

Université de Montréal

Relations préférentielles entre mâles et femelles adultes dans un groupe de
macaques crabiers captifs

par

Claudiane Beaudoin

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, 2006

© Claudiane Beaudoin, 2006



GN

4

U54

2007

V.019

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 :

Relations préférentielles entre mâles et femelles adultes dans un groupe de
macaques crabiers captifs

présenté par :

Claudiane Beaudoin

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau : président-rapporteur

Bernard Chapais : directeur de recherche

Jean Prud'homme : membre du jury

RÉSUMÉ

Chez certaines espèces de primates, particulièrement chez les babouins, les mâles et les femelles peuvent former des relations stables en dehors des périodes d'œstrus, appelées relations préférentielles. Ce type d'associations a été observé chez d'autres espèces comme les macaques japonais, les macaques rhésus, quelques espèces de lémurins et de même chez les chimpanzés. Ce sujet n'a jamais fait l'objet de recherche chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*). Le but de cette étude est donc de vérifier la présence de relations préférentielles et de relations amicales chez cette espèce et d'identifier la présence ou non de bénéfices associés à la formation de ce type de relations entre mâles et femelles. La présente étude a été menée sur un groupe de macaques crabiers vivant en captivité au *Laboratoire de primatologie comportementale* de l'Université de Montréal. Ce groupe était composé de deux mâles adultes, de 14 femelles adultes ainsi que de deux femelles adolescentes. Pour déterminer les « relations préférentielles » et les « relations amicales », nous avons utilisé le toilettage ainsi que des données de proximité. Ces résultats révèlent que le mâle alpha entretenait des relations préférentielles avec trois femelles et le mâle beta avec cinq femelles. Les femelles en relation préférentielle avec le mâle alpha subissaient moins d'agression de la part de tous les membres du groupe, y compris du mâle en question. Quant au mâle beta, il obtenait un avantage d'ordre sexuel avec les femelles avec qui il entretenait une relation préférentielle. Nous avons aussi remarqué un intérêt marqué de la part des deux mâles pour les femelles dominantes. Nos résultats suggèrent que les bénéfices associés aux relations préférentielles sont multiples, variables et circonstanciels des besoins de chacun des partenaires de la relation préférentielle.

Mots clés : primates, macaques, *Macaca fascicularis*, relation préférentielle, mâles adultes, dominance.

ABSTRACT

Anoestrus females, particularly in baboons, often maintain close associations with particular males notwithstanding the reproductive period. These associations have also been observed in other species including rhesus and Japanese macaques, some lemurs and even chimpanzees. This topic has never been the subject of research on the long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). The primary aim of this project was to determine whether “special relationships” or “friendships” exist between male and female long-tailed macaques. Our secondary aim was to investigate the benefits associated with these relationships. The study was conducted on a captive group in the *Laboratoire de primatologie comportementale* of the Université de Montréal. The study group contained two adult males, 14 adult females and two sub-adult females. We determined the quality of the male-female relationships using grooming and proximity data. It appears that the alpha male had special relationships with three females, while the beta male had special relationships with five females. The females who had such relationships with the alpha male received less aggression from him and from the rest of the group. For his part, the beta male benefited from a greater sexual access to his female partners. We also noticed that both males had a marked interest for dominant females. Our results suggest that the benefits associated with a special relationship are multiple and variable depending on the needs of each partners of the relationship.

Key words: primates, macaques, *Macaca fascicularis*, special relationship, adult males, dominance

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
REMERCIEMENTS	x
INTRODUCTION	1
Hypothèses sur les bénéfices pour la femelle.....	3
Hypothèses sur les bénéfices pour le mâle.....	4
Bénéfices mâles en fonctions de leur caractéristiques.....	6
MÉTHODOLOGIE	9
Sujets d'étude et environnement	9
Méthodes d'observation	11
Analyse des données.....	11
<i>Détermination de la période ovulatoire</i>	11
<i>Détermination de relations préférentielles et des relations amicales</i>	13
<i>Évaluation des avantages dérivés des relations préférentielles et amicales</i>	15
Rang de dominance des individus à l'étude.....	16
Statistiques.....	16
RÉSULTATS	18
Détermination des périodes de réceptivité sexuelle	18
Détermination de relations préférentielles et amicales	19
Identification des relations préférentielles et amicales.....	23
Évaluation des avantages conférés par des relations préférentielles et amicales	25
<i>Bénéfice femelle : diminution de l'agression mâle</i>	25

<i>Bénéfice mâle : augmentation de l'accès sexuel</i>	28
<i>Un autre bénéfice possible</i>	30
Synthèse	30
DISCUSSION	32
Relations préférentielles chez les macaques crabiers.....	32
Les bénéfices associés à la formation de relations préférentielles.....	33
<i>Première hypothèse : diminution de l'agression envers les femelles</i>	33
<i>Deuxième hypothèse : augmentation des avantages sexuels pour les mâles</i>	35
<i>Troisième hypothèse : acquisition ou maintien d'un statut social</i>	36
<i>Quatrième hypothèse : évitement de l'infanticide</i>	37
Synthèse.....	37
RÉFÉRENCES	40

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Matrice de dominance construite à partir des actes de soumission récoltés entre individus. Les individus sont présentés en ordre décroissant de dominance sur l'axe des x et des y.

Tableau II : Relations préférentielles et amicales du mâle α .

Tableau III : Relations préférentielles et amicales du mâles β .

Tableau IV : Synthèse des relations préférentielles entre mâles et femelles.

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Composition et structure généalogique du groupe de macaques crabiers étudié au laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal suivant l'âge et le sexe.
- Figure 2** : Plan du laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.
- Figure 3** : Taux quotidien moyen de présentations dirigées par les femelles pendant les périodes ovulatoires et non-ovulatoires du cycle menstruel. Seules les femelles pour qui une période ovulatoire a été identifiée sont présentées.
- Figure 4** : Mesure de l'intérêt du mâle pour chaque femelle présentée en ordre hiérarchique : Proportion de toilettage émis par le mâle envers chaque femelle par rapport au total de toilettage émis par celui-ci envers tous les individus du groupe.
- Figure 5** : Mesure de l'intérêt de chaque femelle présentée en ordre hiérarchique, pour chacun des deux mâles : Proportion de toilettage émis par la femelle envers chaque mâle par rapport au total de toilettage émis par celle-ci envers tous les individus du groupe.
- Figure 6** : Mesure de la contribution de la femelle présentée en ordre hiérarchique : Proportion du toilettage émis par chaque femelle envers le mâle par rapport au total du toilettage reçu par le mâle.
- Figure 7** : Mesure de la contribution du mâle : Proportion du toilettage émis par chaque mâle envers les femelles présentée en ordre hiérarchique, par rapport au total du toilettage reçu par chacune.
- Figure 8** : Proportion de temps passé en proximité par un mâle avec chaque femelle du groupe présentée en ordre hiérarchique, par rapport au temps total de proximité du mâle avec les femelles.
- Figure 9** : Indices de Hinde pour chacune des dyades mâle-femelle. Les données positives indiquent une responsabilité de la femelle dans le maintien de la proximité avec le mâle. Les données négatives indiquent une responsabilité du mâle dans le maintien de la proximité avec la femelle.

Figure 10 : Taux moyen (a) et intensité moyenne (b) de l'agression dirigée par le mâle α aux trois catégories de femelles.

Figure 11 : Nombre d'agressions reçues par les femelles de la part des autres membres du groupe selon les catégories de femelles du mâles α (a) et du mâles β (b).

Figure 12 : Taux moyen (a) et intensité moyenne (b) de l'agression dirigée par le mâle β aux trois catégories de femelles.

Figure 13 : (a)Taux moyen de présentations sexuelles des femelles envers le mâle α (b) et taux moyen de copulations selon les trois catégories de femelles.

Figure 14 : (a)Taux moyen de présentations sexuelles des femelles envers le mâle β (b) et taux moyen de copulations selon les trois catégories de femelles.

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier tout particulièrement :

Bernard Chapais : pour ta patience sans limite, pour tout ce que j'ai appris sous ta supervision;

Constance Dubuc et Annie Bissonnette : pour l'aide inestimable que vous m'avez donnée, je ne vous remercierai jamais assez. Votre amitié est très précieuse pour moi. Chacune à votre tour vous m'avez aidée, inspirée et stimulée;

Carole Gauthier : pour le soutien lors de la collecte, pour nos discussions, pour tout ce que tu m'as appris sur le comportement social des macaques, et simplement pour ton amitié;

Jean Prud'homme : pour ton écoute lors de moments difficiles, pour m'avoir transmis ta passion pour la primatologie dès mon premier cours;

Ma mère Carole : pour ton soutien constant, ta patience et tes encouragements, je t'aime beaucoup;

Mes amis : Christian, Michelle, Karine, Michel et Pascal, pour votre support constant et votre capacité à me changer les idées. Je vous aime tous beaucoup;

J'aimerais aussi remercier : Karyne, Sabrina, Louis-Bruno, Julie, Camille, Marie-Christine et Claude, pour les discussions constructives, l'expérience partagée et surtout les moments de détente à la Brunante. Je ne peux oublier les singes du Laboratoire de Primatologie de l'Université de Montréal, j'ai passé des moments très difficiles en leur compagnie, leur présence m'a fait énormément de bien;

Et finalement je voudrais remercier mon père Réal pour m'avoir encouragée à toujours aller plus loin, peu importe où il est présentement, je suis sûre qu'il est fier de moi.

INTRODUCTION

Chez la majorité des espèces de primates polygynes, les relations affiliatives entre mâles et femelles ne sont manifestes que lors de l'œstrus, période autour de l'ovulation au cours de laquelle les femelles sont fertiles. Les copulations exécutées pendant la période ovulatoire des femelles ont plus de chance d'entraîner une fertilisation (van Noordwijk, 1985), ce qui explique l'existence d'un pic d'activités sexuelles femelles et un pic d'intérêt mâle autour du moment attendu de l'ovulation. (Enomoto *et al.*, 1979; Zumpe et Michaël, 1983; 1996). Toutefois, chez certaines espèces de primates, mâles et femelles peuvent entretenir des relations stables en dehors des périodes de reproduction (Takahata, 1982; Chapais, 1986; Smuts, 1985). Comme pour les autres types de relations affiliatives intra-groupe, ces liens sont caractérisés par des taux de toilettage et de proximité élevés.

Ce phénomène a principalement été observé chez les singes de l'Ancien monde (babouin olive, *Papio cynocephalus anubis* : Smuts, 1985 ; macaque rhésus, *Macaca mulatta* : Chapais, 1986, Hill, 1990, Manson, 1994 ; macaque japonais, *M. fuscata* : Takahata, 1982) ainsi que chez certaines espèces de lémuriers (Maki, *Lemur Catta* : Gould, 1996 ; lémur à front roux, *Eulemur fulvus rufus* : Pereira & McGlynn, 1997, Overdorff, 1998). Par ailleurs, certaines études laissent à penser qu'un phénomène semblable existe chez des singes du Nouveau monde (capucin, *Cebus capucinus* : Perry, 1998 et capucin brun, *C. olivaceus* : O'Brien, 1991 ; singe araignée laineux, *Brachyteles arachnoides* : Strier, 1997, 1999), de même que chez des grands singes (chimpanzés, *Pan troglodytes* : Gagneux & *al.*, 1999, Matsumoto-Oda, 2002 ; gorille des montagnes, *Gorilla gorilla beringei* : Watts, 1992). Étant donné que ces espèces ont des structures sociales très différentes, nous nous concentrerons ici sur la famille des cercopithèques qui comprend entre autres espèces les macaques et les babouins. Les macaques et les babouins sont des espèces organisées en groupes multimâles

multifemelles et à philopatrie femelle, (c'est-à-dire à résidence femelle et à migration mâle). Autrement dit, les femelles demeurent toute leur vie dans leur groupe de naissance tandis que les mâles le quittent à la puberté pour rejoindre une autre troupe.

