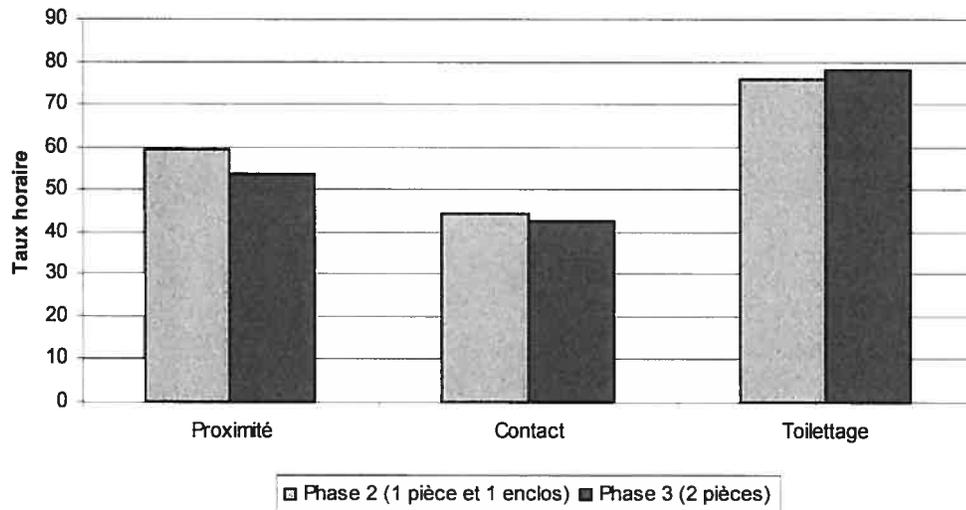
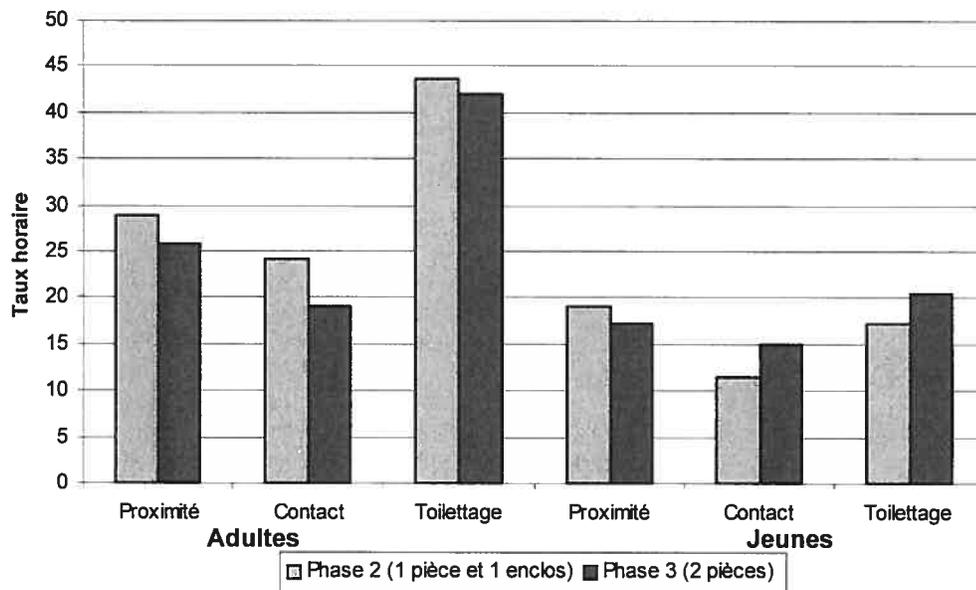


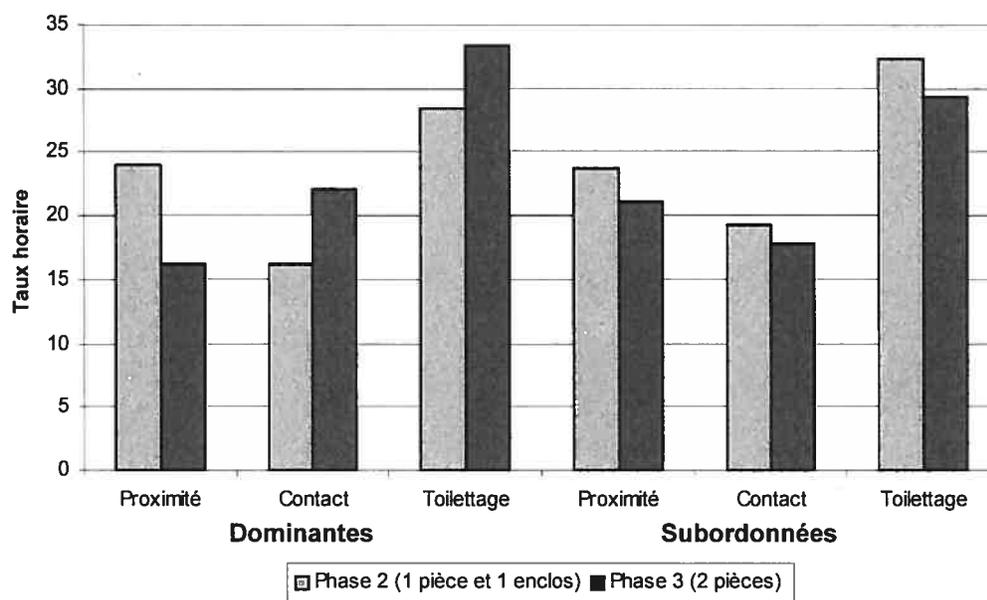
Figure 15. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles adultes et jeunes entre les phases 2 et 3.



