

Université de Montréal

Ontogénie du toilettage social chez les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*) à Ngogo en Ouganda : Effets de l'âge et du sexe des petits, et de la parité maternelle.

Par

Desruelle Kelly

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

Septembre, 2020

© Desruelle, 2020

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé

**Ontogénie du toilettage social chez les chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*)
à Ngogo en Ouganda : Effets de l'âge et du sexe des petits, et de la parité maternelle.**

Présenté par

Kelly Desruelle

A été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes

Michelle Drapeau

Présidente-rapporteuse

Iulia Bădescu

Directrice de recherche

Isabelle Ribot

Membre du jury

Résumé

Cette étude examine l'effet de l'âge, du sexe des immatures et de la parité maternelle sur le toilettage social des chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*), une société à philopatrie mâle. De janvier à avril 2018, j'ai recueilli des données comportementales sur les immatures en utilisant des observations centrées sur le sujet d'une heure. J'ai mesuré les taux moyens de toilettage (épisodes/heure), les probabilités (présence/absence) et les durées (secondes par épisodes) ; et j'ai utilisé des équations d'estimation généralisées (EEG) pour déterminer les effets potentiels de l'âge, du sexe des immatures et de la parité maternelle sur chacune des variables de toilettage. J'ai inclus entre 17 et 23 progénitures, dont l'âge variait de la naissance à 7 ans. Lors des séances de toilettage avec leur mère et d'autres membres du groupe, les immatures plus âgés ont donné et reçu des séances de toilettage plus longues. Ces résultats soulignent que le toilettage des chimpanzés est un comportement social qui commence tôt dans la vie lors des interactions avec la mère, mais aussi avec d'autres membres; et qu'il devient plus important dans la vie des immatures à mesure qu'ils vieillissent. Le fait que l'immature soit un mâle ou une femelle n'a pas d'impact sur les dimensions du toilettage. Le toilettage peut être utilisé par les mâles ou femelles pour répondre aux différents besoins de leurs stratégies d'adaptation. Pour les femelles, cela inclut l'intégration dans un nouveau groupe social pendant la dispersion qui se produit à l'adolescence, et pour les mâles, cela inclut l'intégration dans la hiérarchie sociale, qui commence au début de l'âge adulte. Les mères primipares ont été toilettées par leur progéniture plus longtemps que les mères multipares. Les immatures issus de mères multipares ont reçu plus de toilettage (c'est-à-dire des taux plus élevés et une plus grande probabilité de présence de toilettage) par d'autres membres du groupe que les immatures issus de mères primipares. Contrairement aux primipares, les immatures de mères multipares bénéficient d'une plus grande expérience de toilettage de la part de divers congénères, car ces immatures ont accès à des frères et sœurs maternels élargis.

Mots-clés : primatologie, ontogénie, toilettage, âge, sexe, parité maternelle, relations sociales

Abstract

This study examines the effect of age, sex of immatures, and maternal parity on social grooming in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*), a male philopatric society. From January to April 2018 I collected behavioral data of infants using one-hour focal animal sampling. I measured mean grooming rates (bouts/hour), probabilities (presence/absence), and durations (seconds per bout), and used Generalized Estimating Equations (GEE) to determine the potential effects of infant age, sex and maternal parity on each of the grooming variables. I included between 17 and 23 offspring, who ranged in age from birth to 7 years old. In grooming sessions with their mothers and others, older offspring gave and received longer grooming bouts. These results emphasize that grooming for chimpanzees is a social behavior that begins early in life during interactions mostly with mothers, but also with others, and that it becomes more prominent in infants' lives as they age. Whether the infant was male, or female had no impact on grooming dimensions. Grooming may be used by both males and females to respond to the different needs of their adaptive strategies; for females this includes integrating into a new social group during dispersal, which happens in adolescence, and for males it includes integrating into the male social hierarchy, which begins in early adulthood. Primiparous mothers were groomed by their offspring longer than multiparous mothers. Infants from multiparous mothers received more grooming (i.e., higher rates and greater likelihood of grooming presence) by other group members than did infants from primiparous mothers. In contrast to primiparous females, infants of multiparous females benefit from having more grooming experiences from a variety of conspecifics, as these infants have access to extended maternal siblings.

Keywords: primatology, ontogeny, grooming, age, sex, maternal parity, social relation.