Le but de cette étude est de comprendre quels sont les bénéfices associés à la formation de relations affiliatives prolongées entre mâles et femelles. À cette fin, nous comparerons les relations préférentielles des deux mâles adultes et des 16 femelles sexuellement matures d'un groupe de macaques crabiers (*M. fascicularis*) en captivité. Le plus vieux des mâles était âgé de 17 ans et résidait dans le groupe depuis huit ans au côté des mêmes femelles; le second mâle âgé de sept ans a été introduit dans le groupe trois mois avant le début de cette étude.

L'absence de consensus quant à la terminologie et à la méthodologie employées pour décrire les relations préférentielles entre mâles et femelles complique les comparaisons intra- et interspécifiques. Ce phénomène a principalement été étudié chez le babouin olive et est connu sous l'appellation « amitié » (Smuts, 1985). En comparaison, peu d'études sur le sujet ont été menées chez les macaques. Dans celles-ci, les auteurs font référence à des « relations non-sexuelles » (Hill, 1990), à des « relations de toilettage persistantes » (Chapais, 1983b) ou encore à des « relations proximales particulières » (Takahata, 1982). D'une étude à l'autre, le taux de toilettage, couplé ou non au degré de proximité (Chapais 1983b, Smuts 1985, Takahata 1982) a été utilisé pour établir l'existence de ce type de lien.

Dans la présente étude, nous utilisons l'expression « relation préférentielle » pour décrire ce phénomène. Contrairement aux études précédentes, nous distinguerons qui du mâle ou de la femelle est responsable du maintien de la relation ainsi que le degré de réciprocité du maintien de la relation à l'intérieur de chaque dyade. Nous limitons l'utilisation de l'expression « relation amicale » aux paires au sein desquelles la responsabilité du maintien est partagée. Nous avons créé cette différenciation puisque nous sommes intéressés à savoir si les bénéfices encourus sont plus importantes lorsque les deux individus de la dyade

investissent dans la relation. Dans le cas contraire les bénéfices seront identiques que ce soit un ou les deux individus qui portent intérêt à la relation.

Différentes hypothèses ont été avancées quant aux types de bénéfices que les mâles et les femelles peuvent retirer de ces relations. Dans ce qui suit nous en faisons le survol séparément pour chaque sexe.

Hypothèses sur les bénéfices pour la femelle

Une première hypothèse voudrait que les femelles profitent de ces relations préférentielles pour jouir de bénéfices habituellement associés à des rangs de dominance supérieurs aux leurs (Dubuc et Chapais, in press). En effet les bénéfices découlant d'un rang de dominance élevé sont très importants pour les femelles. Lorsque la compétition alimentaire directe intragroupe est élevée, une position de dominance supérieure peut affecter positivement le succès alimentaire et donc le succès reproducteur (revue par Range & Noë, 2002) des femelles. Ce modèle prédit la présence de relations de dominance de type despotique (i.e. relations transitives (A>B>C) et agression unidirectionnelle : vanSchaik, 1989; Sterck *et al.*, 1997) et nepotiste (i.e. les femelles apparentées tendent à occuper des rangs adjacents dans la hiérarchie de dominance). En contraste, lorsque la compétition alimentaire directe est de faible intensité, les stratégies individuelles, telles la vitesse et le déploiement dans l'espace, devraient être favorisées (van Schaik, 1989) et les traits sociaux mentionnés ne sont pas attendus (Sterck *et al.*, 1997). Les macaques crabiers font partie de la première catégorie. Suivant ces informations, les femelles pourraient ainsi favoriser leur accès à des ressources alimentaires monopolisables (macaques japonais : Takahata, 1982; macaque rhésus : Chapais, 1986). En effet, la proximité physique du mâle pourrait prévenir le déplacement de la femelle du site alimentaire par une femelle dominante. Les femelles en profiteraient donc de deux manières : elles augmenteraient leurs gains alimentaires et diminueraient les coûts dus à l'agression des autres membres du groupe qui lui sont dominantes.

D'autre part, elles pourraient aussi être protégées contre les attaques des autres membres du groupe (Smuts, 1985, Takahata, 1982, Chapais, 1986, Hill, 1990, Manson, 1994). Chez le babouin olive, Smuts (1985) a observé que les femelles entretenant une relation préférentielle avec un mâle recevaient significativement plus d'aide de ce mâle que des autres mâles du groupe. Chez les macaques, les mâles ont tendance à intervenir en faveur de leurs femelles préférées lors d'interactions agressives (Chapais, 1983; Hill, 1990; Manson, 1994) et ce, indépendamment de l'identité de l'agresseur (Takahata, 1982).

De plus, les rejetons des femelles qui entretiennent une relation préférentielle avec un mâle en retirent également des bénéfices. En effet, les interventions faites par les mâles permettraient d'éviter l'infanticide. Selon Palombit & al. (1997 et 2001) les bénéfices des associations entre mâles et femelles babouin proviennent principalement de la protection des petits contre l'infanticide. Ceci expliquerait pourquoi les femelles recherchent la proximité de mâles.

Par ailleurs, en entretenant des relations préférentielles avec un mâle les femelles pourraient aussi réduire les risques de se faire agresser par ce dernier. Elles auraient donc avantage à former des relations avec des mâles agressifs, indépendamment de leur rang de dominance. Cette hypothèse originale n'a cependant jamais été testée.

En somme, les femelles devraient tenter d'établir des relations avec les mâles dont l'aura de protection maximise leur accès aux ressources alimentaires et/ou leur sécurité et celle de leurs rejetons face aux autres membres du groupe.

Hypothèses sur les bénéfices pour le mâle

Du point de vue du mâle, les relations préférentielles avec les femelles comporteraient deux types d'avantages : reproducteurs et sociaux. Premièrement, le maintien d'une relation préférentielle avec une femelle pourrait constituer une stratégie reproductive, auquel cas ce lien augmenterait les chances du mâle de

copuler avec celle-ci lorsqu'elle recommence son cycle ovulatoire. C'est ce qui a été observé chez les babouins olives (Smuts, 1995) et les macaques rhesus (Hill, 1990). Nous pourrions alors nous attendre à ce que les mâles subordonnés forment davantage de relations préférentielles, ce qui constituerait une stratégie reproductive alternative à la dominance. Toutefois, plusieurs études ont relevé une absence de corrélation entre la formation de ce type de relation et le succès copulatoire subséquent (Chapais, 1986), voire même une corrélation négative entre ces deux variables (Takahata, 1982). Les résultats obtenus par Takahata (1982) suggèrent même que les relations préférentielles entraînent un évitement des copulations. De plus, Manson (1994) a démontré que les relations préférentielles faisaient suite à l'activité sexuelle. Ainsi, les relations préférentielles seraient le résultat et non la cause d'une association reproductive.

Une autre hypothèse suggère que les mâles ont intérêt à nouer des relations préférentielles avec les femelles afin d'obtenir des alliés. Les mâles utiliseraient alors les femelles comme un instrument social pour minimiser les agressions des autres mâles (Smuts, 1985). De plus, chez les macaques japonais, mâles et femelles soutiennent leurs partenaires de relations préférentielles lors d'interactions agonistiques (Takahata, 1982). Cette aide pourrait faciliter l'intégration d'un mâle au sein d'un nouveau groupe, permettre au mâle de maintenir son rang de dominance face à des mâles individuellement plus forts que lui (Chapais, 1986, Takahata, 1982) ou faciliter l'acquisition d'un rang de dominance plus élevé (Takahata, 1982). Dans un cas comme dans l'autre, les mâles auraient alors intérêt à former des relations préférentielles avec des femelles dominantes.

Enfin, les mâles pourraient s'associer aux femelles avec qui ils ont eu des rapports sexuels au cours de la saison de reproduction précédente parce qu'ils ont de bonnes chances d'être le père de leurs rejetons. Si un mâle poursuit une relation préférentielle avec une femelle lors de la saison des naissances, il aura la possibilité de favoriser la survie de son petit. Il s'agirait alors d'une stratégie

parentale. On a d'ailleurs relevé certains cas d'investissement parental de la part d'un mâle envers le bébé de sa partenaire préférentielle chez des babouins olives (Smuts, 1985). Cet investissement se manifestait au niveau du toilettage, du transport et des contacts ventraux. Les mâles peuvent également protéger les petits face aux risques et de prédation.

Bénéfices mâles en fonctions de leur caractéristiques

Un autre aspect de ce travail est la comparaison des relations des deux mâles avec les femelles. Les deux mâles étaient différents à plusieurs égards : leur âge, leur rang de dominance et la durée de leur période de résidence dans le groupe (leur *séniorité*). Or, nous savons que ces variables affectent les relations préférentielles entre mâles et femelles.

En effet, selon Chapais (1986), la valeur d'un mâle en tant que partenaire préférentielle serait directement proportionnelle à son rang de dominance, les femelles ayant tendance à s'associer aux mâles dominants (Chapais, 1983; Hill, 1990; Manson, 1994). Chez les macaques, il semble donc que les mâles dominants forment plus d'associations avec les femelles que ne le font les mâles subordonnés (Takahata, 1982; Chapais, 1983, 1986; Manson, 1994). Ceci s'explique par le fait que plus un mâle occupe un rang de dominance élevé, moins il y a de mâles susceptibles d'agresser la femelle avec laquelle il entretient une relation privilégiée. De plus, comme les mâles n'interviennent jamais en faveur d'individus non-apparentés contre un mâle dominant (Chapais, 1983; Hill, 1990; Manson, 1994), la valeur du mâle en tant que partenaire préférentiel diminue lorsque l'on descend dans la hiérarchie. Par ailleurs, il est rare que le rang de dominance des mâles change soudainement, car il dépend de la séniorité de l'individu (Berard, 1990). Ce qui nous amène à discuter de la séniorité et de son effet sur les relations entre mâles et femelles.

Selon Smuts (1985) les mâles avec une grande séniorité ont plus de partenaires femelles que les mâles qui viennent d'immigrer. Ceci est vrai même si

les nouveaux venus occupent souvent un rang plus élevé dans la hiérarchie. De plus, les femelles plus âgées ont tendance à avoir des relations préférentielles avec des mâles qui sont eux aussi plus âgés. Ainsi, la durée de la résidence dans le groupe et l'âge du mâle sont associés à la formation de relations préférentielles, et ce indépendamment du rang hiérarchique. Aussi peut-on penser que la familiarité joue un rôle important dans la formation de relations préférentielle (Smuts, 1985).

Enfin, selon Broom *et al.* (2004), les mâles âgés et les mâles subordonnés devraient être prêts à investir davantage de temps et d'énergie dans la protection de leurs rejetons contre l'infanticide. En effet, la probabilité que les mâles âgés ou subordonnés se reproduisent à nouveau est faible comparativement aux mâles jeunes et/ou dominants, si bien que la survie de leur progéniture a davantage d'impact sur leur valeur sélective. Ainsi, les relations préférentielles permettraient aux mâles âgés et aux mâles subordonnés de favoriser la survie de leurs rejetons via leur lien avec la mère.

*

Étant donné que le groupe à l'étude est constitué de deux mâles adultes et que ceux-ci diffèrent quant à leur âge, leur rang de dominance et leur séniorité, il nous sera possible de vérifier l'influence de ces variables sur les relations préférentielles. Il est intéressant de noter que toutes les recherches réalisées sur le sujet ont mis l'emphase sur les préférences des femelles. Nous nous pencherons aussi sur les préférences des mâles.

Dans cette étude, nous tenterons d'identifier les bénéfices que les mâles et les femelles retirent de la formation de relations préférentielles. Nous chercherons à savoir qui est plus responsable du maintien de la relation préférentielle et quelles sont les caractéristiques des individus qui la partagent. Ce faisant, nous prenons pour acquis que le fait qu'un individu maintienne une relation avec un autre membre du groupe indique qu'il en retire certains bénéfices. Aussi, les différences observées entre les deux mâles devraient apparaître au niveau de la fréquence, de

la forme (i.e. relation préférentielle ou amitié) et/ou des caractéristiques de la partenaire.