Les résultats des analyses effectuées en fonction du rang des femelles ne sont pas non plus significatifs. En effet, les comportements affinitifs des dominantes et des subordonnées sont demeurés constants malgré le changement d'environnement (figure 16).

De plus, l'analyse des relations affinitives entre apparentées révèle que ces dernières n'ont pas été affectées par le changement d'environnement. La proximité, le contact et le toilettage n'ont pas changé entre une pièce et un enclos et deux pièces ($n=6$, proximité : $z=-0,105$, $\rho=0,916$; contact : $z=-1,051$, $\rho=0,293$; toilettage : $z=-0,314$, $\rho=0,753$).

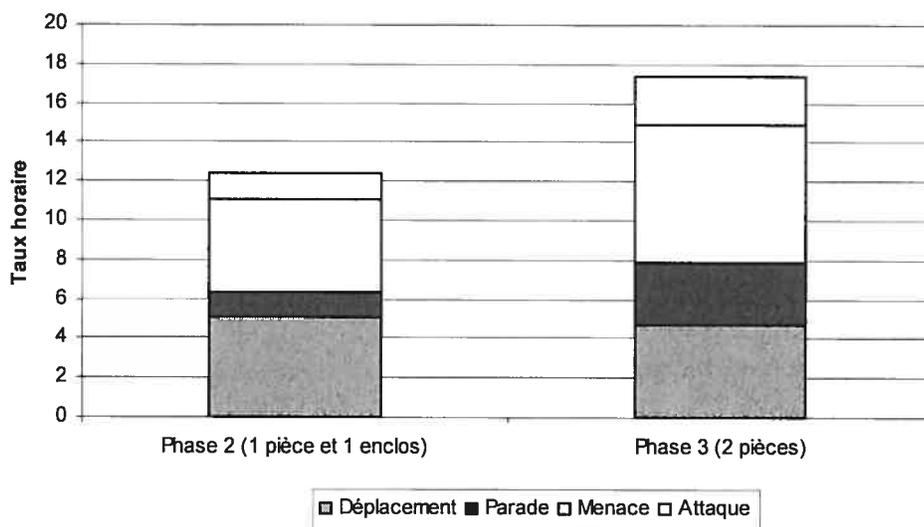
Figure 16. Comparaison des taux des différents comportements affinitifs des femelles dominantes et subordonnées entre les phases 2 et 3.



Au niveau des agressions de toutes les femelles (figure 17), la diminution de 28,0% du taux global dans une pièce et un enclos n'est pas

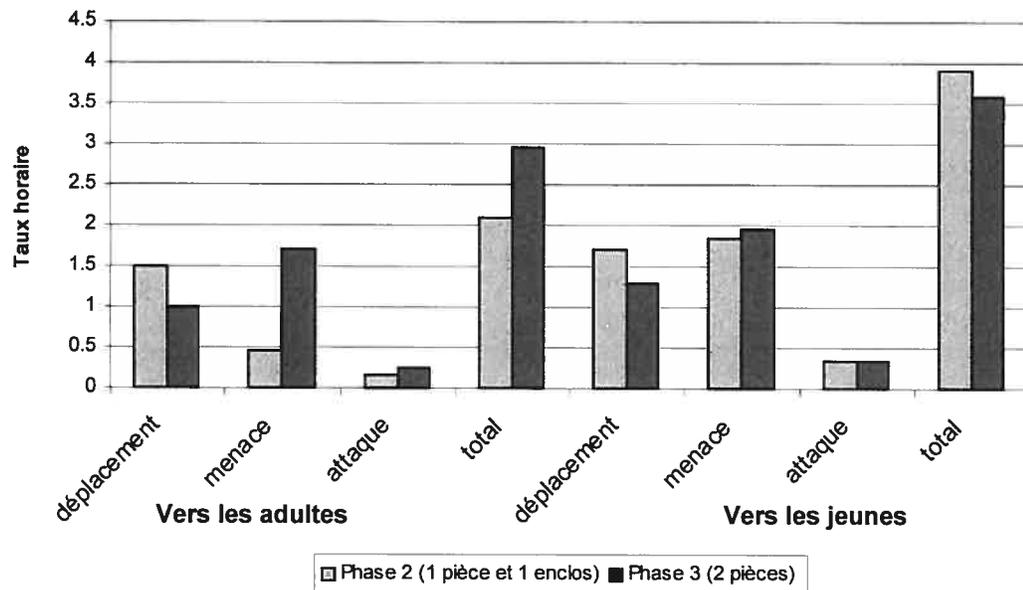
significative ($n=16$, $z=-1,691$, $p=0,091$). Cependant, l'analyse des différents niveaux pris séparément révèle que le taux de parade est passé de 3,1/heure dans une pièce et un enclos à 3,8/heure dans deux pièces et que cette variation est significative ($n=16$, $z=-2,585$, $p=0,010$). Allant dans le même sens, le taux horaire des parades, des menaces et des attaques combinées a diminué significativement dans une pièce et un enclos ($n=16$, $z=-2,533$, $p=0,011$). Pour ce qui est des soumissions spontanées, malgré une légère variation, elles sont aussi nombreuses dans la phase 2 (11,1 soum./heure) que dans la phase 3 (10,8 soum./heure) ($n=16$, $z=-0,157$, $p=0,875$).