Table des matières

Résumé	3
Abstract	4
Table des matières	5
Liste des tableaux	7
Liste des figures	8
Liste des sigles et abréviations	9
Remerciements	11
1 Introduction	13
1.1 Étude de l'ontogénie comportementale	13
1.2 Développement ontogénique du comportement social chez les chimpanzés.....	16
1.3 Toilettage social	23
1.4 Objectifs de la thèse.....	34
2 Méthodologie	37
2.1 Site de l'étude.....	37
2.2 Espèce de l'étude	39
2.3 Sujets de l'étude	41
2.4 Collecte des données	43
2.5 Analyses	44
3 Résultats	48
3.1. Effet de l'âge du nourrisson sur le taux, la probabilité et la durée du toilettage	48
3.2. Effet du sexe du nourrisson sur le taux, la probabilité et la durée de toilettage.....	58
3.3. Effet de la parité maternelle sur le taux, la probabilité et la durée du toilettage	62
4 Discussion	69

4.1.	Résumé des résultats clés	69
4.2.	Toilettage reçu et émis selon l'âge de la progéniture.....	70
4.3.	Différences sexuelles dans le développement ontogénique du toilettage en lien avec les stratégies adaptatives à l'âge adulte	72
4.4.	Toilettage et parité maternelle	77
4.5.	Limites de l'étude et de l'analyse et directions des futures recherches.....	79
	Conclusion.....	83
	<i>Références bibliographiques</i>	85
	<i>Annexes</i>	97

Liste des tableaux

TABLEAU 1. –	HEURES FOCALES (DÉCIMAL) POUR LES 24 PROGÉNITURES SELON LA CLASSE D'ÂGE, LE SEXE ET LA PARITÉ MATERNELLE .	42
TABLEAU 2. –	ANALYSES EEG FAITES AVEC LES VARIABLES INDÉPENDANTES (ÂGE, SEXE, PARITÉ MATERNELLE) ET LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE) POUR CHACUNE DES DIMENSIONS DE TOILETTAGES	46
TABLEAU 3. –	RÉSULTATS DES EEG : EFFET DE L'ÂGE SUR LES DIMENSIONS DE TOILETTAGE (TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE) SELON LA RELATION AVEC LA PROGÉNITURE	48
TABLEAU 4. –	TAUX DE TOILETTAGE (FRÉQUENCE/HEURE) DES PROGÉNITURES ENVERS LA MÈRE SELON LES CLASSES D'ÂGE	49
TABLEAU 5. –	DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LA MÈRE DURANT CHAQUE SESSION.....	51
TABLEAU 6. –	MOYENNE DE TEMPS DE TOILETTAGE DE LA MÈRE ENVERS LA PROGÉNITURE DURANT CHAQUE SESSION DE TOILETTAGE..	53
TABLEAU 7. –	EFFET DE L'ÂGE SUR LA DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE DURANT CHAQUE SESSION DES AUTRES MEMBRES DU GROUPE ENVERS LA PROGÉNITURE.....	57
TABLEAU 8. –	RÉSULTATS DES EEG : EFFET DU SEXE SUR LES DIMENSIONS DE TOILETTAGE (TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE) SELON LA RELATION AVEC LA PROGÉNITURE	58
TABLEAU 9. –	TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE AVEC ÉCART TYPE, POURCENTAGE ET INTERVALLE SELON LE SEXE (FEMELLE/MÂLE) POUR LE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LA MÈRE ET DE LA MÈRE ENVERS LA PROGÉNITURE.	59
TABLEAU 10. –	TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE AVEC ÉCART TYPE, POURCENTAGE ET INTERVALLE SELON LE SEXE (FEMELLE/MÂLE) POUR LE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LES AUTRES MEMBRES DU GROUPE ET DES AUTRES MEMBRES ENVERS LA PROGÉNITURE.....	61
TABLEAU 11. –	RÉSULTATS DES EEG : EFFET DE LA PARITÉ MATERNELLE SUR LES DIMENSIONS DE TOILETTAGE (TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE) SELON LA RELATION AVEC LA PROGÉNITURE	62
TABLEAU 12. –	TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE AVEC ÉCART TYPE, POURCENTAGE ET INTERVALLE SELON LA PARITÉ MATERNELLE (MONOPARES/MULTIPARES) POUR LE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LA MÈRE ET LA MÈRE ENVERS LA PROGÉNITURE.....	64
TABLEAU 13. –	TAUX, PROBABILITÉ, DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE AVEC ÉCART TYPE, POURCENTAGE ET INTERVALLE SELON LA PARITÉ MATERNELLE (MONOPARES/MULTIPARES) POUR LE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS D'AUTRES MEMBRES DU GROUPE ET D'AUTRES MEMBRES DU GROUPE ENVERS LA PROGÉNITURE	66
TABLEAU 14. –	IDENTIFICATION DES 17 SUJETS SÉLECTIONNÉS POUR L'ÉTUDE	97
TABLEAU 15. –	IDENTIFICATION DES 7 SUJETS AJOUTÉS À L'ÉTUDE POUR LE CALCUL DE LA PROBABILITÉ DE TOILETTAGE.....	98
TABLEAU 16. –	IDENTITÉ DES PROGÉNITURES ASSOCIÉES À LA PRÉSENCE OU L'ABSENCE DE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LA MÈRE ET LES CLASSES D'ÂGE EN CE QUI CONCERNE LA DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE DURANT CHAQUE SESSION	98
TABLEAU 17. –	TAUX DE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE REÇU PAR LA MÈRE SELON LA PARITÉ MATERNELLE	99