Sur la base de ce que nous venons de présenter, nous pouvons faire quelques prédictions. Si le principal bénéfice pour la femelle est la diminution de l'agression reçue, le jeune mâle dominant, nouvellement introduit dans le groupe, devrait être impliqué dans un plus grand nombre de relations préférentielles, et les femelles impliquées devraient être les principales responsables de leur maintien. Par ailleurs, si les relations préférentielles peuvent constituer une stratégie sexuelle alternative à un rang de dominance élevé, le mâle subordonné devrait s'investir davantage que le mâle dominant dans la formation de telles relations. Si toutefois, ces relations confèrent des bénéfices aux mâles en termes d'acquisition ou de maintien d'un statut social au sein du groupe, on s'attend à ce que les deux mâles démontrent autant d'intérêt dans la formation de ce type de relations et qu'ils participent activement à leur maintien. Dans ce cas, le choix des mâles porterait sur les femelles dominantes. Malheureusement, cette étude ne nous permettra pas de vérifier l'existence d'investissement parental de la part du mâle, car aucun nouveau-né n'était présent dans le groupe au début de l'étude.

MÉTHODOLOGIE

Sujets d'étude et environnement

La présente étude a été menée sur un groupe de macaques crabiers vivant en captivité au laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Ce groupe a été formé en 1996 et provient de la colonie de reproduction de la Division des ressources animales de Santé Canada. Trois mois avant le début des observations, un nouveau mâle adulte a été introduit dans le groupe. Au moment de l'étude, le groupe comptait 24 individus. Il était composé de deux mâles adultes, 14 femelles adultes (>4 ans), deux femelles adolescentes (3 ans) et six jeunes (1-2 ans) et comprenait 5 petits matrilignages incluant une mère et sa (ses) fille(s). Le degré d'apparement maternel était connu pour tous les animaux (Figure 1). Les 18 individus adultes et adolescentes ont été retenus comme sujets d'étude.

Le laboratoire de primatologie est constitué de six pièces intérieures et de deux enclos extérieurs (Figure 2). Lors de la collecte de données, les animaux avaient librement accès à deux pièces intérieures (P1 et P2) et aux enclos extérieurs (E1 et E2). Par mauvais temps, les enclos extérieurs étaient fermés. Les pièces intérieures et les enclos sont munis de planches et de cordages permettant aux singes de se mouvoir dans un espace tridimensionnel. Le sol des pièces intérieures était recouvert de copeaux de bois. Chaque jour, on y distribuait des biscuits pour singes, des graines variées, des fruits ainsi que des légumes frais. L'eau était disponible en tout temps.

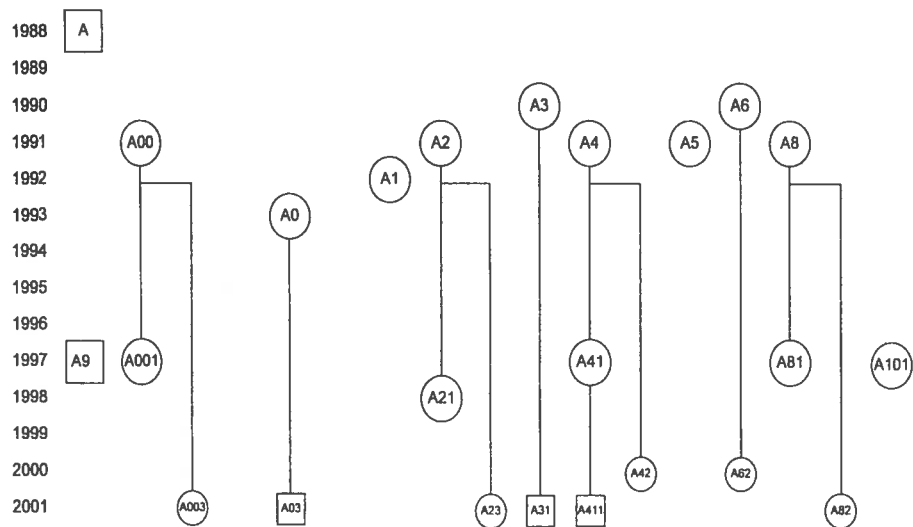


Figure 1 : Composition et structure généalogique du groupe de macaques crabiers étudié au laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal suivant l'âge et le sexe. □ : Mâles; ○ : Femelles.

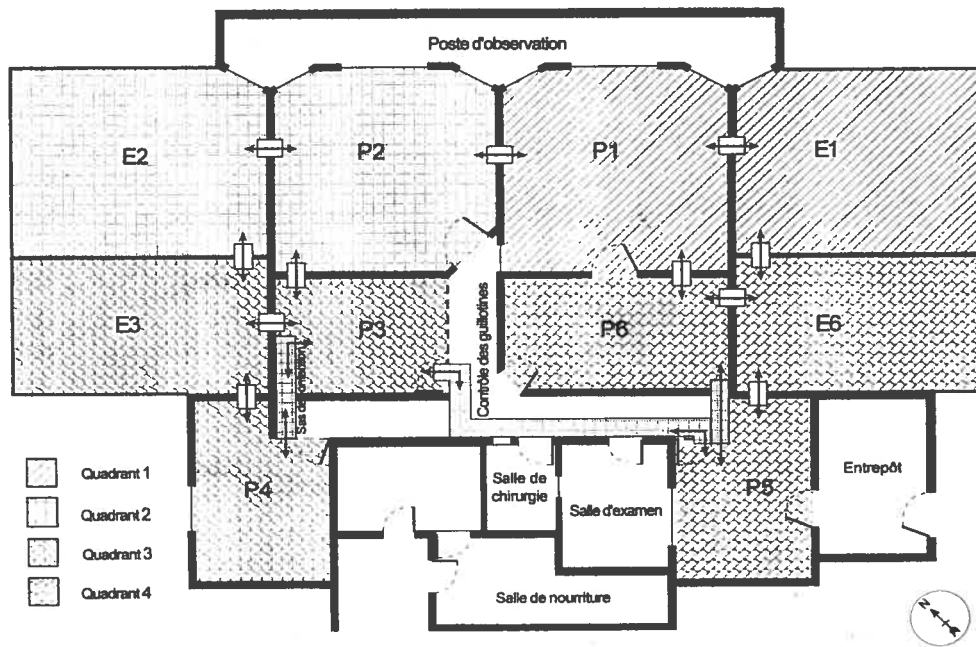


Figure 2 : Plan du laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal.

Méthodes d'observation

La collecte de données s'est échelonnée sur une période de deux mois, i.e. du 4 juillet au 27 août 2004, avec une pause du 15 au 21 juillet inclusivement. Les observations ont été faites à raison de quatre heures par jour, six jours par semaine, pour un total de 168 heures.

Trois méthodes d'échantillonnage du comportement ont été utilisées. Premièrement, les comportements affiliatifs (i.e. les approches, les éloignements et les interventions dans les conflits), les comportements sexuels et les comportements agonistiques impliquant les individus à l'étude, ont été récoltés à l'aide de la méthode d'échantillonnage centré sur le sujet (Altmann, 1974). Chaque femelle a été observée quotidiennement 10 minutes et les mâles deux fois 20 minutes. Deuxièmement, l'identité des partenaires de toilettage des individus à l'étude et celle des animaux en proximité des deux mâles étaient notés aux 10 minutes par la méthode d'échantillonnage instantané (Altmann, 1974). Troisièmement, toutes les interactions agonistiques n'impliquant pas le sujet focal ont été relevées *ad libitum* pour aider à l'élaboration de la hiérarchie de dominance.

Analyse des données

Détermination de la période ovulatoire

Afin d'établir la présence de relations préférentielles entre mâles et femelles, il était important d'exclure la période ovulatoire des femelles car celle-ci est caractérisée par une augmentation d'activité sexuelle chez les macaques (Enomoto *et al.*, 1979; Zumpe & Michael 1983) et parce que les mâles ont tendance à passer plus de temps près des femelles en œstrus que des autres femelles (Smuts, 1985).

Contrairement à plusieurs espèces de macaques (e.g. *Macaca sylvanus*, Paul & Kuester, 1996), le macaque crabier n'émet aucun signal visuel clair de la période ovulatoire (van Noordwijk, 1985). Des critères comportementaux ont donc été utilisés pour délimiter cette période du cycle menstruel. Il a été démontré que l'ovulation chez les macaques se produit durant une période de quatre jours suivie d'une baisse abrupte de l'attrait sexuel des femelles pour les mâles (Gordon, 1981). Le moment défini comme l'« attractivness breakdown » (Chapais, 1983b) ou la rupture d'attrait est caractérisé par une diminution subite de l'intérêt mâle envers les femelles (Chapais, 1983b) et par une diminution de comportements d'invitation sexuelle femelle (Zumpe & Michaël, 1983).

Les copulations des mâles ont servi de base pour l'identification des périodes ovulatoires des femelles à l'étude. L'un des deux mâles éjaculait peu et comme nous voulions utiliser les mêmes critères pour les deux mâles, nous avons regroupé les montes et les éjaculations dans la même catégorie, i.e. les copulations. Une période ovulatoire devait compter au moins deux comportements sexuels mâles, incluant une copulation (voir définition ci-dessous). Lorsque nous observions une diminution abrupte de l'intérêt sexuel mâle en remontant quatre jours en arrière nous pouvions ainsi déterminer la période ovulatoire. L'augmentation de la proceptivité femelle ainsi que la présence d'écoulements sanguins (i.e. menstruations) entre ces périodes ont aussi été utilisés pour confirmer les périodes identifiées à l'aide de notre critère.

Les comportements sexuels considérés dans cette étude sont les suivants :

Monte : Le mâle monte sur les pattes arrières de la femelle avec pénétration et poussées pelviennes.

Tentative de monte : Le mâle tente de monter mais ne peut pas pénétrer la femelle ou effectuer des poussées pelviennes.

Éjaculation : Le mâle monte et éjacule à l'intérieur du vagin de la femelle, ceci est visible par une grimace sexuelle suivie par des tremblements du mâle ou encore par observation de sperme (comme mentionné précédemment, les éjaculations n'ont pas été traitées indépendamment).

Présentation : La femelle adopte une posture réceptive. Pour qu'une invitation soit considérée comme sexuelle, elle doit être exécutée de façon spontanée et peut être suivie d'un autre comportement sexuel ou non (Michaël & Zumpe, 1988).

Détermination de relations préférentielles et des relations amicales

Pour déterminer la présence de relations préférentielles et amicales, nous avons utilisé les données de toilettage et celles de proximité. Le toilettage est un moment de relaxation pour les deux partenaires. Le toiletteur sépare les poils et retire des saletés et des ectoparasites tandis que le toiletté adopte une position qui semble très relaxe (couché, les yeux fermés par exemple) (Smuts, 1985). De plus, le toilettage est au cœur des relations affiliative, le toilettage chez les primates non-humains est un des mécanismes importants pour établir et entretenir des relations sociales affiliatives (Seyfarth, 1984; Palombit *et al.*, 1997). Nous avons donc utilisé des échantillons instantanés de toilettage faits aux 10 minutes afin de déterminer le pourcentage d'événements de toilettage entre mâles et femelles.

La proximité n'indique pas seulement les affinités entre deux individus, mais elle augmente aussi la probabilité d'interactions sociales additionnelles entre eux (Palombit *et al.*, 1997). Pour obtenir le pourcentage de fréquences où le mâle est à un bras de distance de chaque femelle, nous avons utilisé des échantillons instantanés de proximité faits aux 10 minutes sur les mâles seulement.

Nous avons aussi vérifié la responsabilité de proximité à l'aide de l'indice de Hinde. Cet indice permet de déterminer la part de responsabilité de chacun des membres d'une dyade dans le maintien de la proximité. L'indice se calcule entre

une dyade d'individus, x et y par exemple. Le pourcentage d'éloignement dû à x est soustrait du pourcentage de toutes les approches dues à x . Une approche est observée lorsqu'un individu se dirige vers un autre individu et s'arrête à moins d'un mètre de distance. L'éloignement, quant à lui s'observe lorsqu'un individu quitte la proximité d'un autre. Lorsque l'indice est positif cela signifie que x est responsable de cette proximité. Par contre si l'indice est négatif, ceci indique une responsabilité de proximité due à y (Hinde & Atkinson, 1970; Smuts, 1985). L'indice de Hinde a été calculé pour les dyades mâle-femelle pour lesquelles au moins cinq approches-éloignements ont été observés.