Figure 17. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions par les femelles entre les phases 2 et 3.



Pour ce qui est de l'effet de l'âge, nous remarquons que les adultes et les jeunes ont réduit chacune de 38,0% leur taux d'agressions lorsqu'elles avaient accès à l'extérieur. Cependant, cette variation n'est pas significative (adultes : $n=9$, $z=-0,593$, $p=0,553$; jeunes : $n=9$, $z=-1,521$, $p=0,128$). Mais lorsque les niveaux d'intensité sont analysés séparément, il

Figure 18. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles adultes entre les phases 2 et 3.

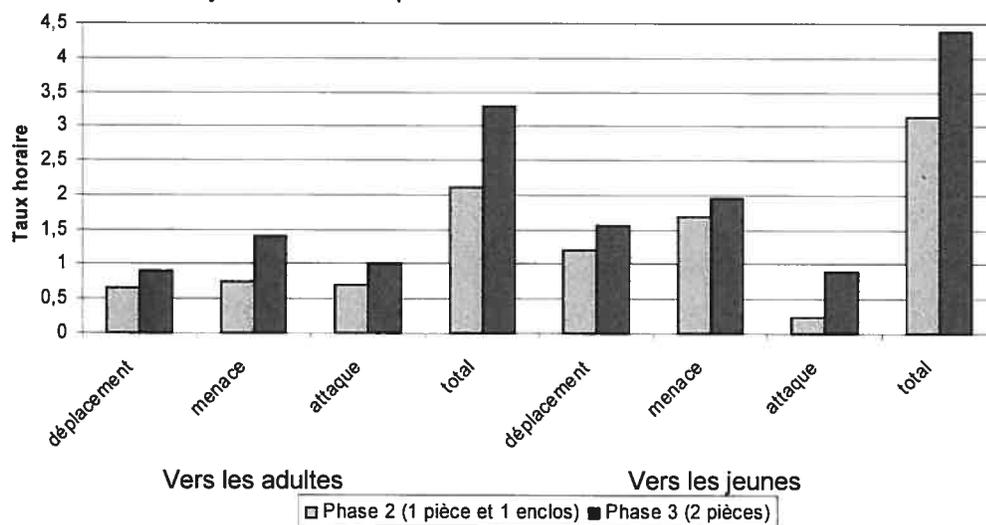


apparaît qu'il y a bien un effet de l'extérieur et que les jeunes et les adultes n'y ont pas répondu de la même façon. Effectivement, comme l'illustrent les figures 18 et 19, malgré d'importantes variations, aucune différence significative ne ressort de l'analyse des comportements des jeunes alors que le taux de parade des adultes est plus bas dans une pièce et un enclos ($n=9$, $z=-2,121$, $p=0,034$). Aussi, les menaces des adultes, orientées vers toutes les femelles du groupe, étaient moins fréquentes dans la phase 2, mais il ne s'agit que d'une tendance ($n=9$, $z=-1,761$, $p=0,078$). Toutefois, lorsque les analyses ne portent que sur les agressions⁷ émises par des adultes et orientées vers d'autres adultes, il ressort qu'elles se sont moins agressées lorsqu'elles avaient accès à l'extérieur ($n=9$, $z=-2,388$, $p=0,017$). En ce qui concerne les soumissions spontanées provoquées, elles n'ont pas changé de

⁷ Les parades, menaces et attaques combinées.

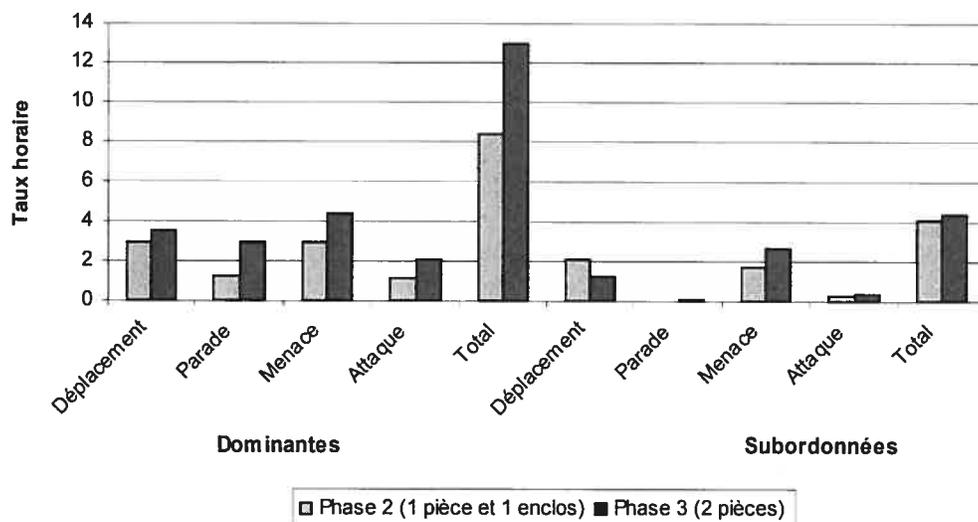
façon significative entre les deux phases autant pour les adultes que pour les jeunes.

