

Université de Montréal

Effet du niveau de compétition alimentaire sur l'expression des rapports sociaux  
entre femelles chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

par

Annie Bissonnette

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, 2004

© Annie Bissonnette, 2004





**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 du niveau de compétition alimentaire sur l'expression des rapports sociaux  
entre femelles chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)

présenté par :  
Annie Bissonnette

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

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

## RÉSUMÉ

Le modèle socioécologique prépondérant propose qu'un niveau élevé de compétition alimentaire directe favorise l'établissement et le maintien de relations sociales entre femelles chez les primates. Le but du présent projet était de déterminer si les femelles d'un groupe captif de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) étaient en mesure d'ajuster leur comportement social à court terme, en réponse à une augmentation du niveau de compétition alimentaire. Les patrons d'interactions agonistiques et de toilettage social entre femelles adultes ont été comparés sous deux conditions expérimentales, i.e. lorsqu'une ressource alimentaire prisée était dispersée dans l'espace ou concentrée en un site facilement monopolisable par un ou quelques individus. Tel qu'attendu, la compétition alimentaire était plus intense sous la condition concentrée. Ceci était dû à une monopolisation accrue des ressources par les femelles de haut rang, au détriment des femelles de rang intermédiaire. Les femelles appartenant à ces deux classes de dominance ont ajusté leur comportement social en conséquence. D'une part, les femelles de haut rang ont agressé davantage les femelles subordonnées de rangs adjacents en dehors des périodes d'alimentation, vraisemblablement dans le but de renforcer leur position de dominance vis-à-vis de rivales potentiellement menaçantes. D'autre part, les femelles de la classe intermédiaire ont augmenté (tendance quasi significative) la quantité de toilettage dirigé envers les femelles monopolisatrices, probablement dans le but d'augmenter leur tolérance au site alimentaire. Le traitement expérimental a eu un effet peu prononcé sur le gain alimentaire des femelles de la classe subordonnée et aucun changement dans leur comportement social n'a été relevé. Ce projet démontre la pertinence des manipulations expérimentales en socioécologie.

**Mots clés :** primates, macaques, socioécologie, expérimentation, dominance, toilettage.

## ABSTRACT

According to current socioecological theory, strong feeding contest competition can lead to the establishment and maintenance of social relationships between female primates. The aim of this project was to determine if captive long-tailed female macaques (*Macaca fascicularis*) could adjust their social behaviour in the short-term, in response to an increase in the strength of feeding competition. We compared the patterns of agonistic and grooming interactions between adult females under two experimental conditions: when a highly prized food resource was dispersed over a large area, or highly clumped in space. As expected, the intensity of feeding competition was higher under the clumped condition. This was due to the monopolization of the clumped resources by the high-ranking females, at the expense of the intermediate-ranking ones. These two classes of females adjusted their social behaviour accordingly. On the one hand, the high-ranking females were more aggressive outside the feeding context towards those subordinate females closer in rank. It is likely that these interactions aimed at reinforcing the dominance status of the aggressors in relation to their potentially most threatening adversaries. On the other hand, the intermediate-ranking females increased (nearly significantly) their rates of grooming to the females who monopolized the clumped foods, possibly as a way of increasing these females' tolerance levels at the feeding site. The experimental treatment had only a weak effect on the feeding success of the lowest-ranking females, and no change in their social behaviour was observed. This project demonstrates the value of experimental manipulations in socioecology.

**Key words:** primates, macaques, socioecology, experimentation, dominance, grooming.

## TABLE DES MATIÈRES

<b>LISTE DES TABLEAUX</b> _____	<b>vii</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b> _____	<b>viii</b>
<b>REMERCIEMENTS</b> _____	<b>ix</b>
<b>INTRODUCTION</b> _____	<b>1</b>
<b>MATÉRIEL ET MÉTHODES</b> _____	<b>8</b>
Sujets d'étude et environnement ... ..	8
Protocole expérimental .....	9
Méthodes d'observation .....	10
Pendant les tests alimentaires .....	10
En dehors des tests alimentaires .....	10
Analyse des données _____	11
Gain alimentaire .....	11
Temps de monopolisation en phase 2 .....	11
Mesures comportementales .....	12
Rang de dominance des individus adultes .....	12
Statistiques .....	14
<b>RÉSULTATS</b> _____	<b>15</b>
Effet du traitement expérimental sur l'intensité de la compétition directe _	15
Effet du traitement expérimental sur le comportement agonistique des femelles _____	17
Effet du traitement expérimental sur le toilettage social _____	20
Interactions mâle-femelle .....	23
<b>DISCUSSION</b> _____	<b>25</b>
Effet du niveau de compétition alimentaire sur l'expression de la dominance sociale .....	26

Effet du niveau de compétition alimentaire sur les patrons de toilettage social entre femelles .....	28
Influence du mâle alpha dans la compétition alimentaire .....	30
<b>RÉFÉRENCES</b> .....	<b>32</b>



## LISTE DES TABLEAUX

**Tableau 1.** Définitions des mesures comportementales retenues pour l'analyse.

**Tableau 2.** Matrice de dominance construite à partir des actes de soumission récoltés entre individus adultes durant les phases 1 et 2. Les individus sont présentés en ordre croissant de dominance sur l'axe des x et des y.

**Tableau 3.** Gain alimentaire moyen des sujets pour chacune des phases expérimentales et temps de monopolisation moyen pour la phase 2. Les sujets sont présentés en ordre décroissant de dominance, du haut vers le bas.

**Tableau 4.** Comparaison des 6 mesures du comportement agonistique pour les phases 1 et 2.

**Tableau 5.** Comparaison du toilettage entre femelles monopolisatrices et non-monopolisatrices pour les phases 1 et 2.

## LISTE DES FIGURES

**Figure 1.** Composition du groupe suivant la filiation matrilineaire, l'âge et le sexe. □ : Mâles; ○: femelles.

**Figure 2.** Distribution spatiale des fruits durant les tests alimentaires pour les phases 1 et 2.

**Figure 3.** Pente de la droite de régression entre le gain alimentaire et le rang de dominance des 14 femelles adultes (a) et des 9 femelles de haut rang et de rang intermédiaire (b) pour les phases 1 (--▲) et 2 (-■).

**Figure 4.** Répartition du nombre moyen de morceaux de fruits cueillis par les femelles adultes selon la classe de dominance pour les phases 1 et 2.

**Figure 5.** Variation interphase du gain alimentaire individuel moyen ( $\Delta$ ) des femelles, selon la classe de dominance.

**Figure 6.** Agression dirigée envers les femelles de rangs adjacents (distance de rang  $\leq 2$ ) pour les phases 1 et 2, selon la classe de dominance.

**Figure 7.** Fréquence de toilettage reçu par les individus monopolisateurs, incluant le mâle alpha, durant les phases 1 et 2. Une ligne:  $\leq 0.5$  épisodes de toilettage/h; deux lignes : entre 0.5 et 1.0; ligne grasse :  $>1.0$ .

**Figure 8.** Quantité de toilettage dirigé par chacune des femelles non-monopolisatrices envers les femelles monopolisatrices durant les phases 1 et 2.

## REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier de façon toute particulière:

Mes parents, Monique et René : pour votre soutien constant, votre patience exemplaire et vos encouragements répétés: je vous suis extrêmement reconnaissante et vous aime énormément!;

Bernard Chapais : pour la qualité de la formation acquise sous votre supervision, pour les discussions inspirantes et les judicieux conseils prodigués et surtout, pour m'avoir toujours poussée à donner le meilleur de moi-même; la valeur de votre support et de votre contribution quant à la poursuite de mes études en primatologie, est pour moi inestimable;

Christine Laliberté: pour ta précieuse amitié et ton support moral, et pour avoir contribué à faire de la collecte de données une expérience extraordinaire et inoubliable!;

Carole Gauthier: pour ton oreille attentive et ton immense patience, et pour m'avoir transmis avec passion tes connaissances sur le comportement social des macaques;

Jean Prud'homme : pour votre grand dévouement, pour les conversations constructives et inspirantes, et pour m'avoir aidée et encouragée à aller de l'avant dans mes projets d'études;

Ma famille et mes amis : pour votre support constant et pour m'avoir permis de- et parfois obligée à! - délaisser les études pour me ressourcer : vous êtes, à mes yeux, uniques au monde!

J'aimerais aussi remercier : Constance Dubuc, France Grandmaison, Delphine Provençal, Mélanie Grégoire et Claudiane Beaudoin, pour les discussions constructives et l'expérience partagée; Jean-François Houle, Geneviève Robert et Jean-François Hachey, pour l'aide technique offerte lors de la collecte de données; le Fonds FCAR, pour le soutien financier; et ma chienne Maya, pour m'avoir fidèlement tenu compagnie et obligée à garder la forme tout au long de ce formidable périple!

## INTRODUCTION

Les sociétés de primates non-humains sont caractérisées par des réseaux de relations sociales (*sensu* Hinde, 1976) intra- et intersexuelles, dont la complexité et la nature varient grandement d'une espèce ou d'une population à l'autre (Smuts *et al.*, 1987). La variation dans les patrons et la qualité des relations agonistiques et affinitives entre femelles adultes est relativement bien documentée (Sterck *et al.*, 1997), et l'identification des pressions écologiques ayant contribué à générer cette diversité représente l'un des buts importants de la socioécologie (Isbell & Young, 2002). La socioécologie s'appuie sur un principe fondamental, soit celui que la compétition intrasexuelle pour l'accès aux ressources limitant le succès reproducteur global (cf. Hamilton, 1964) détermine les stratégies comportementales et donc les relations sociales, des individus (Wrangham, 1979; 1980). Puisque la qualité et la quantité de nourriture ingérée ont un impact important sur le succès reproducteur des femelles chez les mammifères (Sadleir, 1969; primates : revue par Deustch & Lee, 1991), un effort considérable a été investi au cours des deux dernières décennies, dans l'étude théorique et empirique des bases écologiques de la compétition alimentaire et de ses conséquences sur le comportement social des femelles primates (*théorique* : Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; van Hoof & van Schaik, 1992; Sterck *et al.*, 1997; revue critique par Isbell & Young, 2002; *empirique* : revue par Koenig, 2002).