Liste des figures

FIGURE 1. –	LOCATION DU PARC NATIONAL DE KIBALE ET DE NGOGO (ISSU DE WATTS 2012).	38
FIGURE 2. –	EXPANSION DU DOMAINE VITAL DES CHIMPANZÉS DE NGOGO (1999-2009) ET AGRESSIONS INTERGROUPEES (ISSU DE MITANI, WATTS, ET AMSLER 2010).....	38
FIGURE 3. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE L'ÂGE (VARIABLE NOMINALE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE, PROBABILITÉ DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES PROGÉNITURES ENVERS LEURS MÈRES. * $p < 0.1$ *** $p < 0.01$	49
FIGURE 4. –	EFFET DE L'ÂGE SUR L'ABSENCE (1) OU LA PRÉSENCE (2) DE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS LA MÈRE	51
FIGURE 5. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE L'ÂGE (VARIABLE NOMINALE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES MÈRES ENVERS LEURS PROGÉNITURES ** $p < 0.05$	52
FIGURE 6. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE L'ÂGE (VARIABLE NOMINALE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE, PROBABILITÉ DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES PROGÉNITURES ENVERS LES AUTRES MEMBRES DU GROUPE. ** $p < 0.05$	54
FIGURE 7. –	EFFET DE L'ÂGE SUR L'ABSENCE (1) OU LA PRÉSENCE (2) DE TOILETTAGE DE LA PROGÉNITURE ENVERS D'AUTRES MEMBRES DU GROUPE	55
FIGURE 8. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE L'ÂGE (VARIABLE NOMINALE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE, PROBABILITÉ DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES AUTRES MEMBRES DU GROUPE ENVERS LES PROGÉNITURES. * $p < 0.1$	56
FIGURE 9. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE LA PARITÉ MATERNELLE (VARIABLE NOMINALE BINAIRE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE, PROBABILITÉ DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES PROGÉNITURES ENVERS LEURS MÈRES. ** $p < 0.05$	63
FIGURE 10. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE LA PARITÉ MATERNELLE (VARIABLE NOMINALE BINAIRE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES MÈRES ENVERS LEURS PROGÉNITURES* $p < 0.1$	64
FIGURE 11. –	EEG - ESTIMATION DU COEFFICIENT B (CERCLES) ET LEURS 95% INTERVALLES DE CONFIANCE (BARRES) POUR L'EFFET DE LA PARITÉ MATERNELLE (VARIABLE NOMINALE BINAIRE) SUR LES VARIABLES DÉPENDANTES (TAUX DE TOILETTAGE, PROBABILITÉ DE TOILETTAGE ET DURÉE MOYENNE DE TOILETTAGE) DES AUTRES MEMBRES DU GROUPE ENVERS LA PROGÉNITURE *** $p < 0.01$	67