Afin de déterminer s'il y a présence de relations préférentielles entre mâles et femelles à l'aide de ces données, nous avons utilisé deux mesures : l'intérêt et la contribution. La mesure de l'intérêt nous donne l'importance relative de la relation du point de vue du donneur. C'est le temps qu'un individu choisit d'investir dans la relation avec l'autre animal, donc l'intérêt de cet individu pour la relation. La mesure de la contribution indique l'importance relative de la relation du point de vue de l'autre animal. C'est la contribution d'un individu au temps que l'autre individu ne passe pas seul. Nous parlons d'une *relation préférentielle* entre un mâle et une femelle si au moins un des deux individus démontre de l'intérêt pour la relation plus que les autres individus du groupe et qu'au moins un des deux individus contribue à la relation plus que les autres individus du groupe. L'intérêt et la contribution peuvent provenir du même individu ou des deux. Nous avons aussi utilisé la proximité pour identifier les amitiés. Lorsque la relation est bilatérale, c'est à dire lorsque l'intérêt et la contribution sont plutôt bilatéraux, que le taux de proximité est élevé, et que l'indice de Hinde se situe autour de 0 (+/- 5), nous décrivons cette relation comme une *relation amicale*.

Évaluation des avantages dérivés des relations préférentielles et amicales

Pour évaluer les avantages découlant des relations préférentielles et amicales, nous avons utilisé toutes les journées d'observation, incluant donc la période ovulatoire afin de savoir si les mâles en relations préférentielles et amicales agissent différemment avec les femelles avec qui ils ont cette relation tout au long du cycle.

Le premier avantage évalué concerne l'agression, est-ce que le mâle dirige moins d'agressions envers la femelle quand a une relation préférentielle, ou une amitié, avec celle-ci. La coercition fut mesurée par les comportements agressifs que le mâle dirige aux femelles, excluant les interventions. Les comportements agressifs furent catégorisés selon cinq degrés d'intensité croissante :

Degré 1 - menace visuelle sans déplacement physique de l'agresseur;

Degré 2 - agression sans contact, avec déplacement de l'agresseur vers l'agressé;

Degré 3 - poursuite;

Degré 4 - agression avec contact, excluant la morsure;

Degré 5 - morsure.

Lors d'une séquence agonistique complexe, seul le degré d'intensité de l'agression le plus élevé était retenu. Le deuxième aspect que nous avons évalué concerne les avantages sexuels.

Nous avons analysé ces données comme suit :

Le taux moyen d'agressions : Fréquence totale des agressions du mâle envers une femelle divisé par la fréquence totale des échantillons instantanés de proximité pour cette dyade.

Indice moyen d'intensité de l'agression : Somme des degrés d'intensité des agressions du mâle envers une femelle divisé par le nombre d'agressions observées pour cette dyade.

Le taux de présentation : Nombre de présentations sexuelles par la femelle divisé par la fréquence totale des échantillons instantanés de proximité pour cette dyade.

Le taux de copulation : Nombre de copulations divisé par la fréquence totale des échantillons instantanés de proximité pour cette dyade.

Rang de dominance des individus à l'étude

Un rang de dominance a été attribué à chacun des individus adultes sur la base de la direction des signaux dyadiques de soumission récoltés (total d'actes soumissifs : 2768). Lors de la période d'observation, il y a eu un renversement entre deux femelles (deux femelles de rangs adjacents), puisque ce renversement ne cause pas de problème dans le groupe l'ordre à été déterminé selon la femelle qui a dominée pour la plus longue période. Une matrice de dominance pour l'ensemble des femelles du groupe est présentée au tableau I. 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, A41-A4, A42-A4, A81-A8; voir Chapais & Gauthier (2004) pour une explication de la hiérarchie de dominance partiellement matrilineaire observée chez ce groupe).

Statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du programme « SPSS 11.0 » (SPSS inc.). Les données relatives aux périodes ovulatoires ont été analysées à l'aide du test non paramétrique de Wilcoxon pour échantillons appariés puisque

nous testions la même femelle sous deux conditions différentes. Les analyses portant sur les avantages des relations préférentielles ont été faites à l'aide du test non paramétrique U de Mann-Whitney pour échantillons indépendants puisque les deux mâles n'ont pas de relations préférentielles ou de relations amicales avec les mêmes femelles. Tous les tests statistiques sont bilatéraux et le seuil d'acceptation a été arbitrairement fixé à 0,05.

Tableau I : Matrice de dominance construite à partir des actes de soumission récoltés entre individus. Les individus sont présentés en ordre décroissant de dominance sur l'axe des x et des y.

	A9	A	A3	A62	A6	A42	A21	A81	A2	A41	A4	A8	A1	A5	A00	A0	A001	A101	TOT
A9	X	202	14	80	12	39	128	108	5	58	19	42	38	29	27	35	50	57	943
A		X	0	15	7	25	11	41	3	8	3	32	45	12	0	21	8	19	250
A3			X	36	13	15	12	10	10	9	19	22	13	15	11	18	14	10	227
A62				X	11	50	16	21	10	9	15	10	4	9	13	9	8	16	201
A6					X	13	21	23	16	12	12	27	5	6	9	25	9	23	201
A42						X	10	7	10	4	9	7	0	8	8	6	7	4	80
A21							X	8	11	9	5	13	7	1	12	18	9	6	99
A81								X	23	28	12	31	10	8	16	19	18	45	210
A2									X	6	5	18	0	11	5	35	9	9	99
A41										X	7	20	10	10	5	22	14	21	110
A4											X	2	0	5	2	8	6	8	31
A8												X	12	9	9	19	10	44	103
A1													X	12	4	19	11	16	66
A5														X	3	10	7	14	34
A00															X	11	1	21	33
A0																X	34	27	61
A001																	X	20	20
A101																		X	0
TOT	0	202	14	131	43	142	198	219	89	143	110	224	144	135	124	275	215	360	2768

RÉSULTATS

Détermination des périodes de réceptivité sexuelle

Nous avons identifié 11 périodes ovulatoires chez neuf des 16 femelles du groupe (voir les critères d'identification dans la section Matériel et Méthodes). Durant ces périodes ovulatoires, les femelles montraient un taux de présentations sexuelles plus élevé qu'en dehors de ces périodes (test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, $n = 9$, $z = -2,668$, $P = 0,01$; figure 3). Les journées correspondant aux périodes ovulatoires ont donc été retirées, puisque nous voulons analyser les interactions mâle-femelle en dehors de ces périodes afin de s'assurer que la relation préférentielle n'est pas biaisée par le facteur confondant de l'attrait sexuel.

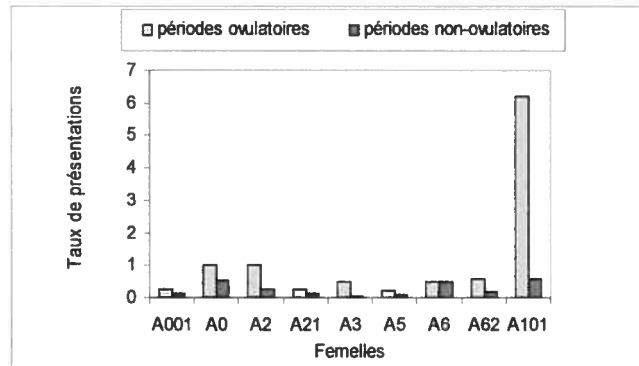


Figure 3 : Taux quotidien moyen de présentations dirigées par les femelles pendant les périodes ovulatoires et non-ovulatoires du cycle menstruel. Seules les femelles pour qui une période ovulatoire a été identifiée sont présentées.

Nous n'avons pas été en mesure d'identifier de périodes ovulatoires pour sept femelles. Parmi ces femelles, cinq n'ont montré aucun signe pouvant révéler la présence d'une période ovulatoire. Les journées d'observation de ces dernières ont donc été utilisées intégralement. Par ailleurs, deux femelles (A8 et A81) ont présenté des niveaux d'activité sexuelle élevés tout au long de l'étude, rendant

impossible l'identification d'une période ovulatoire. Conséquemment, ces deux femelles ont été retirées de l'échantillon. Finalement, il est important de noter que six femelles étaient gravides (A0, A00, A2, A3, A5 et A6) mais émettaient des comportements sexuels. Elles ont donc été incluses dans l'échantillon par souci de conformité.

Détermination de relations préférentielles et amicales

Une relation préférentielle est définie par un investissement affiliatif hors de la période d'œstrus entre un mâle et une femelle. Cet investissement peut donc être révélé par l'analyse du toilettage de la proximité et par l'indice de Hinde.

Afin de déterminer la présence de relations préférentielles entre mâles et femelles, nous avons créé deux mesures : l'*intérêt* et la *contribution*. L'intérêt est calculé par le temps qu'un individu choisit d'investir dans un autre. Il indique donc l'importance relative de la relation pour le donneur. Pour mesurer l'intérêt d'un mâle envers une femelle donnée nous avons utilisé la proportion de toilettage donné par le mâle à cette dernière sur le toilettage total donné par le mâle aux femelles (figure 4). Nous avons fait un calcul similaire, pour déterminer l'intérêt de la femelle envers un mâle particulier (figure 5).

Un membre de la dyade mâle-femelle est considéré comme ayant de l'intérêt pour la relation si la mesure obtenue se situe au-dessus de la moyenne. L'intérêt peut donc être unilatéral (de la part du mâle, ou de la part de la femelle) ou bilatéral. Le mâle α aurait un intérêt pour les femelles A3 et A41, tandis que le mâle β aurait un intérêt pour trois femelles soit : A3, A62 et A0. Pour ce qui est de l'intérêt des femelles, A3, A6, A41 et A0 sont intéressés au mâle α , tandis que A62, A2, A0 et A101 porte un intérêt au mâle β .

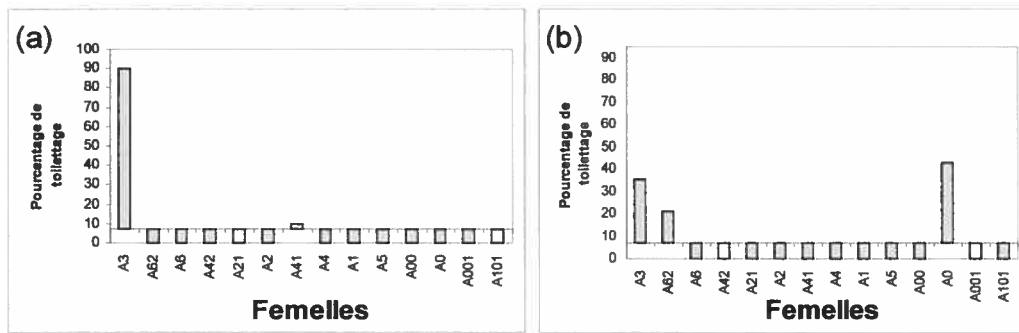


Figure 4 : Mesure de l'intérêt du mâle pour chaque femelle présentée en ordre hiérarchique : Proportion de toilettage émis par le mâle envers chaque femelle par rapport au total de toilettage émis par celui-ci envers tous les individus du groupe. Les données sont réparties de part et d'autre de la moyenne (mâle α et mâle β $\bar{x} = 7.14$) (a) mâle α , (b) mâle β .

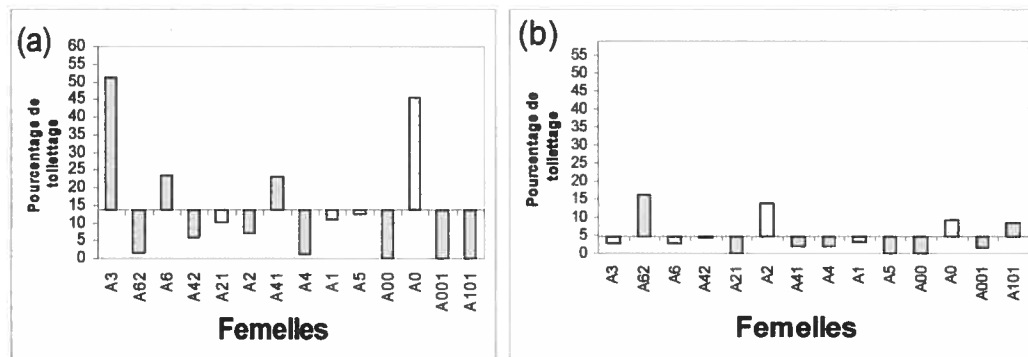


Figure 5 : Mesure de l'intérêt de chaque femelle présentée en ordre hiérarchique, pour chacun des deux mâles : Proportion de toilettage émis par la femelle envers chaque mâle par rapport au total de toilettage émis par celle-ci envers tous les individus du groupe. Les données sont réparties de part et d'autre de la moyenne (mâle α : $\bar{x} = 13,79$, mâle β : $\bar{x} = 4,7$). (a) mâle α , (b) mâle β .