Le modèle socioécologique prépondérant (van Schaik, 1989; Sterck *et al.*, 1997) est une hypothèse évolutive (Alcock, 2001), qui propose qu'une intensité élevée de compétition alimentaire directe (cf. Nicholson, 1954; *sensu* Lomnicki, 1988) intragroupe, représente une force majeure favorisant l'établissement et le maintien de relations agonistiques et coopératives entre femelles. Ce mode de compétition prédomine lorsque certains individus peuvent, via l'agression ou la menace de l'agression, exclure systématiquement des sites alimentaires convoités les autres membres du groupe, i.e. lorsque les sites ont une taille inférieure à l'aire minimale de dispersion du groupe et sont distribués de façon discontinue dans l'espace (cf. van Schaik, 1989; e.g. Mori, 1979; Whitten, 1983; Janson,

1985; Barton & Whitten, 1993; Saito, 1996; Koenig, 2000). Puisque dans une telle situation, une position de dominance élevée peut affecter positivement le succès alimentaire (e.g. Whitten, 1983; Janson, 1985; Soumah & Yokota, 1991; Saito, 1996; Koenig, 2000) et donc le succès reproducteur (revue par Range & Noë, 2002) des femelles, le modèle prédit la présence de relations de dominance de type despotique (i.e. relations transitives ( $A > B > C$ ) et agression unidirectionnelle : cf. van Schaik, 1989; Sterck *et al.*, 1997) et népotiste (i.e. les femelles apparentées tendent à occuper des rangs adjacents dans la hiérarchie de dominance). Il prédit aussi implicitement la présence d'un réseau différencié de toilettage social, caractérisé par une tendance des femelles subordonnées à toiletter de façon préférentielle les femelles dominantes (cf. *hypothèse de l'attrait du haut rang* : Seyfarth 1976, 1977; Wrangham, 1980; Barrett *et al.*, 1999), puisque le toilettage social peut augmenter la probabilité de support agonistique (Seyfarth, 1977; Schino, 2001; e.g. Seyfarth & Cheney, 1984; de Waal, 1989; Hemelrijk, 1994; mais voir Silk, 1982) ou le niveau de tolérance des dominants à l'égard des subordonnés en contexte alimentaire (Seyfarth & Cheney, 1984; de Waal, 1986; 1989; Henzi & Barrett, 1999; Barrett & Henzi, 2001; e.g. Kapsalis & Berman, 1996; de Waal, 1997; Stahl & Kaumanns, 2003). Ces traits sociaux caractérisent les sociétés dites *despotiques* (cf. Sterck *et al.*, 1997). En contraste, lorsque la compétition alimentaire directe est de faible intensité ou absente, i.e. lorsque les ressources alimentaires prisées sont dispersées dans l'espace ou forment des parcelles très grandes par rapport à la taille du groupe (e.g. Altmann, 1980; Post *et al.*, 1980; Whitten, 1983; van Schaik & van Noordwijk, 1987), les stratégies individuelles, telles la vitesse et le déploiement dans l'espace, devraient être favorisées (compétition par vitesse/déploiement : cf. Nicholson, 1964; van Schaik, 1989) et les traits sociaux mentionnés ne sont pas attendus (i.e. sociétés *égalitaires* : cf. Sterck *et al.*, 1997).

Les tests les plus directs du modèle socioécologique ont été fournis par les comparaisons entre espèces rapprochées phylogénétiquement (van Schaik, 1996) ou entre populations d'une même espèce, qui montrent que les relations de dominance interfemelles sont plus despotiques (mais pas nécessairement

népotistes : voir Sterck, 1999; Koenig, 2000) et les réseaux de toilettage social plus développés, lorsque les conditions écologiques favorisent une intensité plus élevée de compétition alimentaire directe (*Erythrocebus patas* versus *Cercopithecus aethiops* : Isbell & Pruett, 1998; Pruett & Isbell, 2000; *Saimiri oerstedii* versus *S. boliviensis* : Mitchell *et al.*, 1991; voir aussi : Boinski, 1999; Boinski *et al.*, 2002 *Papio anubis* versus *P. ursinus*. : Barton *et al.*, 1996; *Presbytis entellus* : Koenig *et al.*, 1998; Koenig, 2000; *Pan troglodytes* : Wittig & Boesch, 2003).

Les études comparatives intragroupes, i.e. la comparaison d'un même groupe sous des conditions écologiques différentes, représentent une seconde façon d'évaluer le pouvoir heuristique du modèle. Sterck *et al.* (1997) ont souligné que des fluctuations à court terme dans la disponibilité ou la distribution de la nourriture ne devraient pas se traduire par un changement dans la structure sociale de base chez un groupe donné. En effet, le maintien du rang relatif de dominance et de relations affinitives avec les individus dominants tout au long de l'année peut être avantageux, par exemple si le rang influence le gain énergétique des femelles durant certaines saisons (e.g. Soumah & Yokota, 1991). Toutefois, des changements à court terme sont susceptibles d'être observés à un autre niveau d'analyse, soit celui des patrons d'interactions sociales (*sensu* Hinde, 1976). Par exemple, Barrett *et al.* (2002) ont comparé la distribution des comportements agonistiques et du toilettage social chez un groupe de babouins chacma (*P. cynocephalus ursinus*) lorsque les conditions écologiques favorisaient d'abord une intensité élevée, puis une intensité faible, de compétition alimentaire directe. Tel qu'attendu, le niveau général d'agression était plus élevé et la distribution du toilettage entre femelles dominantes et subordonnées plus asymétrique (les subordonnés toilettaient davantage les dominants), dans la première situation. Cet exemple suggère que les primates sont en mesure d'altérer occasionnellement leurs patrons d'interactions sociales dans le but, conscient ou inconscient, d'augmenter leur accès à des ressources limitatives convoitées.

Les comparaisons intragroupes sont d'intérêt particulier, puisqu'elles permettent d'étudier l'étendue et les limites de la plasticité sociale, ou norme de réaction sociale (Kappeler & van Schaik, 2002), d'une espèce. À ce jour, la dynamique du changement dans les patrons d'interactions agonistiques *et* affinitives en réponse à une variation à court terme dans l'intensité de la compétition alimentaire directe, n'est documentée que chez deux groupes de primates (Barrett *et al.*, 2002; *M. radiata*: Ram *et al.*, 2003), et aucune étude systématique en milieu contrôlé n'a encore été menée. C'est dans cette optique que le présent projet a été conçu.

Puisque les manipulations expérimentales facilitent l'établissement de liens de causalité entre les variables écologiques d'intérêt et les réponses sociales observées (Berger, 1988), le projet est de nature expérimentale. Il vise à examiner les effets sociaux à court terme résultant d'un changement dans l'intensité de la compétition alimentaire directe, induite par un changement dans la distribution spatiale d'une nourriture convoitée, chez un groupe captif de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*). Le macaque crabier représente un sujet d'étude approprié, puisque les femelles établissent des relations de dominance despotiques et népotistes et forment des réseaux développés de relations affinitives en milieu naturel (e.g. Sussman & Tattersall, 1981; Sterck & Steenbeck, 1997; van Noordwijk & van Schaik, 1999) et en captivité (e.g. de Waal, 1977; Butovskaya, 1993). De plus, la présence de compétition alimentaire directe documentée au sein de groupes vivant dans un habitat faiblement altéré par la présence humaine (i.e. Ketambe, Indonésie : Sterck, 1998; e.g. van Noordwijk & van Schaik, 1987; van Schaik & van Noordwijk, 1988; Vos *et al.*, 1992; Sterck & Steenbeck, 1997), suggère que les femelles chez cette espèce sont adaptées à ce mode de compétition alimentaire.

Le comportement social des femelles fut comparé sous deux conditions différentes. Les ressources alimentaires convoitées (i.e. fruits) furent d'abord dispersées dans l'espace (phase 1) puis concentrées en un site facilement monopolisable par quelques individus (phase 2), dans le but de minimiser (phase

1) et maximiser (phase 2) l'intensité de la compétition alimentaire directe. L'intensité de la compétition alimentaire fut estimée à partir du gain alimentaire individuel des sujets pour chacune des phases expérimentales. Le modèle socioécologique (van Schaik, 1989; Sterck *et al.*, 1997) fut utilisé afin de prédire la variation à court terme dans les patrons d'interactions sociales interfemelles.

Une première possibilité concerne un changement dans les patrons d'interactions agonistiques. La compétition alimentaire directe s'exerce par l'entremise des interactions agonistiques (Janson, 1985) et l'augmentation de la fréquence de ces interactions durant l'alimentation en réponse à une variation dans la distribution spatiale de la nourriture, est bien documentée (cf. van Schaik, 1989; e.g. *Cebus capuchinus* : Phillips, 1995; *Chlorocebus (Cercopithecus) aethiops* : Pruett & Isbell, 2000; *Macaca fuscata* : Mori, 1977; Saito, 1996; *M. mulatta* : Southwick, 1967; Belzung & Anderson, 1986; *M. radiata* : Ram *et al.*, 2003; *Papio anubis* : Barton & Whitten, 1993; *Papio cynocephalus ursinus* : Barrett *et al.*, 2002; mais voir Whitten, 1983; Sterck & Steenbeck, 1997). Toutefois, chez les groupes ayant une structure hiérarchique bien établie, une part importante de l'agression se déroule en dehors du contexte alimentaire (e.g. *M. fascicularis*: Sterck & Steenbeck 1997; *Cercocebus torquatus* : Range & Noë, 2002) et servirait à maintenir et renforcer les relations de dominance (Walter & Seyfarth, 1987; Sterck & Steenbeck 1997). Cette agression est d'intérêt particulier, puisqu'elle pourrait représenter une forme indirecte de compétition alimentaire, via le rang de dominance des individus (cf. Walters & Seyfarth, 1987). Suivant cette hypothèse, nous pourrions nous attendre à ce que les niveaux d'agression interfemelle soient plus élevés hors des périodes d'alimentation, lorsque les ressources limitatives sont plus facilement monopolisables et les bénéfices liés à la dominance plus élevés. Cette possibilité, qui reste très peu explorée, est suggérée par une étude expérimentale menée chez une espèce phylogénétiquement rapprochée du macaque crabier, qui montre une augmentation de l'agression dirigée par les femelles quelques heures après la période d'alimentation, lorsque la nourriture avait été distribuée de façon concentrée dans l'espace et la priorité d'accès aux ressources influencée par la



classe de dominance des individus (*M. radiata* : Boccia *et al.*, 1988). La question adressée ici était donc celle de savoir si l'expression de la dominance sociale, i.e. la fréquence, l'intensité, et/ou la distribution de l'agression hors du contexte alimentaire, varie en fonction de l'intensité de la compétition alimentaire directe chez le macaque crabier. Puisque les animaux subordonnés ont un rôle important à jouer dans le maintien des relations de dominance (Deag, 1977), la fréquence des comportements de soumission en l'absence d'agression (i.e soumission spontanée) a aussi été comparée entre les deux phases expérimentales.