Liste des sigles et abréviations

EEG: Équations d'Estimations Généralisées

GEE: Generalized Estimating Equations

E.T: Écart-type

N/A : Non applicable

MLGM : Modèle Linéaire Généralisé Mixte

A Wangari & Biko, mes chimpanzés préférés

Remerciements

Le plus gros de mes remerciements, la plus grande gratitude ressentie, s'adresse à ma directrice de recherche, Iulia Bădescu. Premièrement, parce qu'elle m'a permis de faire ce merveilleux voyage en Ouganda, dont je rêvais depuis plusieurs années. Ce fut en effet une expérience merveilleuse, rare et inoubliable. Ce voyage a été énormément nourri par les réflexions intellectuelles et émotionnelles que nous avons partagées durant nos journées de marche dans la jungle, discussions qui m'ont par ailleurs énormément inspirée académiquement et humainement dans la jeune femme que je suis devenue aujourd'hui. De par l'authenticité, la profondeur de sa personne, ses opinions personnelles sur la vie sociale actuelle, et son ouverture aux différences humaines, j'ai été profondément touchée et soutenue dans pouvoir être moi-même et m'assumer dans ma différence, même dans le milieu académique. Iulia m'a aussi transmis sa passion pour la primatologie et la motivation qui en découle. J'ai énormément de reconnaissance, car durant ma maîtrise, je suis passée par 6 mois qui ont été assez difficiles pour moi, et Iulia a eu la patience et l'empathie de respecter mon rythme, tout en ayant confiance en mes capacités et en sachant que j'allais passer à travers cette épreuve pour mieux me relever par la suite. Son soutien a réellement été très précieux, car derrière tout parcours académique se trouve un-e humain-e qui a parfois besoin d'un arrêt, sans la pression sociale parfois ressentie de devoir aller rapidement. Et Iulia a su m'offrir cet équilibre entre soutien académique et soutien humain. Bien sûr, celui-ci ne s'est pas arrêté là, car elle m'a aussi aidé à rédiger ma demande de bourse FRQNT, que j'ai réussi à avoir. Finalement, les relectures pointilleuses des versions antérieures de ce mémoire, le temps qu'elle y a consacré et la motivation à le rendre le meilleur possible m'ont aidé dans l'apprentissage d'une rédaction soignée, et dans ce désir incessant d'incarner la meilleure version de moi-même. Ses relectures ont donc été précieuses pour moi et pour ce mémoire. Merci à toi Iulia pour cette direction merveilleuse de maîtrise que j'ai eu la chance de partager avec toi.

Un autre remerciement à toute l'équipe de Ngogo, à Samuel qui m'a accueilli avec le cœur ouvert, et à tous les assistants de recherche ougandais qui m'ont impressionné par leur qualité de travail, leur connaissance de la jungle et des chimpanzés. Merci à l'Université de Makerere (MUBFS) qui a accepté que j'aie mener ma recherche sur le terrain.

Merci aux membres du département d'anthropologie, qui durant mon baccalauréat et ma maîtrise, m'ont impressionné par leur soutien aux étudiants-es. J'ai quitté la France à 16 ans, car j'ai trouvé que les universités y étaient très élitistes, et j'ai trouvé mon bonheur à l'Université de Montréal grâce à son ouverture, son écoute particulière des étudiants-es, et la motivation qu'elle transmet.

Un dernier remerciement à Jean-Pierre Lefevbre, mon ancien TGDE avant sa retraite, qui ne pourra sûrement pas le lire. Cet homme plein d'humanité qui m'a touché par sa douceur authentique et par ses commentaires positifs quant à mon parcours académique. J'adorais aller discuter avec lui dans son bureau et lui demander des conseils. Il trouvait toujours le moyen de me guider, me rassurer, me parler franchement et me féliciter de mes réalisations.

1 Introduction

1.1 Étude de l'ontogénie comportementale

Plusieurs modèles socio-écologiques appuient l'idée selon laquelle le succès reproducteur des femelles est dépendant de l'accès à la nourriture, puisque la nutrition doit permettre leur survie et celle de leurs progénitures à travers les périodes successives de gestation et de lactation (Barelli et al. 2008). D'autre part, le succès reproducteur des mâles serait dépendant de l'accès aux femelles (Bateman 1948), puisqu'au plus de partenaires et de copulation le mâle entreprend avec la femelle, au plus il a de chance de donner suite à la naissance d'une de ses progénitures (Andersson 1994; Chism et Rogers 1997; Trivers 1972;). Globalement, l'organisation sociale, les facteurs écologiques (ex. accès à la nourriture, domaine vital), biologiques (ex. investissement parental, gestation) et le système de dispersion/philopatrie impliquent un apprentissage de comportements relatifs au système duquel répond l'animal, en plus de différences sexuelles dans les décisions prises par les individus (Pereira et Altmann 1985). Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) suivent un modèle de philopatrie mâle, c'est-à-dire que les mâles restent dans leur groupe natal toute leur vie et que les femelles dispersent dans un nouveau groupe à l'âge de la maturité sexuelle (Hashimoto et al. 2008). Les femelles se retrouvent donc dans un contexte dangereux où elles doivent migrer et réussir à s'intégrer dans un nouveau groupe (Kahlenberg et al. 2008). Les comportements découlant de ces stratégies adaptatives prennent forme dès la naissance pour se solidifier au courant de la jeunesse :

Le développement comportemental des primates ne peut être considéré à juste titre que comme un processus qui dure toute la vie et qui se traduit par un modelage et un remaniement continu des façons dont l'individu réagit à la myriade de caractéristiques écologiques et sociales de l'environnement (traduit de l'anglais, p217, Pereira et Altmann 1985).