La contribution indique l'importance relative de la relation du point de vue du receveur du toilettage, soit la part de toilettage émis par un individu sur le total de toilettage que l'autre individu reçoit. Nous avons utilisé comme mesure de la contribution femelle envers un mâle la proportion que représente le toilettage émis par chaque femelle par rapport au total du toilettage reçu par les mâles (Figure 6). Et pour déterminer la contribution du mâle envers chaque femelle nous avons

calculé la proportion de toilettage que chaque femelle reçoit du mâle par rapport au total de toilettage que la femelle reçoit de tout les individus du groupe (figure 7). Un membre de la dyade mâle-femelle contribue à la relation si sa mesure se situe au-dessus de la moyenne. La contribution peut donc, elle aussi être unilatérale (de la part du mâle, ou de la part de la femelle) ou bilatérale. Pour ce qui est de la quantité de toilettage que le mâle α reçoit, A3, A6 et A41 contribuent à ceci. Tandis que ce même mâle ne contribue qu'au toilettage d'A3 et A41. Le mâle β , de son coté contribue au toilettage que reçoit A62 et A0. Pour ce qui est des femelles, A62, A2 et A101 contribuent au toilettage total que reçoit le mâle β .

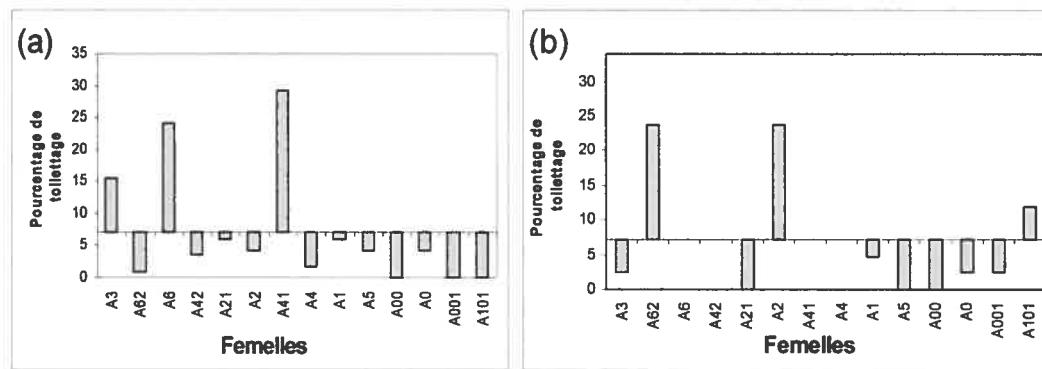


Figure 6 : Mesure de la contribution de la femelle présentée en ordre hiérarchique : Proportion du toilettage émis par chaque femelle envers le mâle par rapport au total du toilettage reçu par le mâle. Les données sont réparties de part et d'autre de la moyenne (mâle α et β : $\bar{x} = 7,14$). (a) mâle α , (b) mâle β .

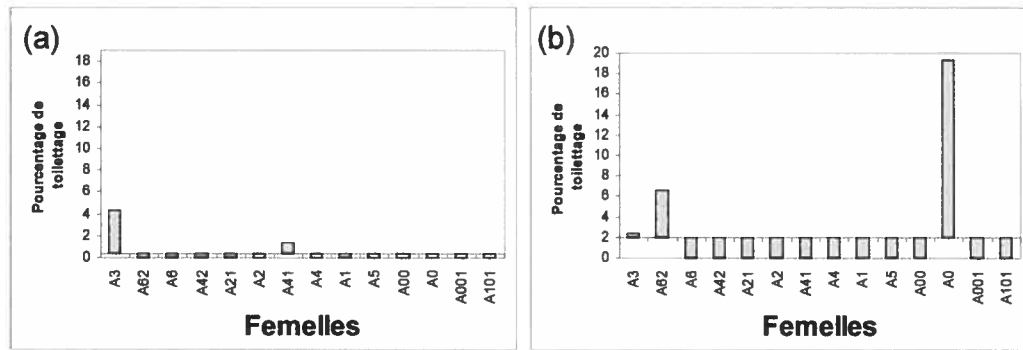


Figure 7 : Mesure de la contribution du mâle : Proportion du toilettage émis par chaque mâle envers les femelles présentée en ordre hiérarchique, par rapport au total du toilettage reçu par chacune. Les données sont réparties de part et d'autre de la moyenne (mâle α : $\bar{x} = 0,4$, mâle β : $\bar{x} = 2,02$) (a)mâle α , (b) mâle β .

Afin de raffiner l'évaluation des relations nous avons mesuré la proximité relative de chacun des deux mâles avec chaque femelle en calculant la proportion de temps qu'un mâle passe en proximité d'une femelle en particulier par rapport au temps total qu'il passe en proximité de toutes les autres femelles (figure 8). Nous remarquons ici que le mâle α passe beaucoup de temps en proximité d'A3, A6 et A41. Pour sa part, le mâle β a été souvent observé en proximité d'A62, A2 et A0, mais aussi de façon moins intense avec A3 et A4.

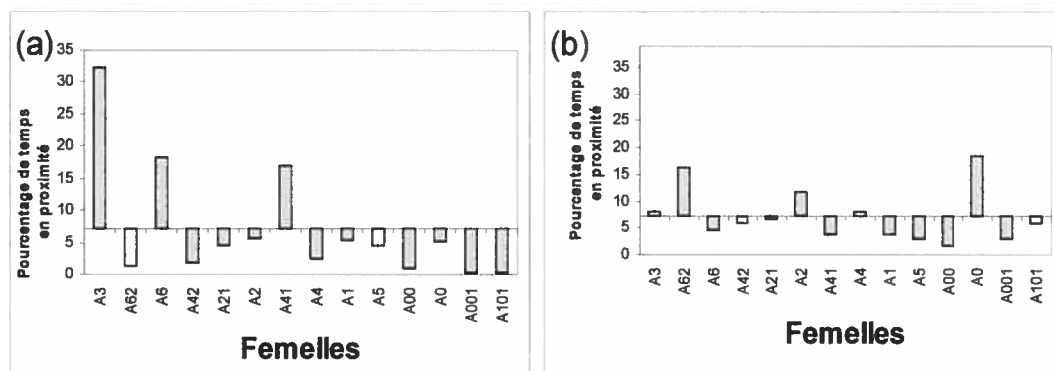


Figure 8 : Proportion de temps passé en proximité par un mâle avec chaque femelle du groupe présentée en ordre hiérarchique, par rapport au temps total de proximité du mâle avec les femelles. Les données sont réparties de part et d'autre de la moyenne (mâle α et mâle β : $\bar{x} = 7,14$). (a) mâle α , (b) mâle β .

Nous avons aussi mesuré l'indice de Hinde pour chaque dyade (figure 9). Cet indice nous permet de déterminer la responsabilité respective de deux individus dans le maintien de la proximité. Nous n'avons pas tenu compte des dyades, pour lesquelles il y avait moins de cinq approches et éloignements, c'est pourquoi certaines femelles ne sont pas présentes dans la figure 9. Il est possible d'observer que le mâle β est plus souvent responsable que le mâle α de la proximité avec les femelles. Nous pouvons aussi remarquer que les deux mâles sont responsable de leurs proximité avec la femelle dominante A3.

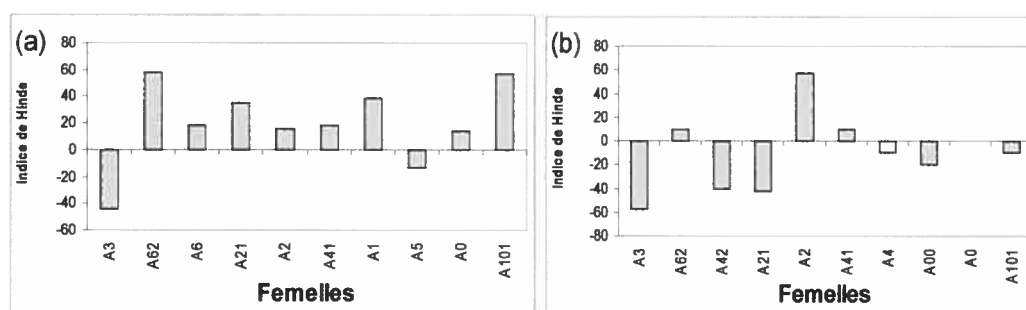


Figure 9 : Indices de Hinde pour chacune des dyades mâle-femelle. Les données positives indiquent une responsabilité de la femelle dans le maintien de la proximité avec le mâle. Les données négatives indiquent une responsabilité du mâle dans le maintien de la proximité avec la femelle. (a) mâle α , (b) mâle β .

Identification des relations préférentielles et amicales

Nous parlons d'une *relation préférentielle* entre un mâle et une femelle si au moins un des deux individus démontre de l'intérêt et contribue à la relation : donc l'intérêt et la contribution peuvent provenir du même individu ou des deux. Nous avons également utilisé la proximité pour identifier les femelles avec lesquelles les mâles passent plus de temps. Lorsque la relation est bilatérale, c'est à dire lorsque les deux individus sont plus ou moins responsables de l'intérêt et de la contribution, et le taux de proximité élevé, nous parlons de *relation amicale*. Les résultats pour les deux mâles, α et β , sont présentés aux tableaux I et II. La

distinction entre relation préférentielle et amitié se situe principalement au niveau de la bilatéralité de l'intérêt et de la contribution.

Les résultats révèlent que le mâle α a des relations préférentielles avec trois femelles (A3, A6 et A41), et des relations amicales avec deux (A3 et A41) (voir tableau I). Le mâle β a des relations préférentielles avec cinq femelles soit : A3, A62, A2, A0 et A101 (voir tableau II). Parmi celles-ci, A62 et A0 ont une relation amicale avec ce mâle.

Tableau II : Relations préférentielles et amicales du mâle α .

Femelles	Membre de la dyade qui porte intérêt à la relation	Membre de la dyade qui contribue à la relation	Proximité	Type de relation et responsabilité
A3	Mâle et femelle	Mâle et femelle	Élevée	Amitié
A6	Femelle	Femelle	Élevée	Relation préférentielle : femelle
A41	Mâle et femelle	Mâle et femelle	Élevée	Amitié

Tableau III : Relations préférentielles et amicales du mâles β .

Femelles	Membre de la dyade qui porte intérêt à la relation	Membre de la dyade qui contribue à la relation	Proximité	Type de relation et responsabilité
A3	Mâle	Mâle (faible)	Au dessus de la moyenne	Relation préférentielle : mâle
A62	Mâle et femelle	Mâle et femelle	Élevée	Amitié
A2	Femelle	Femelle	Élevée	Relation préférentielle : femelle
A0	Mâle et femelle	Mâle	Élevée	Amitié
A101	Femelle	Femelle	Sous la moyenne	Relation préférentielle : femelle

Évaluation des avantages conférés par des relations préférentielles et amicales

Le maintien d'une relation préférentielle ou amitié avec un membre de l'autre sexe peut conférer différents avantages à chacun des partenaires. Les données nous permettent d'investiguer la présence de deux types d'avantages : (1) diminution de l'agression dirigée par les mâles envers les femelles privilégiées (bénéfice femelle); (2) augmentation de l'accès sexuel aux femelles privilégiées (bénéfice mâle). Les analyses sont présentées séparément pour chacun des deux mâles.