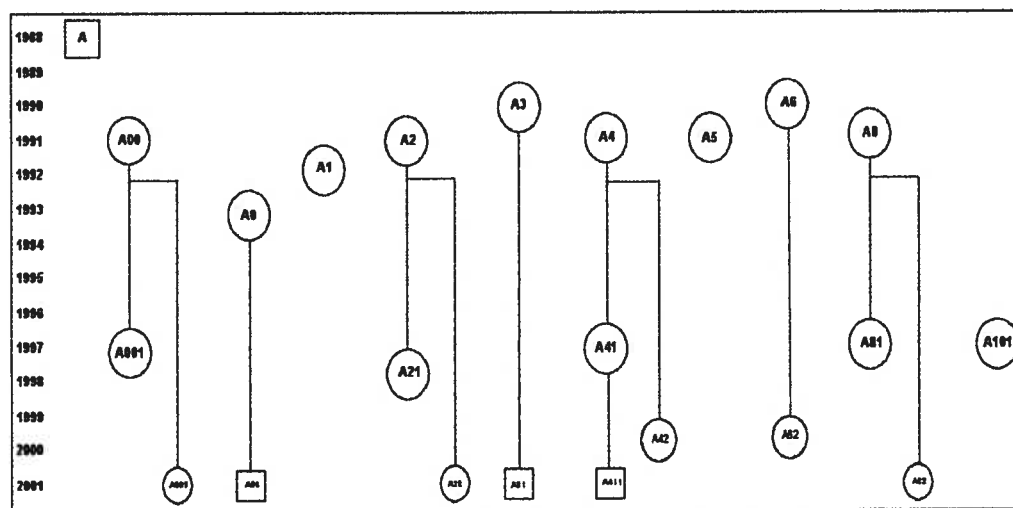
Une seconde possibilité concerne un changement dans les patrons de toilettage social entre femelles (ci-après, le terme *toilettage* sera substitué au terme *toilettage social*). Le toilettage représente la forme la plus commune de comportement affinitif chez les primates non-humains (Seyfarth & Cheney, 1984). S'il peut être échangé de façon réciproque pour les bénéfices intrinsèques qu'il procure (i.e. retrait des ectoparasites et autres saletés : Tanaka & Takefushi, 1993; diminution de  $\beta$ -endorphines et du rythme cardiaque chez le toiletté : Keverne *et al.*, 1989; Boccia, 1987), le toilettage pourrait aussi être échangé par les individus subordonnés contre certains « services » offerts par les dominants, dont la tolérance en contexte alimentaire (voir références ci-dessus). Nous avons pour la première fois testé expérimentalement cette idée, en assumant que l'échange de toilettage contre la tolérance en contexte alimentaire a principalement lieu entre deux classes d'individus, soient les individus monopolisateurs et non-monopolisateurs. Puisque le potentiel de rétention des ressources des dominants (Noë & Hammerstein, 1995), i.e leur habileté à monopoliser la nourriture, est plus élevé lorsque les ressources sont distribuées de façon plus concentrée dans l'espace (cf. van Schaik, 1989), nous nous attendions à observer, durant la phase 2, une augmentation de la fréquence et/ou de la quantité de toilettage dirigé par les femelles non-monopolisatrices envers les femelles monopolisatrices. De plus, nous avons vérifié si, durant cette même phase, les épisodes de toilettage étaient plus fréquemment initiés par les femelles non-monopolisatrices plutôt que par les femelles monopolisatrices (cf. Barrett & Henzi, 2002). Finalement, puisque plusieurs études montrent que le mâle alpha

chez les groupes bisexuels a une priorité d'accès aux ressources alimentaires monopolisables (e.g. Southwick, 1967; Robinson, 1981; Boccia *et al.*, 1988; Mayagoitia *et al.*, 1993; Stahl & Kaumanns, 2003), les interactions de toilettage entre le mâle alpha et les femelles ont aussi été analysées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SUJETS D'ÉTUDE ET ENVIRONNEMENT

Le projet s'est déroulé durant les mois de juin à septembre 2004. Le groupe de macaques crabiers à l'étude provenait de la Division des Ressources Animales de Santé Canada (Ottawa) et résidait au Laboratoire de Primatologie de l'Université de Montréal (Ste-Madeleine) depuis 1999. Ce groupe était composé de 23 animaux, i.e. 1 mâle et 14 femelles adultes (>4 ans), 2 femelles subadultes (3 ans) et 3 mâles et 3 femelles juvéniles (1-2 ans), et comprenait 5 petits matrilignages incluant une mère et sa (ses) fille(s) (figure 1). Les 15 individus adultes ont été choisis comme sujets d'étude. Les singes avaient librement accès à deux pièces intérieures (aire totale : 48,85 m<sup>2</sup>) et à deux enclos extérieurs, par des portes coulissantes pouvant être contrôlées à distance. Les pièces et enclos étaient équipés de passerelles permettant aux animaux de se déplacer en hauteur. Normalement, des biscuits pour singes, des graines variées et des fruits frais (~1 fruit complet / animal) étaient distribués quotidiennement sur les copeaux de bois couvrant le sol des pièces intérieures. L'eau était disponible *ad libitum*.

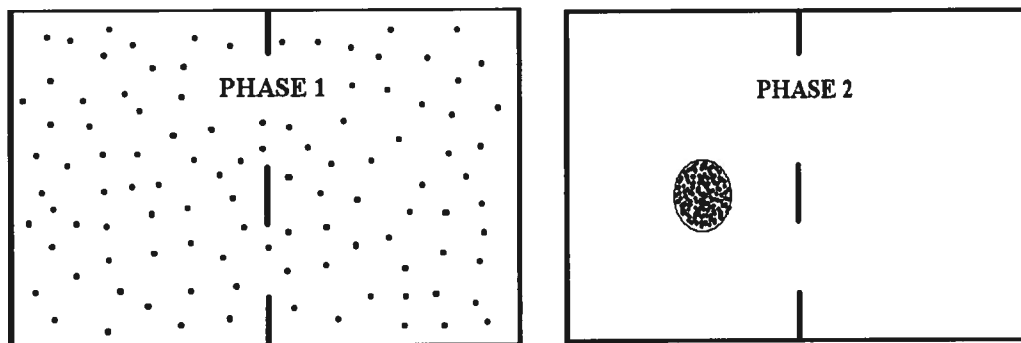


**Figure 1.** Composition du groupe suivant la filiation matrilinéaire, l'âge et le sexe. □ : Mâles; ○ : femelles.

## PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Le groupe a été soumis à deux phases expérimentales consécutives, d'une durée de 6 semaines chacune. La condition initiale ou phase 1 du projet, était la distribution dispersée. Les deux phases ont été précédées d'une période de familiarisation de 1 semaine, durant lesquelles aucune donnée alimentaire ni comportementale n'a été relevée.

Durant le projet, la ration quotidienne de fruits a été réduite à 5 pommes et 3 bananes de taille moyenne, afin de favoriser la compétition alimentaire. Les fruits étaient divisés en 200 unités discrètes ( $n_{\text{pomme}} = 120$ ;  $n_{\text{banane}} = 80$ ), chacune pouvant être cueillie et consommée entièrement par un animal, d'un simple mouvement de la main du sol vers la bouche. Chaque matin, les morceaux de fruits fraîchement coupés étaient teints en rouge à l'aide de colorant alimentaire, puis distribués par l'animalier en l'absence des animaux. Le colorant alimentaire a été utilisé dans le but de faciliter le comptage des morceaux cueillis par les sujets (voir ci-dessous). Durant la phase 1, les morceaux ont été distribués de façon uniforme sur le sol des deux pièces intérieures (densité spatiale :  $4.74 \text{ mcx} / \text{m}^2$ ). Durant la phase 2, seule la distribution spatiale des fruits a été manipulée, de façon à former une petite parcelle de 0.25 m de rayon (densité spatiale:  $1000.00 \text{ mcx} / \text{m}^2$ ; voir figure 2).



**Figure 2.** Distribution spatiale des fruits durant les tests alimentaires pour les phases 1 et 2.

Le choix de manipuler les fruits se justifie par le fait que les macaques crabiers, qui sont des animaux essentiellement frugivores en milieu naturel (e.g. Sussman & Tattersall, 1981; Yeager, 1996), montrent une motivation très élevée

pour cet aliment en captivité (observations antérieures). Les tests alimentaires débutaient à 9:00, dès l'ouverture de la porte permettant aux singes de passer de l'enclos extérieur où ils étaient confinés, aux deux pièces intérieures. La durée des tests était généralement inférieure à 7 minutes durant la phase dispersée et supérieure à 12 minutes (< 15 minutes) durant la phase concentrée.

## MÉTHODES D'OBSERVATION

### PENDANT LES TESTS ALIMENTAIRES

Le gain alimentaire a été estimé en comptant le nombre de morceaux de fruits *cueillis* par les sujets durant les tests alimentaires (déf. cueillir : refermer complètement les doigts d'une patte antérieure sur un morceau de fruit). Dû à la dispersion des ressources en phase 1, le décompte était effectué chaque matin durant les tests par deux ou trois observateurs (A.B., C.Laliberté et C.Gauthier), auxquels un sujet avait été attribué au hasard. Un score alimentaire par sujet par semaine a ainsi été obtenu. Durant la phase 2, quatre tests par semaine ont été filmés et les scores alimentaires pour chacun des sujets pour chacun des tests obtenus *a posteriori* (voir ci-dessous).

### EN DEHORS DES TESTS ALIMENTAIRES

Un total de 10 heures d'observations comportementales par sujet par phase expérimentale (étendue : 9h39 - 10h20) a été récolté à l'aide de la méthode d'observation centrée sur le sujet (Altmann, 1974). Les séances d'observation, divisées en 6 périodes de 10 minutes-sujet, étaient réparties uniformément entre 9:30 et 18:00 - un délai de 15 minutes étant respecté entre la fin du test alimentaire et le début de la première séance d'observation. L'ordre d'observation des individus a été déterminé au hasard au début de chaque semaine durant la phase 1 et repris tel quel en phase 2. Durant les séances d'observation, toutes les interactions sociales impliquant le sujet, ainsi que l'identité des partenaires impliqués, étaient notées de façon continue (voir *Mesures comportementales* ci-dessous). De plus, des échantillons instantanés

(Altmann, 1974) ont été relevés à intervalle de 1 minute afin d'identifier tous les animaux : 1) toilettant le sujet, et 2) toilettés par celui-ci. Finalement, les interactions agonistiques interfemelles observées durant les heures régulières d'observation ont été relevées *ad libitum*.

## ANALYSE DES DONNÉES

### GAIN ALIMENTAIRE

Puisque les scores alimentaires ont peu varié durant les 6 semaines de la phase 1 (test de Friedman pour  $k$  échantillons appariés :  $n= 15$  sujets,  $df= 5$ ,  $X^2= 4.165$ ,  $P = 0.526$ ) et les 6 semaines de la phase 2 ( $n= 15$  sujets,  $df= 5$ ,  $X^2= 3.034$ ,  $P= 0.695$ ), les données ont été regroupées et un seul gain alimentaire par individu par phase expérimentale a été calculé selon la formule :

$$\text{Gain alimentaire moyen individuel} = \frac{\sum \text{scores alimentaires}}{\text{nombre total de scores alimentaires.}}$$

Il importe de noter que la méthode utilisée fournit une estimation du gain alimentaire *brut potentiel* pour chacun des sujets, et représente fort probablement une surestimation du gain alimentaire *brut réel* (i.e. nombre de morceaux *ingérés* par l'animal; *obs. pers.*).

### TEMPS DE MONOPOLISATION EN PHASE 2

Le temps de monopolisation a été estimé *a posteriori* en calculant la proportion d'échantillons instantanés (15 sec) récoltés durant les tests alimentaires filmés, où le sujet a été observé au sol à l'intérieur d'un rayon de 1 mètre calculé à partir du centre du site alimentaire (i.e. zone d'accès direct). En utilisant cette mesure, nous avons considéré que tout sujet qui se trouvait à l'intérieur de la zone d'accès direct participait à la monopolisation de la nourriture, peu importe le nombre et/ou l'identité des individus présents. Puisque les temps de monopolisation ont peu varié durant les 6 semaines considérées (test de Friedman pour  $k$  échantillons appariés :  $n= 15$  sujets,  $df= 5$ ,  $X^2 = 3.141$ ,

$P=0.678$ ), les données ont été regroupées afin d'obtenir un temps de monopolisation par sujet pour l'ensemble de la phase 2.