Figure 19. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émises par les femelles jeunes entre les phases 2 et 3.



Nous retrouvons également des différences significatives entre les deux phases selon le rang. Les résultats présentés dans la figure 20 montrent que les subordonnées n'ont pas modifié significativement leurs comporte-

Figure 20. Comparaison des taux des différents niveaux d'agressions émis par les femelles entre les phases 2 et 3.



ments agonistiques, globalement ou par niveaux, entre les deux phases. Les dominantes, quant à elles, ont baissé de façon généralisée leur taux d'agressions dans une pièce et un enclos ($n=8$, $z=-2,100$, $p=0,036$). Pour les soumissions spontanées provoquées, les quelques variations ne sont pas significatives, tant pour les dominantes ($n=8$, $z=-0,070$, $p=0,944$) que pour les subordonnées ($n=8$, $z=-0,316$, $p=0,752$).

L'analyse quantitative des redirections et des interventions révèle également une réduction de ces comportements dans une pièce et un enclos. Comme l'indique le tableau V, les redirections sont nettement plus rares lorsque les singes ont accès à l'extérieur, autant de la part de tous les individus que de la part des femelles considérées.

Tableau V. Comparaison du nombre de redirections effectuées par les différentes catégories de femelles entre les phases 2 et 3 (20 heures d'observation dans chacune).

Phase	Total*	Femelles			
		Adultes	Jeunes	Dominantes	Subordonnées
2	9	0	2	2	0
3	29	8	8	8	8

* émises par tous les individus du groupe (mâles et femelles de tout âge)

En ce qui concerne les interventions, le tableau VI montre une baisse généralisée des taux d'interventions avec un accès à l'extérieur. Toutefois, lorsque l'on considère les différentes catégories d'individus, les résultats montrent que les individus n'ont pas modifié leur stratégie d'intervention, les différents taux étant très similaires d'une phase à l'autre.

Tableau VI. Comparaison du nombre d'interventions effectuées par le mâle dominant et les différentes catégories de femelles entre les phases 2 et 3 (20 heures d'observation chacune).

Phase	Total *	Mâle	Femelles			
			Adultes	Jeunes	Dominantes	Subordonnées
2	64	2	6	10	12	4
3	84	3	13	5	12	6

* émises par tous les individus du groupe (mâles et femelles de tout âge)

Synthèse

Le tableau VII résume les résultats obtenus suite à la comparaison des phases 1 et 3 (une pièce versus deux pièces).

Tableau VII. Synthèse des résultats obtenus pour l'effet de la densité spatiale élevée par la comparaison des phases 1 et 3. Seuls les résultats significatifs ou presque (tendance) ont été retenus.

Comportements	(phase 1 par rapport à phase 3)						
	mâle	Adultes		Jeunes		Femelles selon leur rang	App
						D S	
Proximité		>	>	>	>	>	>
Contact	≥	>	>	>	>	>	>
Toilettage						≤	
Soumissions spontanées	-	>				>	-
		vers		vers			
		A	J	A	J		
Agression (total)							-
Déplacement							-
Parade*	-						-
Menace		≥				>	-
Attaque		>	>			>	-
Redirection	-	<		<		>	<
Intervention	<	<		>		>	>

A : adultes, J : jeunes, D : dominantes, S : subordonnées, App. : femelles apparentées.

- : ne s'applique pas à cet individu ou à cette catégorie d'individus.

* : comportement sans orientation.

> : taux plus élevé dans la phase 1.

< : taux plus bas dans la phase 1.

≥ : tendance à un taux plus élevé dans la phase 1.

≤ : tendance à un taux plus bas dans la phase 1.

Le tableau VIII illustre les différences relevées entre les phases 2 et 3 (une pièce et un enclos versus deux pièces).

Tableau VIII. Synthèse des résultats obtenus pour l'effet de l'accès à l'extérieur par la comparaison des phases 2 et 3. Seuls les résultats significatifs ou presque (tendance) ont été retenus.

Comportements	(phase 2 par rapport à phase 3)				Femelles selon leur rang		App
	Mâle	Adultes		Jeunes		D	
Proximité	>						
Contact	≥						
Toilettage				≤			
Soumissions spontanées	≥						-
		vers		vers			
		A	J	A	J		
Agression (total)						<	-
Déplacement							-
Parade*	-	<				<	-
Menace		≤					-
Attaque							-
Redirection	-	<		<		<	<
Intervention		<		>			-

A : adultes, J : jeunes, D : dominantes, S : subordonnées, App. : femelles apparentées.

- : ne s'applique pas à cet individu ou à cette catégorie d'individus.

* : comportement sans orientation.

> : taux plus élevé dans la phase 2.

< : taux plus bas dans la phase 2.

≥ : tendance à un taux plus élevé dans la phase 2.

≤ : tendance à un taux plus bas dans la phase 2.