L'étude de l'ontogénie du développement des comportements dès le plus jeune âge est donc révélatrice puisque c'est cet apprentissage qui permet une maîtrise suffisante des comportements visant à la survie des individus une fois rendus à l'âge adulte. Cette étude est une condition *sine qua non* pour la compréhension de l'implication des *patterns* de dispersion sur l'écologie comportementale et sur les relations entre mâles et femelles (Pereira et Altmann

1985). De plus, l'étude de l'ontogénie comportementale chez les chimpanzés permet de faire des liens avec l'ontogénie comportementale chez les enfants humains tout en permettant une meilleure compréhension du développement social tout au long de la vie de ces derniers (Chapais 2015). Cela permet d'éclairer les raisons éventuelles de certains comportements en comprenant mieux le développement social au courant de la vie, et les raisons de l'apparence de ces comportements et le rôle qu'ils jouent dans les stratégies reproductives et sociales respectives aux mâles et aux femelles.

Chez les enfants humains, les différences sexuelles dans le comportement sont un champ d'études très développé qui laisse apparaître le débat de l'inné vs l'acquis, ou le biologique vs les influences sociales dans la formation des comportements (Marchand 2012). Chez les primates non-humains, les différences sexuelles dans les comportements apparaissant dès le plus jeune âge n'ont pas encore été largement étudiées et requièrent une attention particulière. Ainsi, le chapitre un se penchera sur les différences sexuelles en termes d'investissement parental, afin de mieux comprendre les stratégies adaptatives relatives à chaque sexe et des comportements qui en découlent et se développent tôt dans le développement des individus (Pereira et Altmann, 1985). L'effet de la parité maternelle sur l'investissement parental des mères sera approfondi afin de saisir la relation entre la mère et la progéniture (Stanton et al. 2014). Par la suite, sera fait un compte-rendu des précédentes études sur le développement ontogénique des progénitures et des effets de l'âge, du sexe et de la parité maternelle sur certains comportements. De cela découlera une explication du toilettage social et des différences sexuelles relevées entre les mâles et les femelles adultes, ainsi que du toilettage et des interactions sociales chez les progénitures. Finalement, les objectifs du présent mémoire seront élaborés.

1.1.1 Investissement parental et parité maternelle

Dans le règne animal, il est possible d'observer chez les adultes des stratégies adaptatives de survie et de reproduction impliquant une différence dans le taux d'investissement parental selon le sexe (Archer 2009). Ces différences sexuelles peuvent laisser percevoir des différences comportementales importantes quant aux interactions et comportements sociaux des individus qui, par ailleurs, se développent dès le plus jeune âge (Pereira et Altmann 1985). Les femelles

chimpanzés ont généralement un degré d'investissement parental supérieur à celui des mâles, impliquant une relation importante avec leurs progénitures (Goodall 2010) et un rôle fondamental dans leur apprentissage comportemental (Bardi et Huffman 2002). Chez les humains, les femmes ont une stratégie qui est dite qualitative : elles sont plus sélectives dans le choix des partenaires afin de s'assurer de la haute « qualité » du mâle et des soins qu'il pourra procurer à la progéniture (Andersson 1994). Les femmes préféreraient ainsi la perception d'ambition, de générosité et de ressources matérielles chez leurs partenaires (Buss et al. 2001) alors que les hommes valoriseraient la jeunesse, l'attractivité (Jasińska et al. 2004) et la fidélité puisqu'elle augmente le degré de certitude de paternité (Trivers 1972). Néanmoins, cette vision issue des années 70 reste très hétéronormée et tend à s'estomper dans les sociétés actuelles où il faut désormais tenir compte de l'indépendance économique des femmes (Vapnek 2009). Par ailleurs, parce que l'investissement maternel est plus élevé (production des ovocytes, gestation, lactation, protection, etc.) et qu'il est plus important pour la valeur sélective inclusive des femelles et des progénitures que les soins paternels (Clutton-Brock 1991) ; les femmes, contrairement aux hommes, ne peuvent pas se permettre de subir les hauts coûts de l'agression physique lorsqu'un conflit apparaît (Campbell 2013 ; Clutton-Brock 2009; Stockley et Bro-Jorgensen 2011). Il se pourrait donc que les femelles soient plus axées sur la collaboration (Melis et al. 2010) et la mise à terme de leurs progénitures alors que les mâles seraient plus axés sur la compétition (Boesch et al. 2006)