### MESURES COMPORTEMENTALES

Afin de contrôler pour l'effet possible de l'apparement sur le comportement social des individus, les analyses ont été restreintes aux interactions entre individus non-apparentés. Les définitions opérationnelles des mesures comportementales retenues pour l'analyse sont fournies au tableau 1. Les actes agressifs ont été regroupés en deux catégories d'intensité, soient : 1) les menaces (i.e. regard dirigé, bouche ouverte, grognement, tape dans le vide et poursuite sur une courte distance), et 2) les attaques (i.e. poursuite sur une distance  $> 2$  m, pousser, taper, agripper et mordre). Seules les interactions agonistiques dyadiques ont été considérées lors des analyses. Un critère temporel arbitraire de 1 minute a été utilisé afin d'assurer une certaine indépendance des événements agonistiques. Le même critère a été utilisé lors de la compilation des épisodes de toilettage social. Par exemple, nous avons considéré que *A* a dirigé un seul épisode de toilettage envers *B*, si *A* a cessé de toiletter *B* puis repris le toilettage dans la minute suivant l'interruption.

### RANG DE DOMINANCE DES INDIVIDUS ADULTES

Un rang de dominance a été attribué à chacun des individus adultes pour les phases 1 et 2, sur la base de la direction des signaux dyadiques de soumission (cf. de Waal, 1977) récoltés durant les séances régulières d'observation (total d'actes soumissifs: phase 1 = 873; phase 2 = 1081). Aucun changement dans le rang de dominance des sujets n'a été relevé entre les deux phases. Une matrice de dominance pour l'ensemble du projet est présentée au tableau 2. Il est important de noter que chez le groupe à l'étude, plusieurs femelles adultes occupent une position hiérarchique supérieure à celle de leur mère (distance de rang fille-mère  $> 2$  pour les dyades A21-A2, A81-A8, A41-A4; voir Chapais & Gauthier (2004) pour une explication de la hiérarchie de dominance partiellement matrilineaire observée chez ce groupe).

**Tableau 1. Définitions des mesures comportementales retenues pour l'analyse.**

## COMPORTEMENT AGONISTIQUE

Fréquence de déplacement	Nombre total de déplacements initiés par heure d'observation centrée sur le sujet. Définition d'un déplacement : provoquer le départ d'un individu en allant dans sa direction et en le regardant, sans le menacer ni l'attaquer ouvertement (C. Gauthier & L. Savard, Laboratoire de Primatologie de l'U. de M.).
Fréquence d'agression	Nombre total d'actes agressifs initiés par heure d'observation centrée sur le sujet.
Intensité de l'agression	Nombre total d'actes agressifs n'excédant pas l'intensité de la menace, exprimé en termes de pourcentage du nombre total d'actes agressifs initiés par le sujet.
Indice d'inconsistance directionnelle <sup>†</sup>	Nombre d'actes agressifs dirigés envers un individu dominant, exprimé en termes de pourcentage du nombre total d'actes agressifs initiés par le sujet.
Contre-agression <sup>†</sup>	Pourcentage du nombre total d'actes agressifs initiés par un sujet, auxquels un individu subordonné a répondu par l'agression.
Fréquence de soumission spontanée	Nombre total d'actes soumissifs initiés en absence d'agression par heure d'observation centrée sur le sujet. Les comportements suivants ont été considérés : 1) grimace avec découverture des dents; 2) quitter sa place suite à l'action <i>involontaire</i> d'un autre animal; 3) éviter un animal passant à proximité, tout en restant sur place.

## TOILETTAGE SOCIAL

Fréquence de toilettage dirigé/reçu	Nombre d'épisodes de toilettage dirigés/reçus par heure d'observation centrée sur le sujet.
Fréquence de toilettage initié	Nombre d'épisodes de toilettage initiés par heure d'observation centrée sur le sujet. Le premier toiletteur est considéré comme l'initiateur de l'épisode de toilettage.
Quantité de toilettage dirigé/reçu <sup>‡</sup>	Proportion du nombre total d'échantillons instantanés récoltés durant les séances d'observation centrée sur le sujet, pour lesquels un sujet a reçu/dirigé du toilettage social.

<sup>†</sup> L'indice d'inconsistance directionnelle et la mesure de contre-agression ont été calculés à partir des données centrées sur le sujet et *ad libitum* combinées.

<sup>‡</sup> Il est important de souligner que cette mesure fournit un indice sans unités et ne représente qu'une approximation de la quantité véritable ou durée totale réelle, du comportement.



## STATISTIQUES

Les mesures comportementales obtenues pour chacun des sujets en phase 1 ont été comparées à celles obtenues durant la phase 2, à l'aide du test de Wilcoxon pour échantillons appariés. Le test U de Mann-Whitney et le test de Kruskal-Wallis, ont été utilisés lors des analyses intraphases. Les analyses de régression linéaire ont été faites sur les données alimentaires transformées préalablement en logarithmes. Tous les tests statistiques utilisés sont bilatéraux et ont été calculés à l'aide du logiciel SPSS (version 11.0). Le seuil d'acceptation ( $\alpha$ ) a été fixé à 0.05.

**Tableau 2.** Matrice de dominance construite à partir des actes de soumission récoltés entre individus adultes durant les phases 1 et 2. Les individus sont présentés en ordre décroissant de dominance sur l'axe des x et des y.

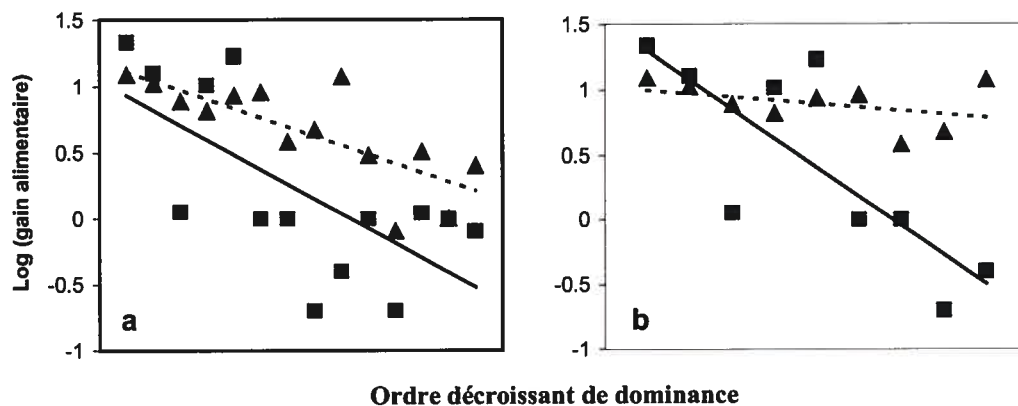
♂	A3	A21	A6	A81	A2	A41	A8	A1	A4	A5	A00	A0	A001	A101	TOT
♂ X	2	16	5	18	18	5	10	3	3	2	3	20	12	8	125
A3	X	26	64	32	43	22	43	26	46	31	37	37	60	43	510
A21		X	18	16	7	18	31	10	28	18	44	17	22	16	245
A6			X	12	2	13	10	8	19	15	17	21	21	43	181
A81				X	1	36	9	6	60	25	27	25	12	31	232
A2			6	1	X	9	14	1	12	20	11	33	29	30	166
A41						X	9	9	10	12	9	10	4	12	75
A8							1	X	16	4	11	15	18	10	93
A1									X	5	5	7	10	17	60
A4								1		X	7	3	11	11	40
A5											X	3	2	8	26
A00											1	X	28	4	70
A0								1				1	X	45	101
A001														X	32
TOT	2	42	93	79	71	104	128	79	187	147	177	232	255	360	1956

## RÉSULTATS

### EFFET DU TRAITEMENT EXPÉRIMENTAL SUR L'INTENSITÉ DE LA COMPÉTITION DIRECTE

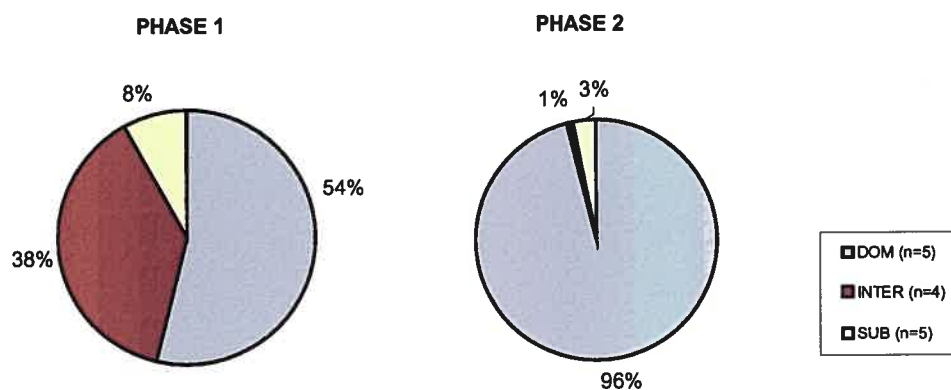
L'intensité de la compétition alimentaire directe est exprimée comme l'étendue de l'asymétrie dans la répartition de la nourriture entre les dominants et les subordonnés (Koenig, 2002). Elle peut être estimée à l'aide de la pente de la droite de régression entre le log (gain alimentaire) et le rang de dominance des individus (cf. Janson & van Schaik, 1988; van Schaik & van Noordwijk, 1988; van Schaik *et al.*, 2004), i.e. plus l'intensité de la compétition est élevée, plus la pente de la droite de régression est prononcée.

La comparaison de la pente de la droite de régression entre les phases 1 et 2 pour l'ensemble des femelles, suggère que l'intensité de la compétition alimentaire directe était importante aussi bien sous la condition concentrée que sous la condition dispersée, mais plus élevée dans la deuxième situation (valeur de la pente : phase 1 = -0.070, P= 0.001; phase 2= -0.112, P= 0.007; figure 3a). L'effet du traitement expérimental devient toutefois beaucoup plus apparent lorsque l'influence des femelles subordonnées sur la pente de la droite de régression est éliminée, et que l'analyse est limitée aux femelles des classes dominante et intermédiaire. On note alors une absence virtuelle de compétition entre ces deux classes de dominance en phase 1 (valeur de la pente = -0.026, P= 0.271) et une forte compétition en phase 2 (pente = -0.224, P= 0.01; figure 3b). Cela se traduit par des gains alimentaires comparables pour les femelles dominantes et intermédiaires sous la condition dispersée (test U de Mann-Whitney : DOM-INTER :  $n_1=5$ ,  $n_2=4$ , U= 7.0, P= 0.462), mais très différents sous la condition concentrée (DOM-INTER :  $n_1=5$ ,  $n_2=4$ , U= 0, P= 0.014). Les gains alimentaires des femelles subordonnées étaient significativement moindres que les gains des femelles dominantes durant les deux phases ( $n_1, n_2=5$ , phase 1: U= 0, P= 0.014; phase 2: U= 0, P= 0.009), et que ceux des femelles de rang intermédiaire en phase 1 ( $n_1=4$   $n_2=5$ , Phase 1 : U= 1.0, P= 0.027; Phase 2 : U= 7.5, P= 0.521).



**Figure 3.** Pente de la droite de régression entre le gain alimentaire et le rang de dominance des 14 femelles adultes (a) et des 9 femelles de haut rang et de rang intermédiaire (b) pour les phases 1 (---▲) et 2 (—■).