Discussion

Tout d'abord, nous traiterons de l'effet de la variation de la densité spatiale afin de déterminer quel modèle (densité/agression, réduction de tension ou évitement de conflits) correspond le mieux à nos résultats et quelle catégorie d'individus en est responsable. Puis, nous tenterons d'identifier l'influence d'un accès à l'extérieur et de vérifier si nos résultats rejoignent ceux de la littérature. Finalement, nous aborderons un facteur qui a pu avoir une influence non-mesurée sur les résultats: la composition atypique du groupe A.

L'effet de l'augmentation de la densité spatiale

Comme l'indique le tableau IX, nos résultats ne semblent concorder avec aucun modèle en particulier, mais certains aspects comme la hausse du taux de contact et du taux de soumissions spontanées associés à une stabilité du taux d'agressions (tous niveaux confondus) suggèrent une tendance vers l'adoption d'une stratégie d'évitement de conflits. Cependant, la plus grande fréquence des agressions de niveau d'intensité élevé correspond davantage au modèle de la densité/agression.

Dans un esprit conservateur, nous ne tiendrons pas compte de l'augmentation de la proximité dans la suite de la discussion sur l'effet du confinement accru puisque le fait de réduire l'espace disponible entraîne forcément une réduction de la distance interindividuelle et que les modèles ne font pas de prédictions quant à la proximité entre les individus.

Tableau IX. Identification des prédictions étayées par les résultats obtenus suite à la comparaison des phases 1 et 3 (1 pièce versus 2 pièces).

		Modèle de la densité/agression	Nos résultats	Modèle de la réduction de tension	Nos résultats	Modèle de l'évitement de conflits	Nos résultats
Taux d'agression	Tous les niveaux d'intensité confondus	Augmentation	Non	Augmentation	Non	Stable	Observé
	Intensité faible	Augmentation	Non	Pas de prédiction	-	Augmentation plus de déplacements	Non
	Intensité moyenne	Augmentation	Non	Pas de prédiction	-	Augmentation	Non
	Intensité élevée	Augmentation	Observé	Pas de prédiction	-	Stable	Non
Taux de soumission		Pas de prédiction	-	Augmentation	Non	Augmentation de façon spontanée	Observé
Taux de toilettage		Pas de prédiction	-	Augmentation	Non	Diminution	Non
Taux de contact		Pas de prédiction	-	Pas de prédiction	-	Augmentation	Observé

- : ne s'applique pas

Bien qu'il ne s'agisse que d'une tendance pour le mâle dominant, la hausse du contact est très significative pour toutes les femelles rejoignant une des principales prédictions du modèle de l'évitement de conflits. Cependant, pour démontrer l'adoption de ce modèle, il faut que cette hausse du temps de contact soit associée à une baisse de fréquence des activités sociales illustrées dans notre expérimentation par le toilettage. Lorsque toutes les femelles sont considérées, nos analyses n'indiquent pas une différence significative du taux de toilettage entre les phases 1 et 3. Seules les femelles dominantes ont été moins en toilettage dans une pièce de façon significative. Ce qui ne concorde pas avec les résultats obtenus par Aureli *et al.* (1995).

Afin de pouvoir expliquer cette différence, il est important de revoir le rôle du toilettage en situation de confinement accru. Judge et de Waal (1993) ont suggéré que le toilettage ne sert pas à réduire un stress présent mais davantage à relaxer une fois la situation tendue terminée. Aureli *et al.* (1995) ne sont pas parvenus à démontrer cette hypothèse et ont alors proposé que le risque d'être victime d'une agression augmente lorsqu'un individu tente d'en approcher un autre pour le toiletter dans un environnement avec une densité spatiale élevée. Selon eux, quand la tension sociale augmente beaucoup, le toilettage devient une source de stress plutôt que d'apaisement. D'autre part, Elton et Anderson (1977) ont trouvé que les comportements sociaux augmentent avec le confinement, mais seulement jusqu'à une certaine densité spatiale. Une fois ce seuil dépassé, les comportements sociaux diminuent de fréquence. Ce qui amènerait la notion de seuil critique de tension sociale issue d'un confinement (de Waal 1989).

Ainsi, la stabilité apparente du taux de toilettage dans notre expérimentation pourrait refléter le fait que le niveau de stress ressenti par l'ensemble des femelles n'était pas assez élevé pour provoquer l'inhibition du toilettage. Toutefois, lorsque nous ne considérons que les dominantes, nous observons une diminution significative de ce comportement. Cette situation s'expliquerait par le fait que l'approche de femelles dominantes est une source de stress supplémentaire qui accroît la tension ressentie au-delà du seuil critique entraînant la diminution du toilettage à leur endroit.

Selon le modèle de Seyfarth (1977), le toilettage entre femelles est effectué pour obtenir une forme de support agonistique lors de conflits. Il se

créée alors une compétition entre les femelles pour avoir accès aux partenaires dominants. Les tentatives des femelles subordonnées d'approcher des dominantes augmentent les risques d'agressions par des femelles de rangs intermédiaires. Dans le cas du confinement accru, où les risques de conflits sont élevés, les femelles de rangs intermédiaires ont intérêt à empêcher l'accès des dominantes aux subordonnées, réduisant ainsi le toilettage que reçoivent les dominantes. De plus, si la dominante approchée ne veut pas être toilettée, elle peut agresser l'individu qui l'approche et ainsi déclencher une suite d'interventions. Par contre, l'approche des femelles subordonnées n'engendre pas un tel risque, d'où le maintien du toilettage à leur endroit.