Bénéfice femelle : diminution de l'agression mâle

Le taux d'agressions dirigées par le mâle α envers ses amies et ses femelles préférées est significativement moins élevé qu'envers les autres femelles du groupe (test de Mann-whitney : femelles préférées vs. autres femelles : $n_1 = 3$ et $n_2 = 11$, $Z = -2,41$, $P = 0,02$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 11$, $Z = -1,97$, $P = 0,05$). Cependant, aucune différence significative n'a été trouvée pour l'intensité de l'agression (femelles préférées vs. autres femelles : $n_1 = 3$ et $n_2 = 11$, $Z = -0,94$, $P = 0,35$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 11$, $Z = -0,84$, $P = 0,84$) (figure 10).

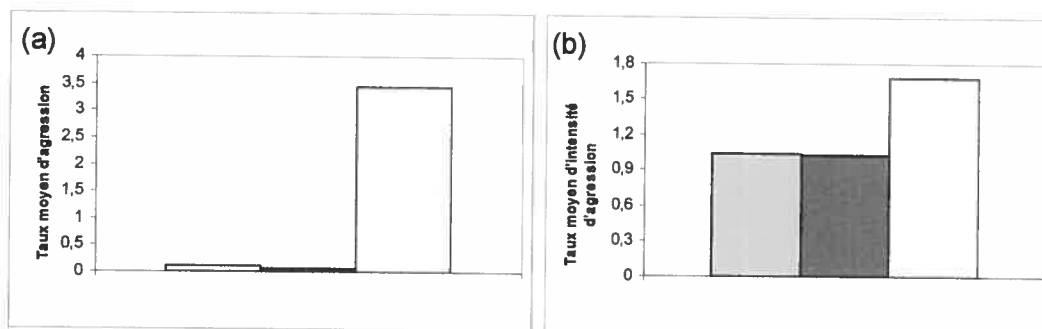


Figure 10 : Taux moyen (a) et intensité moyenne (b) de l'agression dirigée par le mâle α aux trois catégories de femelles : gris = amie, noir = femelles avec relation préférentielle et blanc = autres femelles.

Les femelles préférées du mâle α reçoivent aussi moins d'agressions des autres individus du groupe que les femelles sans relation préférentielles ou amicales (test de Mann-Whitney : femelles préférées vs. autres femelles : $n_1 = 3$ et $n_2 = 11$, $Z = -2,26$, $P = 0,02$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 11$, $Z = -1,78$, $P = 0,78$, figure 11a). Les femelles retirent donc des avantages directs à former une relation préférentielle avec le mâle α .

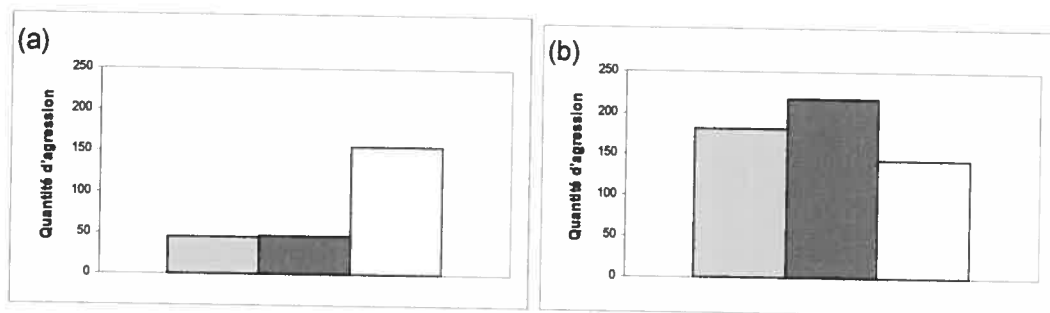


Figure 11 : Nombre d'agressions reçues par les femelles de la part des autres membres du groupe selon les catégories de femelles du mâles α (a) et du mâles β (b) : gris = amie, noir = femelles avec relation préférentielle et blanc = autres femelles.

Ce phénomène n'est pas observé dans le cas du mâle β . En effet, il n'y a pas de différence significative dans les taux d'agressions dirigées par le mâle envers ses amies et ses femelles préférées (test de Mann-Whitney : femelle préférées vs. autres femelles : $n_1 = 5$ et $n_2 = 9$, $Z = -0,20$, $P = 0,84$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 9$, $Z = 0$, $P = 1,0$) ni dans l'intensité (femelles préférées vs. autres femelles : $n_1 = 5$ et $n_2 = 9$, $Z = -0,74$, $P = 0,46$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 9$, $Z = -0$, $P = 0,48$) (figure 12). Dans le même sens, les femelles préférées du mâle β ne reçoivent pas moins d'agressions des autres membres du groupe que les autres femelles (test de Mann-Whitney : femelles préférées vs. autres femelles : $n_1 = 5$ et $n_2 = 9$, $Z = -0,73$, $P = 0,46$; amies vs. autres femelles : $n_1 = 2$ et $n_2 = 9$, $Z = -1,65$, $P = 0,1$, figure 11b). Les femelles ne bénéficient donc d'aucun avantage particulier en s'associant au mâle β .

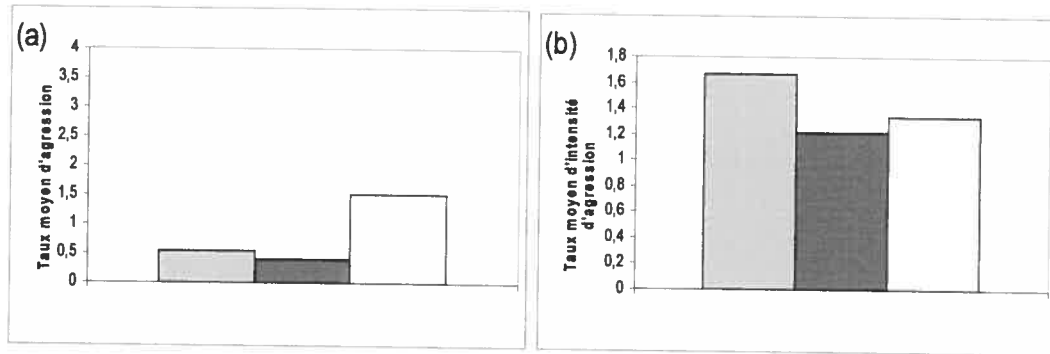


Figure 12 : Taux moyen (a) et intensité moyenne (b) de l'agression dirigée par le mâle β aux trois catégories de femelles : gris = amie, noir = femelles avec relation préférentielle et blanc = autres femelles.

Il est à noter que toutes les femelles du groupe ont tendance à passer plus de temps à toiletter le mâle α que le mâle β (test de Wilcoxon : $N = 14$, $Z = -1,57$, $P = 0,12$). En conséquence, les femelles ayant une relation préférentielle avec le mâle α passent plus de temps à le toiletter que ne le font les femelles préférées du mâle β pour ce dernier (test de Mann-Whitney : $n_1 = 3$ et $n_2 = 5$, $Z = -2,24$, $P = 0,03$). Dans le même ordre d'idée, les femelles en relation préférentielle avec le mâle α passent significativement plus de temps en sa présence que les femelles en relation préférentielle avec le mâle β n'en passent en la présence de ce dernier (test de Mann-Whitney : $n_1 = 3$ et $n_2 = 5$, $Z = -2,24$, $P = 0,03$). Il n'y a pas de différence significative au niveau du temps que les mâles passent avec les femelles en général (test de Wilcoxon : $n = 14$, $Z = -1,22$, $P = 0,22$). Il est intéressant de noter que le mâle β passe 83% de son temps seul tandis que le mâle α passe à peine 57% de son temps seul, ceci incluant le temps consacré à l'alimentation. Ces données suggèrent un intérêt élevé de toutes les femelles pour le mâle α .

Bénéfice mâle : augmentation de l'accès sexuel

Les bénéfiques mâles d'une relation préférentielle ou amicale ont été évalués en fonction de l'accès sexuel, accès exprimé par les montes et les présentations sexuelles.

Pour le mâle α , il n'y a pas de différence significative dans les taux de présentations des femelles et du taux de copulation entre les femelles préférées et les autres femelles (test de Mann-Whitney : $n_1 = 3$ et $n_2 = 11$; présentations : $Z = 0$, $P = 1,0$; copulations : $Z = -0,63$, $P = 0,53$). Les résultats restent non-significatifs lorsque seules les amies sont considérées ($n_1 = 2$ et $n_2 = 11$; présentations : $Z = -0,69$, $P = 0,49$; copulations : $Z = -0,30$, $P = 0,79$; figure 13).

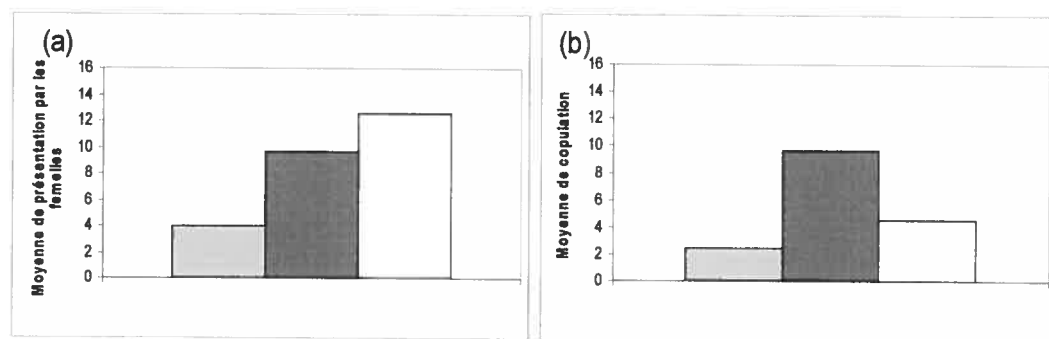


Figure 13 : (a)Taux moyen de présentations sexuelles des femelles envers le mâle α (b) et taux moyen de copulations selon les trois catégories de femelles : gris = amie, noir = femelles avec relation préférentielle et blanc = autres femelles.

La situation est très différente concernant le mâle β . En effet, le taux de présentations des femelles préférées envers le mâle β est significativement plus élevé que celui des autres femelles (test de Mann-whitney : $n_1 = 5$ et $n_2 = 9$, $Z = -2,338$, $P = 0,02$) et le mâle réussit significativement plus souvent à copuler avec ces femelles qu'avec les autres ($n_1 = 5$ et $n_2 = 9$, $Z = -2,008$, $P = 0,05$). Ces différences restent significatives lorsque nous considérons les amies seulement ($n_1 = 2$ et $n_2 = 9$; présentations : $Z = -2,11$, $P = 0,04$; copulations : $Z = -2,56$, $P = 0,01$;

figure 14). En conséquence, il semble que le mâle β dérive des avantages sexuels du maintien de relations préférentielles avec certaines femelles.

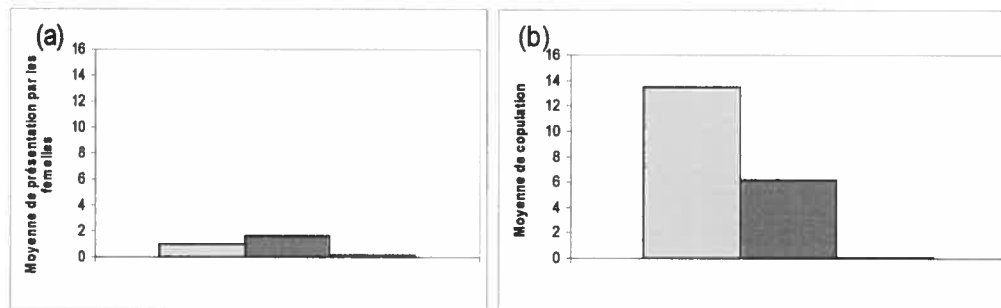


Figure 14 : (a) Taux moyen de présentations sexuelles des femelles envers le mâle β (b) et taux moyen de copulations selon les trois catégories de femelles : gris = amie, noir = femelles avec relation préférentielle et blanc = autres femelles.