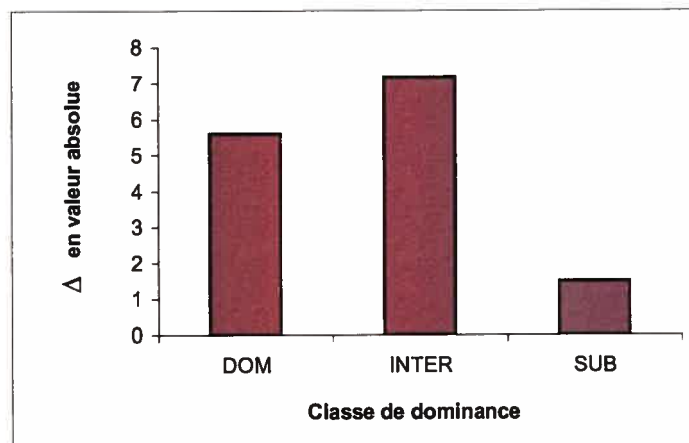
Ces résultats montrent que ce sont les femelles de rang intermédiaire, et non les femelles les plus subordonnées, qui ont été le plus affectées par la concentration spatiale de la nourriture. C'est ce qu'illustre la figure 4. La monopolisation accrue des fruits par les femelles de haut rang durant la phase 2 s'est principalement faite au détriment des femelles de rang intermédiaire, alors que les femelles les plus subordonnées ont obtenu une part réduite des ressources convoitées sous les deux conditions expérimentales.



**Figure 4.** Répartition du nombre moyen de morceaux de fruits cueillis par les femelles adultes selon la classe de dominance pour les phases 1 et 2.

Conséquemment, la variation dans la distribution spatiale des fruits a été accompagnée par une variation plus importante du gain alimentaire individuel ( $\Delta$ ) chez les femelles des classes dominante et intermédiaire, comparativement à

la classe subordonnée ( $\Delta$  moyen en valeur absolue : DOM = 5.6 morceaux de fruits; INTER = 7.2; SUB = 1.5; test de Kruskal-Wallis,  $df= 2$ ,  $\chi^2= 8.637$ ,  $P= 0.013$ ; figure 5).



**Figure 5.** Variation interphase du gain alimentaire individuel moyen ( $\Delta$ ) des femelles, selon la classe de dominance.

Le gain alimentaire moyen des sujets pour chacune des phases expérimentales et le temps de monopolisation moyen des sujets pour la phase 2, sont présentés au tableau 3. Les 4 individus ayant été observés au site alimentaire durant plus de 10% du temps d'observation, c'est-à-dire le mâle alpha ainsi que trois des cinq femelles de haut rang (i.e. A3, A21 et A2), ont été considérés comme des individus monopolisateurs.

#### **EFFET DU TRAITEMENT EXPÉRIMENTAL SUR LE COMPORTEMENT AGONISTIQUE DES FEMELLES**

Un total de 307 et 329 interactions agonistiques entre femelles adultes non-apparentées ont été observées en dehors des périodes d'alimentation durant les phases 1 et 2, respectivement (phase 1 :  $\bar{x} \pm s_x = 4.54 \pm 1.77$  interactions/h/femelle; phase 2 :  $4.95 \pm 1.78$ ; test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés,  $n= 14$ ,  $z= -1.099$ ,  $P= 0.272$ ).

**Tableau 3.** Gain alimentaire moyen des sujets pour chacune des phases expérimentales et temps de monopolisation moyen pour la phase 2. Les sujets sont présentés en ordre décroissant de dominance, du haut vers le bas.

Classe de dominance	Sujet	Gain alimentaire moyen		Temps moyen de monopolisation (P2)
		Phase 1	Phase 2	
	<b>A (♂)</b>	12.3	31.2	43%
DOM	<b>A3</b>	12.2	21.5	14%
	<b>A21</b>	10.5	12.7	11%
	<b>A6</b>	7.7	3.4	1%
	<b>A81</b>	6.5	10.3	2%
	<b>A2</b>	8.5	16.9	18%
	INTER	<b>A41</b>	9	0
<b>A8</b>		3.8	0	0%
<b>A1</b>		4.7	0.2	0%
<b>A4</b>		11.8	0.4	0%
SUB	<b>A5</b>	3	0	0%
	<b>A00</b>	0.8	0.2	0%
	<b>A0</b>	3.2	1.1	0%
	<b>A001</b>	0	0	0%
	<b>A101</b>	2.5	0.8	0%
		<b>S-TOT (♀)</b>	84.2	67.5
	<b>TOT<sup>†</sup></b>	96.5	98.7	-

<sup>†</sup> Le nombre total de morceaux de fruits cueillis est inférieur à 200, dû à la présence des animaux subadultes et juvéniles durant les tests alimentaires.

La variation dans l'intensité de la compétition alimentaire ne s'est pas traduite par un changement intra-individuel dans les fréquences de déplacement ou d'agression dirigés par les femelles. Durant les deux phases expérimentales, l'agression était hautement unidirectionnelle et d'intensité peu élevée; les femelles subordonnées se soumettaient généralement en réponse à l'agression et fréquemment en absence d'agression, sans différence significative interphase. Les résultats sont présentés au tableau 4. Le regroupement des individus par classe de dominance n'a permis de déceler aucun changement interphase dans les mesures comportementales mentionnées.

Une seule différence significative, qui est digne d'intérêt, a été révélée par une analyse plus approfondie de la distribution de l'agression selon le rang de dominance relatif des partenaires. Durant la période où les ressources étaient

**Tableau 4.** Comparaison des 6 mesures du comportement agonistique pour les phases 1 et 2<sup>1</sup>.

	PHASE 1		PHASE 2		z	P
	N	Moyenne ± É.-type	N	Moyenne ± É.-type		
Indice d'inconsistance directionnelle	13	1.89% ± 3.60%	13	0% ± 0%	-1.604	0.109
Fréquence de déplacement (58, 46) <sup>2</sup>	14	0.42 ± 0.48	14	0.33 ± 0.27	-0.785	0.433
Fréquence d'agression (73, 69)	14	0.52 ± 0.39	14	0.49 ± 0.41	-0.384	0.701
Intensité de l'agression <sup>3</sup>	12	79.5% ± 28.1%	12	89.2% ± 13.5%	-1.270	0.204
Contre-agression	13	0% ± 0%	13	0% ± 0%	0.000	1.000
Fréquence de soumission spontanée (176, 214)	14	1.62 ± 1.19	14	1.56 ± 1.15	-0.384	0.701

<sup>1</sup> Le tableau fournit les résultats des tests de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, le nombre de femelles adultes sur lequel les tests sont basées (N), de même que les moyennes individuelles et les écart-types.

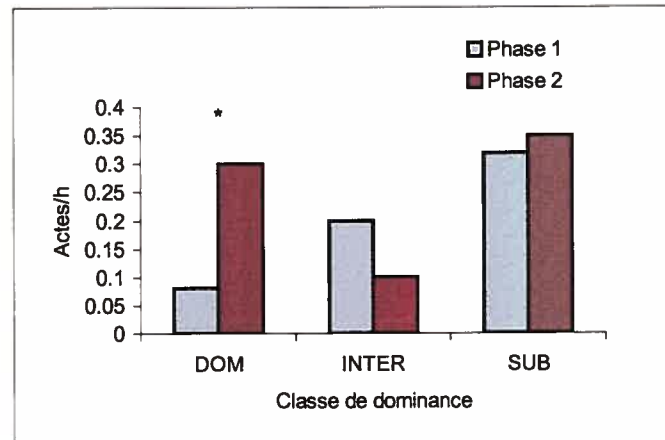
<sup>2</sup> Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre total d'actes dirigés par les femelles durant les phases 1 et 2 respectivement.

<sup>3</sup> L'intensité de l'agression a été calculée pour les femelles ayant dirigé au moins 1 acte agressif durant chacune des phases.

concentrées et la compétition alimentaire interfemelle plus intense, les femelles de la classe dominante ont dirigé davantage d'actes agressifs envers les femelles subordonnées de rangs adjacents (distance de rang  $\leq 2$ ; test de Wilcoxon pour échantillons appariés :  $n=5$ ,  $z= -2.023$ ,  $P= 0.043$ ), alors que l'agression dirigée envers les femelles de rangs plus éloignés est restée semblable sous les deux conditions expérimentales (distance de rang  $> 2$ ;  $n=5$ ,  $z= -1.483$ ,  $P= 0.138$ ). En contraste, aucun changement interphase n'a été observé dans la fréquence d'agression dirigée par les femelles des classes intermédiaire et subordonnée envers les femelles subordonnées de rangs adjacents (distance de rang  $\leq 2$ ; tests de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés; INTER:  $n=4$ ,  $z= -0.535$ ,  $P= 0.593$ ; SUB :  $n=4$ ,  $z= -0.535$ ,  $P= 0.593$ ; figure 6).

Afin de déterminer si une augmentation de la compétition pour l'accès aux partenaires de toilettage de haut rang (cf. *hypothèse de l'attrait du haut rang* : Seyfarth 1976, 1977) pouvait être à l'origine du changement observé, nous avons procédé à une analyse *a posteriori* des 12 séquences agressives relevées en phase 2, entre une femelle de haut rang (B) et une femelle subordonnée de rang adjacent (C). La compétition pour l'accès à un partenaire de toilettage de rang supérieur (A) a été définie comme toute interaction où A et C

se toilettent; B approche et agresse C qui quitte; A et B restent en proximité et se toilettent ( $A > B > C$ ; cf. Seyfarth, 1980). Sur les 12 séquences analysées, aucune ne correspondait à la définition énoncée.