Nos données nous amènent également à penser que la mise en place d'une stratégie comportementale repose surtout sur le degré de tension entre les femelles non-apparentées, puisque les comportements entre apparentées n'ont pas changé. Ainsi, la densité spatiale, en tant que source de tension sociale, agirait comme modulateur du taux de toilettage et du taux de contact. Le taux de toilettage augmente avec la tension sociale (modèle de la réduction de tension) jusqu'à ce qu'elle atteigne un seuil critique au-delà duquel le toilettage diminue (modèle de l'évitement de conflits) alors que le taux de contact croît tout au long de l'augmentation de la tension.

En ce qui concerne les comportements agonistiques, la situation n'est pas aussi claire. Il y a trois éléments principaux à considérer : la stabilité du taux global d'agressions entre les deux phases, l'augmentation des

attaques par les femelles dans une pièce et l'effet du mur mitoyen qui sépare les deux pièces.

Les recherches précédentes (Alexander et Roth 1971, Judge et de Waal 1993, Aureli et de Waal 1997) avaient trouvé que les macaques, surtout les femelles, augmentaient leur taux global d'agressions lorsqu'ils étaient soumis à un confinement accru. Cependant, cette hausse était due aux agressions de niveau d'intensité modérée (menace) qui avaient augmenté significativement alors que les agressions de niveau d'intensité élevée (attaque) étaient demeurées stables. Nos résultats s'éloignent des observations précédentes puisque nous n'avons pas observé de différence significative de taux global d'agressions, mais nous avons obtenu une hausse du taux d'attaques significative avec une stabilité de la fréquence des menaces.

Pour expliquer la stabilité du taux global d'agressions, l'hypothèse du *control role* (d'après Anderson *et al.* 1977) semble appropriée. Effectivement, cette hypothèse repose sur l'influence d'un individu, le contrôleur, sur la dynamique du groupe en entier : les individus sont soumis à la supervision d'un contrôleur qui est prêt à intervenir afin d'éviter que les conflits ne dégénèrent ou ne s'éternisent. Habituellement, le contrôleur est le mâle alpha puisqu'il domine tous les individus du groupe (Kawamura 1967 cité dans Wilson 1975; Anderson *et al.* 1977). Les individus du groupe, dans notre cas les femelles, auraient tendance à ne pas provoquer de conflits qui pourraient inciter le mâle alpha à intervenir.

Ainsi, dans une seule pièce, le contrôleur peut voir tous les individus en même temps ou du moins connaître leur situation. Les autres individus, en conséquence, auraient tendance à éviter les conflits malgré la situation tendue afin de ne pas provoquer d'intervention de la part du contrôleur. Pour que l'hypothèse du contrôleur explique nos résultats, il faudrait que le mâle soit intervenu moins souvent lors de la phase 1, sa présence seule suffisant à limiter les conflits entre les femelles. Nos résultats vont dans ce sens : le mâle fut responsable de seulement 4% (n=28) des interventions dans une pièce contre 14,3% (n=21) dans deux pièces, et ce malgré un taux équivalent de conflits.

Selon cette hypothèse, le tempérament du mâle alpha réglerait la dynamique agonistique du groupe en déterminant la façon dont les autres individus s'agressent selon son niveau de tolérance. Ainsi, dans notre groupe, les femelles adultes et dominantes se sont agressées avec un niveau d'intensité plus élevé (attaque) dans une pièce. Il se pourrait que ce soit afin de provoquer une soumission plus rapide et ainsi réduire la durée des conflits. Le contrôleur, dans ce cas-ci, serait plus sensible à la durée des conflits qu'à leur intensité. En somme, malgré la tension sociale plus élevée dans une seule pièce, le taux global d'agression n'aurait pas augmenté parce que le mâle alpha pouvait intervenir plus rapidement que dans deux pièces. En conséquence, les femelles se seraient agressées plus sévèrement afin de provoquer des soumissions rapides et éviter une intervention du contrôleur.

Donc, l'hypothèse du contrôleur explique l'absence d'une augmentation du taux global d'agressions ainsi que l'augmentation du taux

des attaques dans une seule pièce. Le mâle alpha serait le principal responsable de la dynamique agonistique du groupe alors que les femelles dominantes seraient responsables de la dynamique affinitive dans le groupe.

L'hypothèse du contrôleur fait cependant ressortir l'existence d'une variable ayant pu influencer nos résultats : la présence d'une paroi séparatrice. Effectivement, nous ne pouvons distinguer l'effet du confinement accru de celui du mur séparateur sur les taux d'interactions agonistiques.