Il est à noter toutefois que le mâle α copule plus avec toutes les femelles du groupe et qu'elles le sollicitent davantage à l'aide de présentations sexuelles qu'elles ne le font pour l'autre mâle (test de Wilcoxon : copulation : $n = 14$, $Z = -2,05$, $P = 0,04$; présentation : $Z = -3,06$, $P = 0,002$). Cela suggère que le mâle α n'a pas besoin de former des relations préférentielles pour assurer son succès reproducteur.

Aussi, la différence entre les deux mâles est plus apparente à la lumière de l'indice de Hinde qui nous révèle la part de responsabilité dans le maintien de la relation. Comme nous pouvons le voir à la figure 9, le mâle β est plus souvent responsable de la proximité avec les femelles que ne l'est le mâle α . De plus cette différence est significative (test de Mann-Whitney : $n_1 = 10$ et $n_2 = 10$, $Z = -2,16$, $P = 0,03$).

Un autre bénéfice possible

Les mâles peuvent bénéficier d'un autre avantage à s'associer avec des femelles dominantes. En effet cette association peut leur apporter un soutien lors d'interactions agonistiques entre eux ou avec d'autres individus du groupe. Du à la petitesse de notre échantillon il nous a été impossible de vérifier cet hypothèse. Par contre nous savons que les trois femelles dominantes (A3, A62 et A6) sont sollicitées par les mâles pour former des relations préférentielles. En effet, le mâle α a une relation préférentielle avec A3 et A6, et le mâle β a une relation préférentielle avec A3 et A62. Puisque nous n'avions pas accès aux données d'observation récoltées tout de suite après l'arrivée du nouveau mâle dans le groupe, il nous est impossible de vérifier comment ces relations se sont formées. Ceci pourrait suggérer un intérêt des mâles pour les femelles dominantes lié au maintien de leur rang de dominance.

Synthèse

Ces résultats révèlent qu'il existe des relations préférentielles entre mâles et femelles. Aussi, les femelles ayant une relation préférentielle avec le mâle dominant voient le nombre d'agressions dirigées à leur égard diminuer de façon significative, de la part de tous les membres du groupe y compris du mâle α . Par ailleurs, les femelles ayant une relation préférentielle avec le mâle β ne bénéficient pas d'une réduction du taux d'agression qu'elles subissent de la part des mâles. Le mâle β quant à lui, obtient un bénéfice sexuel de la part de celles-ci. Enfin, les mâles démontrent un intérêt particulier pour les femelles dominantes qui sont d'excellentes alliées contre des agressions possible venant de l'autre mâles.

Tableau IV : Synthèse des relations préférentielles entre mâles et femelles.

<i>Mâles</i>	<i>Femelles</i>	<i>Indice de Hinde</i>	<i>Bénéfice obtenu par le biais de la relation</i>		<i>Mutualité des bénéfices</i>
			<i>Mâle</i>	<i>Femelle</i>	
Mâle α	A3	- 44	Femelle dominante	Aucun bénéfice	Non
	A6	18	Femelle dominante	Protection accrue	Oui
	A41	18	Aucun bénéfice	Protection accrue	Non
Mâle β	A3	- 57	Femelle dominante	Aucun bénéfice	Non
	A62	10	Femelle dominante et accès sexuel à la femelle	Aucun bénéfice	Non
	A2	57	Accès sexuel à la femelle	Aucun bénéfice	Non
	A0	0	Accès sexuel à la femelle	Aucun bénéfice	Non
	A101	- 10	Accès sexuel à la femelle	Aucun bénéfice	Non

DISCUSSION

L'objectif de cette étude est double : il vise, dans un premier temps, à déterminer si les relations préférentielles ou les amitiés entre mâles et femelles existent dans un groupe de macaques crabiers maintenu en captivité, puis, le cas échéant, à établir quels sont les bénéfices obtenus via ce type de relation. Dans ce qui suit, nous discutons de ces deux aspects séparément.

Relations préférentielles chez les macaques crabiers

En accord avec les résultats de plusieurs autres études (Takahata 1982, Smuts 1985, Chapais 1986), nous avons trouvé que les macaques à longue-queue mâles et femelles maintiennent des relations préférentielles au-delà de la période d'œstrus. La plupart des autres études traitant de ce type de relations chez les cercopithécinés ont été faites sur des espèces à reproduction saisonnière (macaque japonais : Takahata 1982, babouin olive : Smuts 1985, macaque rhesus : Chapais 1986). Dans ces études, et d'autres ayant étudié les bénéfices, les relations affiliatives ont été évaluées lors de la saison des naissances, et les bénéfices reproducteurs associés, lors de la saison de reproduction précédente (Palombit *et al.*, 1997) subséquente (Chapais, 1986, Hill 1990) ou les deux (Takahata 1982, Manson 1994, Smuts 1985).

Les macaques à longue-queue n'ont pas de saison de reproduction ce qui nous permet d'évaluer de manière plus proximale le lien entre relations préférentielles et avantages reproducteurs. Toutefois, cela pourrait poser problème si l'on ne tient pas compte de l'influence de l'activité sexuelle sur l'attractivité des femelles. Nous avons remédié à ce problème en restreignant notre étude aux relations mâle-femelle entretenues en dehors des périodes d'œstrus.

Contrairement aux études précédentes, nous avons considéré la responsabilité du maintien de la relation préférentielle afin de distinguer deux catégories de dyades : les relations préférentielles et les relations amicales. Aucune différence n'a cependant été observée quant aux bénéfices immédiats occasionnés. Les femelles ayant une relation amicale avec les mâles du groupe n'obtiennent aucun bénéfice supplémentaire que les femelles avec une relation préférentielle. De la même façon, les mâles n'obtiennent pas plus de bénéfice avec leur relation amicale que préférentielle. En effet, la variation en termes de bénéfices était attribuable à l'identité du mâle impliqué et non à la mutualité de la relation. Aussi est-il possible que la distinction proposée ne soit pas pertinente ou encore que la petite taille de l'échantillon ne nous permette pas de l'étudier convenablement. Quoiqu'il en soit, seule l'expression « relation préférentielle » sera employée à l'avenir.

Les bénéfices associés à la formation de relations préférentielles

Dans l'introduction, nous avons présenté quatre hypothèses permettant d'expliquer la formation de relations préférentielles chez les cercopithécins. Dans ce qui suit, nous examinons nos résultats afin de déterminer si ceux-ci infirment ou confirment les prédictions associées à ces hypothèses.

Première hypothèse : diminution de l'agression envers les femelles

Selon la première hypothèse, les femelles bénéficieraient de la formation de relations préférentielles car l'association à un mâle créerait une aura de protection pour celles-ci face aux autres membres du groupe. Les prédictions associées à cette hypothèse sont (1) que la femelle devrait obtenir une diminution de l'agression de la part de tous les membres du groupe, y compris du mâle avec lequel elle entretient une relation préférentielle, (2) que la femelle devrait être la principale responsable de cette union, et (3) que le jeune mâle α , nouvellement

introduit dans le groupe, devrait être impliqué dans un plus grand nombre de relations préférentielles.

La première hypothèse est partiellement vérifiée pour le mâle α . En effet, les femelles qui avaient une relation préférentielle avec le mâle α étaient sujettes à moins d'agression de la part de celui-ci ainsi que de tous les autres membres du groupe. Le mâle dominant agressait moins fréquemment les femelles avec lesquelles il avait des relations préférentielles et les protégeait contre les autres individus du groupe. De plus, les indices de Hinde suggèrent que ce sont les femelles qui, en général, étaient les principales responsables de leur proximité avec le mâle α . Seules deux femelles faisaient exception à ce schéma: la femelle dominante, dont nous discuterons plus tard, et une femelle qui n'entretenait pas de relation préférentielle avec ce mâle. De plus, deux des trois femelles préférées du mâle α montraient un plus grand intérêt que ce dernier à la relation et y contribuaient davantage.

En revanche, les prédictions ne sont pas vérifiées dans le cas du mâle subordonné. Ce dernier ne se montrait pas moins agressif envers ses femelles préférées, et celles-ci ne subissaient pas moins d'agressions de la part des autres membres du groupe. Il est intéressant de noter que le mâle β ne se montrait agressif qu'à l'égard de quelques femelles du groupe. En conséquence, il n'était pas efficace pour les femelles de s'associer à ce mâle pour réduire les risques d'agression qu'il aurait pu représenter.

De la même manière, la deuxième prédiction n'est que partiellement vérifiée. En effet, alors que les femelles étaient les principales responsables du maintien de leur relation avec le mâle α , le mâle β contribuait davantage à ses relations que ne le faisaient les femelles.

Enfin, la troisième prédiction ne semble pas vérifiée car c'est le mâle β , et non le mâle α , qui entretenait le plus de relations préférentielles. En effet le mâle β portait beaucoup d'intérêt à ses relations avec les femelles que le mâle α .

Toutefois, cette différence n'est pas très prononcée et l'échantillon ne comprenant que deux mâles, il ne nous est pas possible de tirer de conclusion valable quant à cette prédiction. En somme, il semble que la formation de relations préférentielles ne procurait pas nécessairement le même type d'avantages aux femelles. Seules les femelles entretenant une relation préférentielle avec le mâle α ont pu bénéficier d'une réduction des risques d'agressions.

Deuxième hypothèse : augmentation des avantages sexuels pour les mâles

La deuxième hypothèse stipule que la formation de relations préférentielles serait une stratégie sexuelle alternative à un rang de dominance élevé. En effet entretenir une relation préférentielle pourrait permettre un accès sexuel pour les mâles qui serait équivalent à un rang de dominance élevé. La prédiction associée à cette hypothèse est donc que le mâle β devrait retirer des bénéfices d'ordre sexuel liés à la formation de relations préférentielles. Il devrait donc s'investir davantage dans ses relations que ne le fait le mâle α .

Cette hypothèse semble vérifiée. Tel que prédit par son rang élevé, le mâle α pouvait copuler avec toutes les femelles du groupe, indépendamment de la qualité des relations qu'il entretenait avec elles. Quant au mâle β , ses femelles préférées étaient les seules à le solliciter et à copuler avec lui. De plus, il contribuait davantage à ses relations préférentielles que ne le faisait le mâle α , démontrait un plus grand intérêt envers elles et était le principal responsable du maintien de la proximité tel que révélé par l'indice de Hinde. Somme toute, le mâle β était beaucoup moins passif que le mâle dominant dans ses relations avec les femelles. Ces résultats suggèrent que le mâle β aurait pu profiter de la formation de relations préférentielles pour augmenter sons succès reproducteur.

Il est toutefois pertinent de mentionner que toutes les femelles avec lesquelles le mâle β avait une relation préférentielle étaient gravides à un moment ou à un autre au cours de l'étude; ainsi, les femelles A3, A2 et A0 étaient déjà gravides au début de l'étude et les femelles A101 et A62 ont été fertilisé en cours

de route. Le mâle β étant vasectomisé, toutes ces femelles ont donc été fécondées par le mâle α . Chez les macaques crabiers, le mâle le plus dominant du groupe parvient généralement à monopoliser l'accès aux femelles fertiles et est ainsi responsable de 60 à 90% de la paternité (van Noordwijk 1985, de Ruiter 1992, Zumpe & Michael, 1990). Ces résultats indiquent que les relations préférentielles du mâle β ont contribué à son effort reproducteur mais non pas à son succès reproducteur. Il pourrait difficilement en être autrement, s'il ne l'avait pas été son effort reproducteur aurait pu se traduire en succès reproducteur.

Troisième hypothèse : acquisition ou maintien d'un statut social

Selon la troisième hypothèse, les relations préférentielles confèreraient des bénéfices aux mâles en termes d'acquisition ou de maintien de leur rang de dominance. Dans ce cas, nos prédictions sont (1) que les deux mâles devraient former des relations préférentielles et participer activement à leur maintien, et (2) que le choix des mâles devrait porter sur les femelles dominantes car celles-ci peuvent aider les mâles lors d'interactions agonistiques.