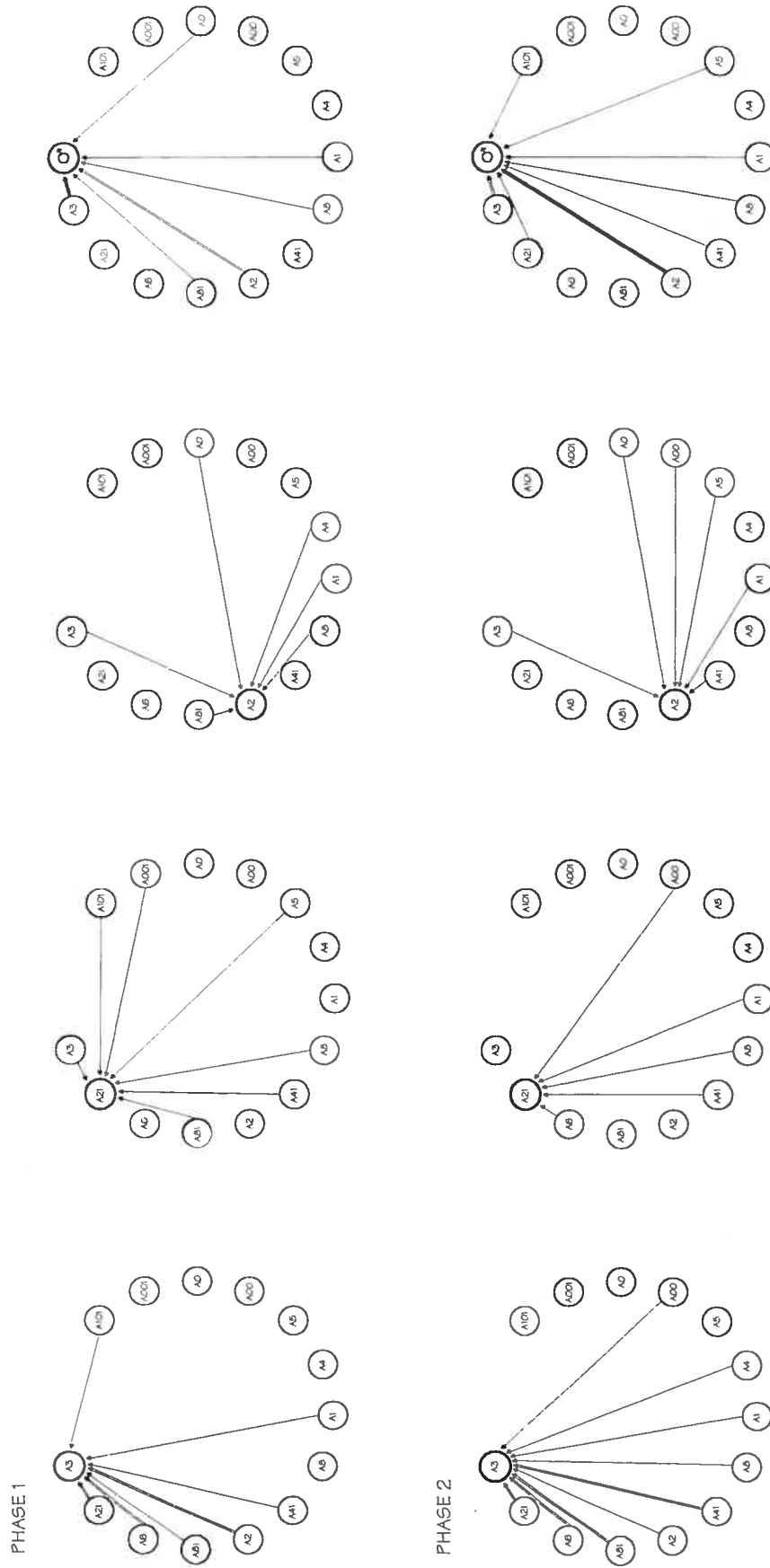


**Figure 6.** Agression dirigée envers les femelles de rangs adjacents (distance de rang  $\leq 2$ ) pour les phases 1 et 2, selon la classe de dominance.

#### EFFET DU TRAITEMENT EXPÉRIMENTAL SUR LE TOILETTAGE SOCIAL

Un total de 325 et 363 événements de toilettage entre femelles adultes non-apparentées ont été observés durant les phases 1 et 2, respectivement (phase 1 :  $\bar{x} \pm s_x = 2.32 \pm 1.13$  événements/h/femelle; phase 2 :  $2.59 \pm 0.94$ ; test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés,  $n = 14$ ,  $z = -1.789$ ,  $P = 0.074$ ).

De façon générale, l'augmentation de l'intensité de la compétition alimentaire n'a pas été accompagnée par une variation dans les patrons de toilettage impliquant les femelles monopolisatrices. En effet, aucun changement significatif interphase n'a été relevé dans la fréquence ou la quantité de toilettage reçu par ces dernières, ni dans le nombre de partenaires desquelles le toilettage a été reçu (figure 7; tableau 5). Les femelles non-monopolisatrices n'ont pas toiletté plus fréquemment, ni initié davantage d'épisodes de toilettage, ni dirigé une plus grande quantité de toilettage envers leurs partenaires monopolisatrices sous la condition concentrée (figure 8; tableau 5).



**Figure 7.** Fréquence de toilettage reçu par les individus monopolisateurs, incluant le mâle alpha, durant les phases 1 et 2. Une ligne:  $\leq 0.5$  épisodes de toilettage/h; deux lignes : entre 0.5 et 1.0; ligne grasse :  $> 1.0$ .

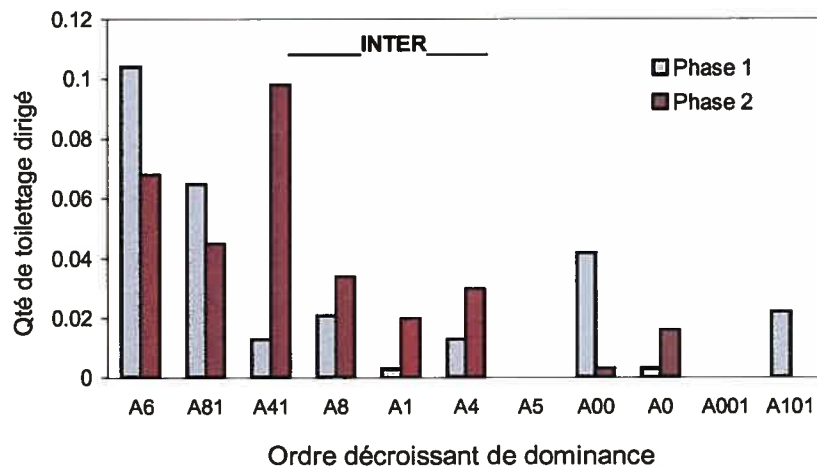


Néanmoins, une augmentation quasi-significative de la quantité de toilettage dirigé par les femelles de la classe intermédiaire envers les femelles monopolisatrices, a été observée en phase 2 (test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés,  $n=4$ ,  $z= -1.841$ ,  $P=0.066$ ; figure 8), alors que la quantité de toilettage dirigée par ces mêmes femelles envers les femelles non-monopolisatrices, est restée semblable sous les deux conditions expérimentales ( $n=4$ ,  $z= -1.461$ ,  $P= 0.144$ ). Ce résultat est particulièrement intéressant, si l'on considère que les femelles de la classe intermédiaire sont celles ayant subi la diminution la plus prononcée du gain alimentaire de la phase 1 à la phase 2 (voir la figure 3). La réponse comportementale de ces femelles n'est pas liée à une augmentation du toilettage dirigé par les femelles monopolisatrices ( $n=3$ ,  $P= -1.604$ ,  $P= 0.109$ ), ni à une augmentation de l'agression dirigée par ces dernières en dehors du contexte alimentaire ( $n=3$ ,  $z= -1.0$ ,  $P= 0.317$ ).

**Tableau 5.** Comparaison du toilettage entre femelles monopolisatrices et non-monopolisatrices pour les phases 1 et 2<sup>1</sup>.

	PHASE 1		PHASE 2		z	P
	N	Moyenne ± É.-type	N	Moyenne ± É.-type		
<u>Point de vue des monopolisatrices</u>						
Fréquence de toilettage reçu	3	1,32 ± 0,69	3	1,41 ± 0,99	0,000	1,000
Quantité de toilettage reçu	3	0,10 ± 0,08	3	0,11 ± 0,11	0,000	1,000
Nombre de partenaires	3	5,33 ± 0,58	3	5,67 ± 2,31	0,000	1,000
<u>Point de vue des non-monopolisatrices</u>						
Fréquence de toilettage dirigé	11	0,42 ± 0,40	11	0,43 ± 0,44	-0,210	0,833
Fréquence de toilettage initié	11	0,16 ± 0,14	11	0,24 ± 0,25	-0,773	0,440
Quantité de toilettage dirigé	11	0,03 ± 0,03	11	0,03 ± 0,03	-0,415	0,678

<sup>1</sup> Le tableau fournit les résultats des tests de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, le nombre de femelles adultes sur lequel les tests sont basés (N), de même que les moyennes individuelles et les écart-types.



**Figure 8.** Quantité de toilettage dirigé par chacune des femelles non-monopolisatrices envers les femelles monopolisatrices durant les phases 1 et 2.

### *Interactions mâle-femelle*

De façon générale, aucun changement significatif interphase n'a été observé dans les patrons de toilettage impliquant le mâle dominant et les femelles adultes (fréquence de toilettage dirigé, phase 1 :  $\bar{x} \pm s_x = 0.30 \pm 0.44$  événements/h; phase 2 :  $0.31 \pm 0.53$ ; quantité reçue, phase 1 :  $\bar{x} \pm s_x = 0.02 \pm 0.04$ ; phase 2 :  $0.02 \pm 0.04$ ; tests de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés,  $n=14$  femelles,  $P > 0.05$ ; voir figure 7). Néanmoins, certains résultats suggèrent la présence d'une relation entre la quantité de toilettage dirigé par les femelles de haut rang et la tolérance du mâle au site alimentaire en phase 2. La femelle monopolisatrice A2 a partagé 59.5% de son temps total de monopolisation avec le mâle, alors que les femelles A6 et A81, qui occupent un rang de dominance supérieur à A2, ont eu accès aux ressources convoitées lorsque le mâle était absent. Or, durant le projet, 50% de la quantité totale de toilettage dirigé par A2 envers les partenaires adultes non-apparentés a été accordé au mâle (phase 1 : 48.1%; phase 2 : 52.6%), contrairement à 0 % pour A6 et 6.9% pour A81 (phase 1 : 6.6%; phase 2 : 7.2%). Une relation similaire a été observée entre la quantité de toilettage dirigé par la femelle alpha (phase 1 : 74.4%; phase 2 : 62.1%) et le temps de monopolisation partagé avec le mâle (40.1%). Plus encore, la proportion de toilettage dirigé par la femelle

monopolisatrice A21 envers le mâle est passée de 0% en phase 1 à 17.5% en phase 2. Si A21 n'a pas été observée à l'intérieur de la zone d'accès direct (voir *Matériel et Méthodes*) en présence du mâle durant les 5 premières semaines de la phase 2, elle a partagé 15.9 % de son temps total de monopolisation avec ce dernier durant la sixième semaine. Outre les femelles A2, A3 et A21, aucun autre membre du groupe n'a été observé avec le mâle à l'intérieur de la zone d'accès direct durant la phase 2.

## DISCUSSION

L'hypothèse socioécologique développée par van Schaik (1989) et Sterck *et al.* (1997) propose que le réseau développé de relations sociales interfemelles caractérisant les sociétés despotiques chez les primates, est le résultat d'une compétition intragroupe élevée pour l'accès à des ressources alimentaires monopolisables. Le but du présent projet n'était pas de tester la validité générale du modèle, comme d'autres l'ont fait précédemment (voir *Introduction*), mais plutôt de déterminer si les femelles chez une espèce reconnue pour sa structure sociale despotique (cf. Sterck *et al.*, 1997; Thierry, 2000), étaient en mesure d'ajuster leurs patrons d'interactions agonistiques et affinitives de façon adaptative, en réponse à une augmentation à court terme de l'intensité de la compétition alimentaire directe.

En nous appuyant sur la littérature, nous avons assumé que des ressources alimentaires prisées (i.e. fruits) concentrées en une parcelle très petite par rapport à la taille du groupe, induiraient une intensité élevée de compétition directe chez les femelles macaques, comparativement aux mêmes ressources distribuées de façon plus dispersée dans l'espace (cf. van Schaik, 1989; e.g. primates : Southwick, 1967; Boccia *et al.*, 1988; non-primates : Monaghan & Metcalfe, 1985). Si les résultats que nous avons obtenus vont clairement dans ce sens (figures 3 et 4; tableau 3), une analyse plus approfondie des données a toutefois révélé un effet beaucoup plus prononcé du traitement expérimental sur le gain alimentaire des femelles des classes dominante et intermédiaire, comparativement aux femelles de la classe subordonnée (figure 5). Il est donc particulièrement intéressant de constater que le passage de la phase 1 à la phase 2 a été accompagné par des tendances ou changements très ciblés dans les patrons d'interactions sociales impliquant les femelles de haut rang et de rang intermédiaire uniquement.