Dans deux pièces, le mâle dominant pourrait plus difficilement exercer son rôle de contrôleur dû au mur qui sépare les deux pièces et qui l'empêche de voir ce qui se passe de l'autre côté. Selon Southwick (1967), la présence d'une paroi séparatrice a un effet plus important sur le taux d'agressions que le confinement accru. Les résultats de son expérimentation ont effectivement révélé un taux d'agressions plus élevé lorsque les singes étaient restreints à leur enclos habituel séparé en deux par une clôture avec une petite ouverture, que lorsque les animaux étaient confinés dans la moitié de leur espace normal. Cependant, la paroi dans l'expérience de Southwick était faite de grillage métallique laissant la possibilité aux singes de voir de l'autre côté. Ainsi, les femelles pouvaient évaluer la position du mâle dominant et agir en fonction de cette information.

Par contre, Maninger *et al.* (1998) ont trouvé que la présence d'une paroi (opaque) réduit l'occurrence de comportements agonistiques. Ce mur permet l'isolement visuel des individus après les conflits ce qui contribue à réduire la tension sociale. Ainsi, nous concluons que la validité interne de

notre étude sur l'effet de la variation de la densité spatiale a été affectée par la présence d'un mur séparateur. Cependant, nous pouvons penser que l'influence confondante a été faible puisque la littérature a relevé deux effets potentiellement contraire d'une telle paroi : la réduction de l'efficacité du contrôleur contribue à augmenter les taux d'agressions alors que la barrière visuelle contribue à les abaisser.

L'effet d'un accès à l'extérieur

Le mâle et les femelles n'ont pas réagi de façon similaire au fait d'avoir accès à un enclos extérieur. Tout d'abord, le mâle a été davantage affecté au niveau affinitif que sur le plan agonistique. Lorsque les animaux avaient accès à l'extérieur, les taux de proximité et de contact du mâle ont augmenté. Par contre, le taux de soumission spontanée reçue par le mâle alpha a également augmenté. Ainsi, les femelles l'ont approché davantage, mais en avaient aussi plus peur. Une explication possible serait que les femelles subordonnées ont osé l'approcher davantage émettant ainsi plus de soumissions spontanées et augmentant le taux de proximité du mâle. L'accès à l'extérieur aurait donc un effet apaisant sur le mâle puisque, malgré les soumissions spontanées plus fréquentes envers lui, les femelles se retrouvent plus souvent en sa proximité.

Quant aux femelles, rien n'a changé au niveau affinitif contrairement à ce que d'autres études avaient trouvé. Novak *et al.* (1992) avaient démontré que les singes vivant à l'extérieur se toilettaient moins que ceux vivant à l'intérieur. Les auteurs avaient alors associé cette différence

comportementale à l'environnement intérieur : moins divertissant et plus confiné, leurs données ne permettant pas de distinguer l'effet de ces deux variables. Toutefois, notre protocole expérimental le permet. Comme nous l'avons indiqué ci-haut, l'augmentation de la densité spatiale a deux effets opposés selon le niveau de stress ressenti par les animaux. Comme Novak *et al.* (1992) ont trouvé que le toilettage augmentait à l'intérieur, nous pouvons penser que la tension sociale était plus élevée chez ces groupes, mais qu'elle ne dépassait pas le seuil critique. Ces singes vivant à l'intérieur auraient alors adopté une stratégie de réduction de tension. L'accès à l'extérieur aurait engendré moins de tension et les singes, en conséquence, passaient moins de temps à se toiletter.

Il est intéressant de noter que la diminution du toilettage concerne surtout les jeunes. Ces dernières étant très actives et plus exploratrices que les adultes (Novak *et al.* 1992), la baisse de leur taux de toilettage peut être due au fait qu'elles étaient plus occupées à l'extérieur. Les activités humaines environnantes, les autres animaux (oiseaux, vaches, chevaux, etc.) et les intempéries offrent des sources de stimulations variées qui réduisent le temps disponible pour d'autres activités.

Sur le plan agonistique, il semble que l'accès extérieur a eu un effet apaisant sur les femelles dominantes. En effet, elles ont émis moins d'agressions lorsque le groupe avait accès à l'extérieur. Cette diminution provient des taux de parades qui ont baissé significativement. Les parades sont des comportements qui avertissent les autres de l'état de l'individu. La baisse de fréquence de ce type de comportement par les dominantes peut

être interprétée comme une réduction de leur nervosité. Nous supposons donc que la richesse de l'environnement extérieur occupe les singes et réduit du même coup leur stress (Nieuwenhuijsen et de Waal 1982, Novak *et al.* 1992, Baker et Ross 1998).

Validité externe de l'étude

La validité externe de cette expérimentation a pu être affectée par la composition sociale atypique de ce groupe de macaques. En effet, le macaque crabier vit, habituellement, en groupe multimâle-multifemelle avec plusieurs mâles adultes et de grands matrilignages puisque les femelles sont philopatriques (Melnick et Pearl 1987). Toutefois, dans ce groupe, il n'y a qu'un seul mâle adulte et trois mâles juvéniles. De plus, le matrilignage le plus grand est composé quatre individus. Ainsi, le groupe possède une composition atypique pour l'espèce ce qui pourrait nuire à la généralisation des résultats obtenus.

Conclusion

1- L'augmentation de la densité spatiale a eu un effet sur les comportements affinitifs et agonistiques de nos sujets. Nous émettons l'hypothèse que les individus réagissent à la tension provoquée par l'environnement de telle sorte que les taux de comportements servant à réduire la tension (toilettage) augmentent jusqu'à ce que le stress atteigne un seuil critique. À partir de ce moment et au fur et à mesure que la tension continue de s'accroître, les singes réduisent la fréquence de ces comportements afin d'éviter les conflits.