Nos résultats semblent supporter cette hypothèse. Premièrement, les deux mâles étaient fortement impliqués dans le maintien de la relation avec la femelle dominante (A3), la seule du groupe à former une relation préférentielle avec les deux mâles. Il s'agit d'ailleurs de la seule relation à laquelle le mâle α ait participé activement. De même, le mâle β entretenait une relation préférentielle avec A62, et le mâle α avec A6, respectivement les deuxième et troisième femelles les plus dominantes du groupe. Ces résultats suggèrent que les femelles dominantes sont des partenaires de choix pour les mâles même si le rang de dominance n'est pas le seul critère considéré par les mâles.

Quatrième hypothèse : évitement de l'infanticide

Le contexte de notre étude était propice à l'émergence de l'infanticide. En effet, avec l'introduction d'un nouveau mâle dans un groupe contenant qu'un seul mâle adultes, suivie d'un renversement rapide de l'ordre hiérarchique (le nouveau mâle ayant renversé le mâle déjà présent), les conditions "idéales" à l'infanticide étaient réunies (van Schaik *et al.*, 2004). D'ailleurs, un membre de l'équipe du Laboratoire de primatologie a vu, peu de temps après son introduction dans le groupe, le nouveau mâle α tuer un nouveau-né, et trois autres mortalités de nouveau-nés lui seraient attribuables (C. Gauthier, communication personnelle). Il ne nous a pas été possible de vérifier si les rejetons des femelles ont pu bénéficier de la protection des mâles avec lesquels leur mère entretenait une relation préférentielle puisque notre étude n'a pas été suffisamment longue pour couvrir le temps d'une gestation. Cependant, les femelles préférées du nouveau mâle α n'ont pas perdu de rejetons, ce qui est compatible avec notre hypothèse.

Synthèse

Contrairement aux autres études faites sur le sujet des relations préférentielles, notre recherche est originale puisqu'elle décrit des bénéfices multiples possibles à l'intérieur d'une dyade. Nos résultats suggèrent que les relations préférentielles ont plusieurs fonctions qui peuvent bénéficier aussi bien au mâle qu'à la femelle de la dyade préférentielle. En effet, les femelles entretenaient une relation préférentielle avec le mâle bénéficiaient d'une aura de protection. Tandis que les relations préférentielles du mâle β , auraient servit à accroître son effort copulatoire. Par ailleurs, il est important pour les mâles de maintenir des relations préférentielles avec des femelles dominantes. En effet, une étude effectuée en 2002 (Dubuc & Chapais, in press) démontre que le mâle β avait des relations de toilettage intenses avec trois femelles (A2, A0 et A101) lesquelles entretenaient, lors de notre étude, des relations préférentielles avec ce mâle. Or,

A3 et A62, les deux femelles qui, en 2004, s'étaient ajoutées à celles-ci, sont les deux femelles les plus dominantes du groupe. Il serait donc possible que ces femelles puissent leur procurer un soutien essentiel lors d'interaction agonistique avec les autres individus du groupe et en particulier avec l'autre mâle. Le mâle β voyant l'arriver d'un nouveau mâle jeune et puissant peut trouver intéressant l'alliance avec une femelle dominante, ce qui n'était pas le cas lorsqu'il était le seul mâle du groupe.

Les relations préférentielles pourraient donc conférer des bénéfices aux deux membres de la dyade, ou à un seul d'entre eux. Ainsi, nous avons vu que le mâle α a des relations préférentielles avec deux femelles dominantes (A3 et A6). Dans le premier cas, le mâle est le principal responsable du maintien de la relation (indice de Hinde), et il est le seul à en retirer un bénéfice. En effet, A3 n'a pas besoin de sa protection car, étant la femelle α , elle ne reçoit pas d'agression des autres membres du groupe (aucune agression à son encontre n'a été observée). En revanche, dans le second cas, A6 apporte son soutien au mâle dominant, mais bénéficie en retour de sa protection.

Une relation préférentielle demeure ambiguë, celle du mâle β et de la femelle A2. Le mâle bénéficie d'avantages sexuels, pourtant, c'est la femelle qui est la principale responsable du maintien de la proximité (indice de Hinde). Examinons ceci à la lumière des résultats obtenus par Dubuc & Chapais (in press). En 2002, ce mâle était dominant et il était le seul mâle du groupe. Il est donc peu probable que le recours à des relations préférentielles ait constitué une stratégie sexuelle de sa part. Les données de 2002 ne nous permettent pas d'évaluer si le mâle obtenait des bénéfices (voir Dubuc & Chapais 2007), mais suggèrent que les femelles auraient profité de l'aura de protection offert par le mâle pour accroître leur accès aux ressources alimentaires. Ceci permet de croire que les bénéfices que mâles et femelles retirent de ces relations dépendent des besoins et des circonstances. La femelle A2 pourrait ainsi maintenir une relation qui lui serait bénéfique à long terme. Malheureusement nous n'avons pas pu, dans notre étude,

analyser l'accès des femelles à la nourriture. Mais il serait possible de croire que cette femelle et les autres femelles entretenant une relation préférentielle avec le mâle β , investissent de l'énergie dans une relation que ne leur procure aucun bénéfice simplement parce qu'elle l'a déjà fait. Si les femelles obtenaient plus de nourriture quand le mâle β était seul, elles continuent peut-être par habitude, ou peut-être dans un investissement de bénéfice futur.

La comparaison de ces études suggère deux choses. Premièrement, il semble que la compétition inter-mâle ait amené ceux-ci à former des relations préférentielles avec des femelles dominantes, ce qui appuie l'hypothèse selon laquelle l'association avec des femelles servirait à maintenir un rang de dominance.

Deuxièmement, d'autres facteurs encourageraient la formation de relations préférentielles. Celles entretenues avec le mâle α permettraient aux femelles de bénéficier de son aura de protection et de sa tolérance. Le mâle β quant à lui maintiendrait des relations avec des relations préférentielles de longue date car, ceci lui conférerait un avantage copulatoire.

À la lumière de ces résultats, il serait intéressant d'effectuer des études à long terme (s'étendant sur plusieurs saisons de reproduction consécutives) sur les relations préférentielles afin d'analyser l'influence du contexte sur la qualité de ces relations et/ou sur les types de bénéfices qui en découlent. En effet, nous croyons que la forme prise par les bénéfices associés aux relations préférentielles sont multiples et circonstanciels et dépendent des besoins de chacun des partenaires de la relation préférentielle selon le contexte social.

RÉFÉRENCES

Altmann, S.A. (1974). Baboons, space, time, and energy. *American Zoologist*. 14: 221-248.

Berard, J. (1990). Juvenile dispersal: Maintaining relationships in a changing world. *American Journal of Primatology*. 20: 173.

Broom, M., Borries, C., Koenig, A. (2004). Infanticide and infant defence by males – modelling the conditions in primate multi-male groups. *Journal of Theoretical Biology*. 231: 261-270.

Chapais, B. (1983a). Structure of the birth season relationship among adult male and female Rhesus monkeys. Dans: *Primate Social Relationship*. R.A. Hinde (éds.), Blackwell, Oxford. Pp. 286-289.

Chapais, B. (1983b). Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in Rhesus monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 12: 215-228.

Chapais, B. (1986). Why do adult male and female Rhesus monkeys affiliate during the birth season ? Dans: *The Cayo Santiago Macaques: History, Behavior and Biology*. R.G. Rawlins, M.J. Kessler (Éds). Albany : SUNY Press. Pp. 173-200.

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.

- de Ruiter, J.R., Scheffrahn, W., Trommelen, G.J.J.M., Uitterlinden, A.G., Martin, R.D., van Hooff, J.A.R.A.M. (1992). Male social rank and reproductive success in wild long-tailed macaques. Dans: *Paternity in primates: Genetic tests and theories*. R.D. Martin, A.F. Dixson, E.J. Wickings (Éds). Karger, Basel. Pp. 175-191.
- Dubuc, C., Chapais, B. (2007). Feeding competition in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): An assessment of the early arrival tactic. *International Journal of Primatology*, in press.
- Enomoto, T., Seiki, K., Haruki, Y. (1979). On the correlation between sexual behavior and ovarian hormone level during the menstrual cycle in captive Japanese monkeys. *Primates*. 20: 563-570.
- Gagneux, P., Boesch, C., Woodruff, D.S. (1999). Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Animal Behaviour*. 57: 19-32.
- Gordon, T.P. (1981). Reproductive behavior in the Rhesus monkey: social and endocrine variables. *American Zoologist*. 21: 185-195.
- Gould, L. (1996). Male-female affiliative relationships in naturally occurring ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology*. 39: 63-78.
- Hill, D.A. (1990). Social relationships between adult male and female Rhesus Macaques: II. Non-sexual affiliative behaviour. *Primates*. 31(1): 33-50.
- Hinde, R.A., Atkinson, S. (1970). Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in Rhesus monkeys. *Animal Behavior*. 18: 169-176.
- Manson, J.H. (1994). Mating patterns, mate choice, and birth season heterosexual relationships in free-ranging Rhesus macaques. *Primates*, 35(4): 417-433.

Matsumoto-Oda, A. (2002). Social relationships between cycling females and adult males in Mahale chimpanzees. Dans: *Behavioural Diversity in chimpanzees and Bonobos*. C. Boesch, L.F. Marchant (Éds). New York: Cambridge University Press. Pp. 168-180.

Michael, R.P., Zumpe, D. (1988). A review of sexual initiating behavior by male and female *Cynomolgus* monkeys and some species comparisons. *Primates*. 29(3): 375-393.

O'Brien, T.G. (1991). Female-male social interaction in wedge-capped capuchin monkeys: Benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*. 41: 555-567.

Overdorff, D.J. (1998). Are *Eulemur* species pair-bonded? Social organisation and mating strategies in *Eulemur fulvus rufus* from 1988-1995 in Southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. 105: 153-166.

Paul, A., Kuester, J. (1996). Differential reproduction in male and female Barbary macaques. Dans: *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. J.E. Fa, D.G. Lindberg (Éds). New York: Cambridge University Press. Pp. 293-317.

Palombit, R.A., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. (2001). Female-Female competition for male "friends" in wild chacma baboons, *Papio cynocephalus ursinus*. *Animal Behaviour*. 61: 1159-1171.

Palombit, R.A., Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. (1997). The adaptive value of "friendships" to female baboons: experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*. 54: 599-614.

Pereira, M.E., McGlynn, C.A. (1997). Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *American Journal of Primatology*. 43: 239-258.

Perry, S. E. (1998). Male-female social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour*. 134: 477-510.

Range, F., Noë, R. (2002). Familiarity and dominance relations among female sooty mangabeys in the Taï National Park. *American Journal of Primatology*. 56: 137-153.

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

Smuts, B.B. (1985). Sex and friendship in Baboons. Harvard University Press. 303 p.

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.

Strier, K.B. (1997). Mate preferences of wild Muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoids*): Reproductive and social correlates. *Folia Primatologica*. 68: 120-133.

Takahata, Y. (1982). Social relationships between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B Troop. *Primates*. 23(1): 1-23.

van Noordwijk, M.A. (1985). Sexual behaviour of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift fuer Tierpsychologie*. 70: 277-296.

Van Schaik, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. Dans: *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. V. Standen, R.A. Foley (Éds). Oxford : Blackwell Scientific Publication. Pp. 195-218.

Van Schaik, C.P., Pradham, G.R., van Noordwijk, M.A. (2004). Mating conflict in primates: infanticide, sexual harassment and female sexuality. Dans: *Sexual Selection in Primates: New Comparative Perspectives*. P.M. Kappeler, C. van Schaik (Éds). New York: Cambridge University Press. Pp. 131-150.

Watts, D.P. (1992). Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. I. Male-female relationships. *American Journal of Primatology*. 28(3): 159-181.

Zumpe, D., Michael, R.P. (1983). A comparison of the behavior of *Macaca fascicularis* and *Macaca mulatta* in relation to the menstrual cycle. *American Journal of Primatology*. 4: 55-72.

Zumpe, D., Michael, R.P. (1990). Effects of the presence of a second male on pair-tests of captive *Cynomolgus* monkeys (*Macaca fascicularis*) : Role of Dominance. *American Journal of Primatology*. 22: 145-158.

Zumpe, D., Michael, R.P. (1996). Social factors modulate the effects of hormones on the sexual and aggressive behavior of macaques. *American Journal of Primatology*. 38(3): 233-261.