Les femelles subordonnées se sont volontairement tenues à l'écart du site alimentaire durant la majorité des tests expérimentaux (i.e. dans les enclos extérieurs ou sur les passerelles surplombant le site; *obs. pers.*; tableau 3),

obtenant conséquemment une part réduite des fruits durant les deux phases du projet. Cette réponse comportementale est vraisemblablement liée aux coûts potentiellement élevés pour une femelle de bas rang à rivaliser pour l'accès à une ressource alimentaire prisée relativement restreinte spatialement (e.g. agression reçue : Whitten, 1983; Belzung & Anderson, 1986; stress social encouru : Deustch & Lee, 1991), plutôt qu'à une absence de motivation pour les fruits. Le risque pour les femelles subordonnées d'être déplacées ou agressées en contexte alimentaire était réel, si l'on considère le taux relativement élevé d'agression reçue par ces dernières en dehors du contexte alimentaire durant le projet (SUB :  $0.83 \pm 0.68$  actes reçus/ h; INTER :  $0.30 \pm 0.21$ ; DOM :  $0.15 \pm 0.09$ ; test de Kruskal-Wallis,  $df=2$ ,  $\chi^2= 7.401$ ,  $P= 0.025$ ). Le même mécanisme d'évitement du conflit serait à l'origine de la « périphérialisation » spatiale des subordonnées durant l'alimentation, documentée chez plusieurs espèces de primates en milieu naturel, dont le macaque crabier (e.g. *M. fascicularis* : van Noordwijk & van Schaik, 1987; Vos *et al.*, 1992; *C. apella*: Robinson, 1981; Janson, 1985; *Papio* spp.: Busse, 1984; Collins, 1984; Barton, 1993; *M. fuscata* : Soumah & Yokota, 1991; Saito, 1996). Dans le cas présent, le choix des femelles d'éviter le conflit direct avec les autres membres du groupe semble d'autant plus approprié, qu'une source alternative de nourriture (i.e. graines et biscuits) était disponible en quantité suffisante et pouvait être exploitée ultérieurement par les animaux à faible coût (Krebs & Davies, 1987). Ainsi, puisque le traitement expérimental n'a pas induit une diminution importante du gain alimentaire chez ces femelles, il est peu étonnant que ces dernières n'aient déployé aucune tactique sociale afin de compenser pour les pertes encourues.

#### **EFFET DU NIVEAU DE COMPÉTITION ALIMENTAIRE SUR L'EXPRESSION DE LA DOMINANCE SOCIALE**

Les résultats que nous avons obtenus suggèrent que l'expression de la dominance chez un groupe caractérisé par des relations de dominance despotiques (tableaux 2 et 4), est influencée par le niveau de compétition alimentaire et des bénéfices associés au statut social. En effet, l'augmentation du

gain alimentaire des femelles de haut rang en phase 2, a été accompagnée par une augmentation significative de l'agression dirigée par ces femelles en dehors du contexte alimentaire, envers les femelles subordonnées de rangs adjacents (figure 6). Une analyse *a posteriori* du contexte social entourant ces interactions agressives, nous a permis de rejeter l'hypothèse d'une augmentation de la compétition pour l'accès aux partenaires de toilettage de haut rang (cf. Seyfarth 1976, 1980), comme facteur à l'origine du changement observé.

Plutôt, cette agression semble représenter une forme de compétition pour le statut social *per se* (Walters & Seyfarth, 1987; Silk, 1993; mais voir Mason, 1993). Plusieurs études chez les primates ont documenté des interactions agressives en absence de contexte conflictuel apparent, dont le but premier semblait être la réaffirmation de la position sociale d'un individu dominant par rapport à un subordonné (voir revue dans Walters & Seyfarth, 1987 et Johnson, 1989). Bien que l'étude expérimentale de Boccia *et al.* (1988) n'ait pas été conçue dans ce but, elle était alors la seule à suggérer que la fréquence de ces interactions pouvait augmenter en réponse à une augmentation du niveau de compétition alimentaire intragroupe (voir *Introduction*).

L'augmentation de l'agression hors du contexte alimentaire peut représenter une tactique sociale avantageuse, si l'on considère : (1) que les chances de contre-agression dans une telle situation sont faibles et la probabilité pour le dominant de «gagner» le conflit élevée (Parker, 1974); (2) que cette agression pourrait contribuer à maintenir ou diminuer la tendance compétitive (*sensu* de Waal, 1989) des subordonnés et donc de l'énergie et du temps dépensés par les dominants pour défendre les ressources monopolisables. Néanmoins, en assumant que tout acte agressif comporte certains coûts sociaux et énergétiques pour les participants, nous devrions nous attendre à ce que cette démonstration agressive soit principalement dirigée envers les rivaux potentiellement plus menaçants dans la compétition sociale et/ou alimentaire, c'est-à-dire les subordonnés de rangs adjacents (Johnson, 1989; e.g. Ram *et al.*, 2003). Les résultats que nous avons obtenus vont dans ce sens.

Toute conclusion générale serait ici prématurée, compte tenu du faible échantillon d'actes agressifs sur lequel s'appuie nos analyses. De même, l'effet proposé d'une augmentation de l'agression hors du contexte alimentaire sur la tendance compétitive des subordonnés, reste à être vérifié. Néanmoins, nos données suggèrent que les femelles de haut rang chez le groupe à l'étude, sont en mesure d'ajuster leur comportement agonistique de façon adaptative, en réponse à un changement à court terme du niveau de compétition alimentaire directe.

#### **EFFET DU TRAITEMENT EXPÉRIMENTAL SUR LES PATRONS DE TOILETTAGE SOCIAL ENTRE FEMELLES**

Un seul changement (quasi-significatif), qui est néanmoins digne d'intérêt, a été relevé dans les patrons de toilettage social entre femelles adultes. Les femelles qui ont été le plus affectées par la concentration spatiale des fruits, c'est-à-dire les femelles de la classe intermédiaire (figure 4), ont augmenté la quantité de toilettage dirigé envers les femelles monopolisatrices en phase 2 (figure 8), alors que le toilettage donné par ces dernières est resté semblable sous les deux conditions expérimentales. L'augmentation du toilettage ne semble pas être attribuable à une augmentation de la tension sociale entre ces femelles (e.g. Ram *et al.*, 2003), puisque l'agression dirigée par les femelles monopolisatrices envers les femelles intermédiaires était comparable durant les phases 1 et 2.

Plutôt, il est raisonnable de croire que les femelles intermédiaires ont toiletté davantage les femelles monopolisatrices, afin d'augmenter la probabilité d'être tolérées par ces dernières au site alimentaire (Cheney & Seyfarth, 1984; Henzi & Barrett, 1999). L'efficacité de cette tactique sociale à court terme, doit cependant être questionnée. En effet, aucune des femelles intermédiaires n'a été observée au site alimentaire avec l'une ou l'autre des femelles monopolisatrices en phase 2 (*obs. pers.*; voir aussi le tableau 3). L'absence de bénéfices alimentaires en retour du toilettage donné, pourrait être due à au moins deux facteurs.

Premièrement, il se peut que le temps alloué, c'est-à-dire 6 semaines, n'ait pas été suffisant pour produire le résultat escompté (cf. Berger, 1988), par exemple si l'établissement d'une relation de tolérance représente un investissement social à moyen ou long terme (e.g. de Waal, 1986), plutôt qu'une tactique sociale à court terme (*contra* Barrett & Henzi, 2001). La période temporelle nécessaire à l'établissement d'une telle relation, demeure toutefois inconnue (mais voir ci-dessous).

Deuxièmement, il est possible qu'être toléré par les femelles monopolisatrices constituait une condition nécessaire, mais non pas suffisante, pour accéder aux ressources convoitées. D'autres facteurs, tels la présence d'individus dominants intolérants au site alimentaire (ex. mâle alpha; voir ci-dessous) et/ou de « spectateurs » en périphérie du site (ex. juvéniles ou subadultes de haut rang, *obs. pers.*), ont peut-être inhibé les femelles intermédiaires, rendant cette tactique sociale suboptimale dans le présent contexte expérimental. Kapsalis & Berman (1996) ont noté la présence d'une relation positive entre la quantité de toilettage dirigé par les femelles subordonnées et la tolérance des femelles dominantes autour de sites alimentaires monopolisables (i.e. bassins d'eau), chez un groupe approvisionné de macaques rhésus. Contrairement à la présente étude, plusieurs sites étaient disponibles simultanément, ce qui avait probablement pour effet de diminuer la compétition pour l'accès à un site donné et donc la probabilité d'interférence par des tiers-partis.

En somme, nos résultats montrent une variation à court terme dans les patrons de toilettage des femelles de la classe intermédiaire, dans le sens prédit par le modèle socioécologique. La présence d'une plus grande asymétrie dans la distribution du toilettage entre les femelles dominantes et subordonnées lorsque le niveau de compétition alimentaire était plus élevé, a aussi été rapportée par Barrett *et al.* (2002) chez un groupe de babouins chacma en milieu naturel (voir



aussi Barrett *et al.*, 1999). Toutefois, la valeur adaptative d'un tel ajustement, en termes d'accès accru aux ressources monopolisables, reste à être démontrée.

### **INFLUENCE DU MÂLE ALPHA DANS LA COMPÉTITION ALIMENTAIRE**

Pour des raisons heuristiques, l'influence des mâles dans la compétition alimentaire interfemelle n'a pas été considérée dans le modèle socioécologique de van Schaik (1989) et Sterck *et al.* (1997), et conséquemment dans la majorité des études empiriques en socioécologie (Stahl & Kaumanns, 2003). Néanmoins, le maintien d'une relation privilégiée avec un mâle de haut rang, pourrait se traduire par des bénéfices alimentaires importants pour les femelles, lorsque les ressources sont concentrées spatialement (van Hoof & van Schaik, 1992; Palombit, 2000). Nos résultats suggèrent que le succès alimentaire des femelles monopolisatrices chez le groupe à l'étude, est en partie attribuable à la tolérance du mâle alpha au site alimentaire.

En effet, le mâle alpha a obtenu un temps de monopolisation nettement plus élevé que les femelles adultes durant la phase 2 (tableau 3). Il arrivait généralement au site quelques minutes après le début des tests alimentaires, provoquant ainsi le départ des animaux présents, et mangeait jusqu'à satiété avant de quitter. Parmi les membres du groupe, les deux femelles monopolisatrices A3 et A2, sont les seuls individus à avoir eu librement accès au site alimentaire en présence du mâle. La tolérance de ce dernier était vraisemblablement liée à la quantité élevée de toilettage dirigé par ces deux femelles durant le projet. Plus encore, il est raisonnable de croire que l'augmentation du toilettage dirigé par la femelle monopolisatrice A21 en phase 2, est en partie responsable de la tolérance accrue du mâle envers cette dernière au site alimentaire, durant la dernière semaine du projet. Ces résultats suggèrent que le toilettage peut effectivement servir de monnaie d'échange contre une tolérance accrue en contexte alimentaire, chez le groupe à l'étude. En contraste, les deux femelles non-monopolisatrices de haut rang, qui se sont peu affiliées

avec le mâle, ont généralement eu accès au site alimentaire durant la courte période précédant l'arrivée du mâle, mais jamais en sa présence.