2- Les femelles dominantes sont les principales responsables de la variation des comportements affinitifs, soit de façon active en repoussant les approches, soit de façon passive par la compétition pour les partenaires de toilettage.

3- Le mâle dominant, conformément à l'hypothèse du contrôleur, est responsable de la dynamique agonistique. Cela expliquerait l'absence de consensus dans les recherches sur le confinement accru, chaque mâle ayant un tempérament propre et une façon unique de contrôler les agressions dans son groupe.

4- L'accès à l'extérieur a réduit les comportements agonistiques ainsi que certains comportements affinitifs entre femelles. Cependant, les relations affinitives du mâle ont augmenté. Ces observations démontrent que la richesse de l'environnement extérieur divertit les animaux réduisant le temps disponible pour les autres activités.

Bibliographie

- Alexander, B.K. et Roth, E.M. (1971). The effects of acute crowding on aggressive behaviour of Japanese monkeys. *Behaviour* 39:73-89.
- Anderson, B., Erwin, G., Flynn D., Lewis, L. et Erwin J. (1977). Effects of short-term crowding on aggression in captive groups of pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*). *Aggressive Behavior* 3:33-46.
- Aureli, F. et de Wall, F.B.M. (1997). Inhibition of social behavior in chimpanzees under high-density conditions. *American Journal of Primatology* 41:213-228.
- Aureli, F., van Panthaleon van Eck, C.J. et Veenema, H. (1995). Long-tailed macaques avoid conflicts during short-term crowding. *Aggressive Behavior* 21:113-122.
- Baker, K.C. et Ross, S.K. (1998). Outdoor access: The behavioural benefits to chimpanzees. *American Journal of Primatology* 45 (2):193-194. [Abstract]
- Boccia, M.L., Laudenslager, M.L. et Reite, M.L. (1995). Individual differences in macaques' responses to stressors based on social and physiological factors: implications for primate welfare and research outcomes. *Laboratory Animals* 29:250-257.
- Calhoun, J.B. (1962). Population density and social pathology. *Scientific American* 206:139-148.
- Call, J., Judge, P.G. et de Waal, F.B.M. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology* 39:35-45.
- Chapais, B. (1992). The role of alliances in the social inheritance of rank among female primates. Dans Harcourt, A. et de Waal, F.B.M. (eds) *Coalitions and Alliances in Humans and other Animals* (pp. 29-60). Oxford University Press, Oxford.
- de Waal, F.B.M. (1989). The myth of a simple relation between space and aggression in captive primates. *Zoo Biology suppl.* 1:141-148.
- Elton, R.H. et Anderson, B.V. (1977). The social behaviour of a group of baboons (*Papio anubis*) under artificial crowding. *Primates* 18 (1):225-234.
- Freedman, J.L. (1975). *Crowding and Behavior*. The Viking Press, New York. 177 p.

- Judge P.G. et de Waal, F.B.M. (1997). Rhesus monkey under diverse population densities coping with long-term crowding. *Animal Behaviour* 54:643-662.
- Judge, P. et de Waal, F.B.M. (1993). Conflict avoidance among rhesus monkeys coping with short-term crowding. *Animal Behaviour* 46:221-232.
- Judge, P.G. (2000). Coping crowded conditions. Dans Aureli, F. et de Waal, F.B.M. (éds). *Natural Conflict Resolution* (chap. 7, pp. 129-154). University of California Press, Londres. 409 p.
- Kawamura, S. (1967). Aggression as studied in troops of Japanese monkeys, *UCLA Forum in medical sciences* 7: 195-223. cité dans Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology, the new synthesis*, The Babknapp Press of Harvard University Press, Cambridge. 697 p.
- Maninger, N., Kim, J.H. et Ruppenthal, G.C. (1998). The presence of visual barriers decreases agonism in group housed pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology* 45:193-194. [Abstract]
- McGuire, M.T., Cole, S.R. et Crookshank C. (1978). Effects of social and spatial density changes in *Cercopithecus aethiops sabaeus*. *Primates* 19 (4):615-631.
- Melnick, D.J. et Pearl, M.C. (1987). Cercopithecines in multimale groups: Genetic diversity and population structure. Dans Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W, Struhsader, T.T. (eds) *Primate Societies*, The University of Chicago Press, Chicago. (578 p.)
- Nieuwenhuijsen, K. et de Waal, F.B.M. (1982). Effects of spatial crowding on social behaviour in a chimpanzee colony. *Zoo biology* 1:5-28.
- Novak, M.A., Petto, A.J. eds. (1991). *Through the looking glass*. American Psychological Association, Washington. 285 p.
- Scherrer, B. (1984). *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur, Montréal. 850 p.
- Seyfarth, R. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology* 65:671-698.
- Silk, Joan B. (1987). Social Behavior in Evolutionary Perspective. Dans Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W, Struhsader, T.T. (eds) *Primate Societies*, The University of Chicago Press, Chicago. (578 p.)

Southwick, C.H. (1967). An experimental of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 28:182-209.