Des résultats semblables ont été rapportés par Stahl & Kaumanns (2003) chez un groupe captif de mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*) soumis expérimentalement à une intensité élevée de compétition alimentaire directe. De même, Janson (1985) a conclu que le rang de dominance et la tolérance du mâle alpha, étaient les deux principaux facteurs déterminant le succès alimentaire des femelles chez un groupe de singes capucins (*Cebus apella*), lorsque les ressources étaient monopolisables. Ces études, bien que peu nombreuses, montrent qu'une attention particulière devrait être accordée aux mâles comme facteur confondant, dans toute étude socioécologique portant sur la compétition alimentaire interfemelle au sein des groupes bisexuels.

## RÉFÉRENCES

Alcock, J. (2001). *Animal behaviour: an evolutionary approach*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 223-265.

Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts.

Barrett, L.; Henzi, S. P.; Weingrill, T.; Lycett, J. E.; Hill, R. A. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society, London B* 266: 665-670.

Barrett, L.; Henzi, S. P. (2001). The utility of grooming in baboons troops. Dans: Noë, R.; Hammerstein, P.; van Hoof, JARAM (Éds.). *Economics in nature: social dilemmas, mate choice and biological markets*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 119-145.

Barrett, L.; Gaynor, D.; Henzi, S. P. (2002). A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female chacma baboons. *Animal Behaviour* 63: 1047-1053.

Barton, R. A. (1993). Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 46: 791-802.

Barton, R. A.; Whitten, A. (1993). Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 46: 777-789.

Barton, R. A.; Byrne, R. W.; Whitten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 321-329.

Belzung, C.; Anderson, J. R. (1986). Social rank and responses to feeding competition in rhesus monkeys. *Behavioural Processes* 12: 307-316.

Berger, J. (1988). Social systems, resources, and phylogenetic inertia: an experimental test and its limitations. Dans: Slobotchkoff, C. N. (Éd.). *The ecology of social behavior*. Academic Press: San Diego. pp. 157-186.

Boccia, M. L. (1987). The physiology of grooming: a test of the tension reduction hypothesis. *American Journal of Primatology* 12: 330.

Boccia, M. L.; Laudenslager, M.; Reite, M. (1988). Food distribution, dominance and aggressive behaviours in bonnet macaques. *American Journal of Primatology* 16: 123-130.

- Boinski, S. (1999). The social organization of squirrel monkeys: implications for ecological models of social evolution. *Evolutionary Anthropology* 8: 101-112.
- Boinski, S.; Sughrue, K.; Selvaggi, L.; Quatrone, R.; Henry, M.; Cropp, S. (2002). An expanded test of the socioecological model of primate social evolution: competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*). *Behaviour* 139: 227-261.
- Busse, C. D. (1984). Spatial structure of chacma baboon groups. *International Journal of Primatology* 5: 247-261.
- Butovskaya, M. (1993). Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica* 60: 210-224.
- Chapais, B.; Gauthier, C. (2004). Juveniles outrank higher-born females in groups of long-tailed macaques with minimal kinship. *International Journal of Primatology* 25(2): 429-447.
- Collins, D. A. (1984). Spatial patterns in a group of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in Tanzania. *Animal Behaviour* 32: 536-553.
- Deag, J. M. (1977). Aggression and submission in monkey societies. *Animal Behaviour* 25: 465-474.
- Deutsch, J. C.; Lee, P.C. (1991). Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. *International Journal of Primatology* 12(6): 615-628.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-51.
- Hemelrijk, C. K. (1994). Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* 48: 479-481.
- Henzi, S. P.; Barrett, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates* 40(1): 47-59.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man* 11: 1-17.
- van Hoof, J.A.M.; van Schaik, C.P. (1992). Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. Dans: Harcourt, A. H. & de Waal, F. B. M. (Éds.). *Coalitions and alliances in humans and other animals*. New-York: Oxford University Press. pp. 357-389.

- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behaviour among primates. *Behavioral Ecology* 2: 143-155.
- Isbell, L. A.; Pruettz, J. D. (1998). Differences between vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in agonistic interactions between adult females. *International Journal of Primatology* 19(5): 837- 855.
- Isbell, L. A.; Young, T. P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities and some directions for future clarity. *Behaviour* 139: 177-202.
- Janson, C. H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 125-138.
- Janson, C. H.; van Schaik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour* 105(1-2): 165-1186.
- Johnson, J. A. (1989). Supplanting by olive baboons: dominance rank difference and resource value. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 277-283.
- Kappeler, P. M.; van Schaik, C.P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-739.
- Kapsalis, E.; Berman, C. M. (1996). Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) II. Testing predictions for three hypothesized organizing principles. *Behaviour* 133: 1235-1263.
- Keverne, E. B.; Martensz, N.; Tuite, B. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* 14: 155-161.
- Koenig, A.; Beise, J.; Chalise, M. K.; Ganzhorn, J. U. (1998). When females should contest for food – testing hypotheses about resource density, distribution, size and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 225-237.
- Koenig, A. (2000). Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 93-109.
- Koenig, A. (2000). Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 93-109.

Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioural consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23(4): 759-783.

Krebs, J. R.; Davies, N. B. (1987). An introduction to behavioural ecology. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Lomnicki, A. (1988). Population ecology of individuals. Princeton, N. J.: Princeton University Press.

Mason, W. A. (1993). The nature of social conflict: a psycho-ethological perspective. Dans: Mason, W. A. & Mendoza, S. P. (Éds.). Primate social conflict. SUNY Press: Albany. pp. 13-47.

Mayagoitia, L.; Santillan-Doherty, A. M.; Lopez-Vergara, L.; Mondragon-Ceballos, R. (1993). Affiliation tactics prior to a period of competition in captive groups of stump-tail macaques. *Ethology, Ecology and Evolution* 5: 435-446.

Mitchell, C. L.; Boinski, S.; van Schaik, C. P. (1991). Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii* and *S. sciureus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 55-60.

Monaghan, P.; Metcalfe, N. B. (1985). Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Animal Behaviour* 33: 993-999.

Mori, A. (1977). Intra-troop spacing mechanism of the wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates* 18(2): 331-357.

Mori, A. (1979). Analysis of population changes by measurement by body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates* 20: 371-397.

Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.

Noë, R.; Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Evolution and Ecology* 10: 336-340.

van Noordwijk, M. A.; van Schaik, C. P. (1987). Competition among long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* 35: 577-589.

van Noordwijk, M. A.; van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates* 40(1): 105-130.

Palombit, R. A. (2000). Infanticide and the evolution of male-female bonds in animals. Dans: van Schaik, C. P. & Janson, C. H. (Éds.). Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press: Cambridge. pp. 239-268.

- Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology* 47: 223-243.
- Phillips, K. A. (1995). Foraging-related agonism in capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica* 65(3): 159-162.
- Post, D. G.; Hausfater, G.; McCuskey, S. A. (1980). Feeding behaviour of yellow baboons (*Papio cynocephalus*): relationship to age, gender and dominance rank. *Folia Primatologia* 34: 170-195.
- Pruetz, J. D.; Isbell, L. A. (2000). Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 38-47.
- Ram, S.; Venkatachalam, S.; Sinha, A. (2003). Changing social strategies of wild female bonnet macaques during natural foraging and on provisioning. *Current Science* 84(6): 780-790.
- Range, F.; Noë, R. (2002). Familiarity and dominance relations among female sooty mangabeys in the Tai National Park. *American Journal of Primatology* 56: 137-153.
- Robinson, J.G. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour* 29: 1036-1056.
- Sadleir, R. M. S. (1969). *Ecology of reproduction in wild and domestic mammals*. London: Methuen.
- Saito, C. (1996). Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal Behaviour* 51: 967-980.
- van Schaik, C. P. (1988). Scramble and contest in feeding competition among female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 105: 77-88.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. Dans: Standen, V.; Foley, R. A. (Éds.). *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Oxford: Blackwell Scientific Publication. pp. 195-218.
- van Schaik, C. P. (1996). Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* 88: 9-31.
- van Schaik, C. P.; Pandit, S. A.; Vogel, E. R. (2004). A model for within-group coalitionary aggression among males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57(2): 101-109.

Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 62: 265-271.

Seyfarth, R. M. (1976). Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour* 24: 917-938.

Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology* 65: 671-698.

Seyfarth, R. M. (1980). The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour* 28: 798-813.

Seyfarth, R. M.; Cheney, D. L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* 308: 541-543.

Silk, J. B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata* : explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour* 79: 162-168.

Silk, J. B. (1993). The evolution of social conflict among female primates. Dans: Mason, W. A. & Mendoza, S. P. (Éds.). Primate social conflict. SUNY Press: Albany. pp. 49- 83.

Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W.; Struhsaker, T. T. (1987). *Primates Societies*. Chicago: University of Chicago Press.

Soumah, A. G.; Yokota, N. (1991). Female rank and feeding strategies in a free-ranging provisioned troop of Japanese macaques. *Folia Primatologica* 57: 191-200.

Southwick, C. H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour* 27: 182-209.

Stahl, D.; Kaumanns, W. (2003). Food competition in captive sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus*). *Primates* 44: 203-216.

Sterck, E. H. M.; Steenbeek, R. (1997). Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour* 134: 749-774.

Sterck, E. M. H.; Watts, D. P.; van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 291-309.

Sterck, E. H. M. (1998). Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: are they linked to linked to human disturbance? *American Journal of Primatology* 44: 235-254.



Sterck, E. H. M. (1999). Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. *Primates* 40(1): 199-213.

Sussman, R. W.; Tattersall, I. (1981). Behavior and ecology of *Macaca fascicularis* in Mauritius: a preliminary study. *Primates* 22(2): 192-205.

Tanaka, I.; Takefushi, H. (1993). Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science* 101: 187-193.

Thierry, B. (2000). Les mécanismes morphogénétiques dans les organisations sociales des primates. *Primatologie* 3 : 237-265.

Vos, R. D.; Karssemeijer, G. J.; van Hoof, J.A.R.A.M. (1992). Ecological constraints on the behaviour of mother long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 385-391.

de Waal, F. B. M. (1977). The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zeitung Tierpsychologie* 44: 225-282.

de Waal, F. B. M. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology* 61: 459-479.

de Waal, F. B. M. (1989). Dominance "style" and primate social organization. Dans: Standen, V.; Foley, R. A. (Éds.). *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Oxford: Blackwell Scientific Publication. pp. 243-263.

de Waal, F. B. M. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution and human behavior* 18: 375-386.

Walters, J. R.; Seyfarth, R. M. (1987). Conflict and cooperation. Dans: Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W.; Struhsaker, T. T. (Éds.). *Primates Societies*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 306-317.

Wittig, R. M.; Boesch, C. (2003). Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *International Journal of Primatology* 24(4): 847-867.

Whitten, P. L. (1983). Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology* 5: 139-159.

Wrangham, R. W. (1979). On the evolution of ape social systems. *Social Science Information* 18: 335-368.

Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262-300.

Yeager, C. P. (1996). Feeding ecology of the long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) in Kalimantan Tengah, Indonesia. *International Journal of Primatology* 17(1): 51-62.