Dans le même ordre d'idée, considérer la parité maternelle permet de mieux comprendre les interactions et comportements des chimpanzés, que ce soit entre la mère et sa progéniture, la mère avec d'autres femelles du groupe, ou encore la position hiérarchique de la mère au sein du groupe. Chez les femelles chimpanzés du Parc National de Gombe, l'intervalle de naissance plus long qui suit la première naissance représente la grande quantité d'investissement en termes de soins maternels envers leurs premiers nés (Jones et al. 2010). La parité maternelle révèle aussi les relations entre la mère et sa progéniture ; et permet de mettre en lumière le développement ontogénique comportemental des immatures envers la mère et d'autres membres du groupe selon la monoparité ou multiparité de leurs mères (Stanton et al. 2014). Fairbanks (1988) a démontré l'importance des soins maternels pour la survie des progénitures chez des singes verts

(*Cercopithecus aethiops sabaesus*) ; et la capacité des femelles à adapter leurs soins maternels selon la qualité de leur propre expérience passée. Par exemple, les femelles ayant perdu une progéniture vont initier plus de contacts ventraux, être plus vigilantes de la proximité avec leurs nouveau-nés, et les toiletter plus souvent que les mères qui n'ont pas perdu de progénitures et que les mères monopares ayant réussi avec succès les soins permettant la survie de leurs progénitures (Fairbanks 1988). Toujours en lien avec l'expérience maternelle supérieure chez les mères multipares, les mères chimpanzés multipares (*P. t. schweinfurthii*) partagent plus régulièrement de la nourriture prémâchée avec leurs progénitures (Bădescu et al. 2020). La parité maternelle est par ailleurs un facteur essentiel dans la qualité des soins procurés aux progénitures. En effet, le premier nouveau-né d'un parent est issu d'une mère jeune et qui a peu d'expérience dans l'éducation d'une progéniture (Fairbanks 1996). Une autre étude chez des macaques rhésus (*Macaca mulatta*) a démontré que les mères monopares sont en général plus jeunes et moins confiantes que les mères multipares (Holley et Simpson 1981). Le plus jeune âge des mères monopares impliquerait qu'elles soient encore en train d'investir dans leur développement et maturation somatique (Bercovitch et al. 1998). De plus,

Le manque d'expérience dans les soins maternels semble rendre les mères plus anxieuses, et s'observe chez les dyades mères-immatures de macaques rhésus par la haute fréquence d'approches et d'éloignements effectués par les mères primipares envers leurs progénitures (Holley et Simpson 1981).

Ainsi, une variété de facteurs diffère entre les mères monopares et multipares qui peuvent affecter la manière dont les femelles vont interagir avec leurs progénitures, ce qui peut mener à une variation dans les patterns de socialisation durant le développement ontogénique des progénitures et une fois rendu à l'âge adulte.

1.2 Développement ontogénique du comportement social chez les chimpanzés

Comme nommé précédemment, la compréhension du développement ontogénique du comportement et des processus de socialisation chez les espèces de primates non humains s'avère très utile pour explorer ces mêmes aspects chez les humains (Western 1979). De la même

manière que chez l'espèce humaine, les juvéniles primates non humains passent par un processus de développement comportemental et physique dès la naissance jusqu'à la mort de l'organisme (Pereira et Altmann 1985). Ce processus est intrinsèquement lié aux caractéristiques biologiques de l'animal, et à celles de son environnement écologique et social (Altmann 1979). Pour assurer sa survie, il est donc important pour le primate d'apprendre l'acquisition efficace de nourriture, des rangs hiérarchiques au sein du groupe social, l'acquisition de partenaires préférentiels, l'éducation des progénitures ou encore l'évitement des prédateurs et des agressions (Pereira et Altmann 1985). Les sections ci-dessous rapporteront le développement ontogénique et la variation de certains comportements (le jeu, le sevrage et la consommation de nourriture, les co-déplacements accrochés à la mère et l'indépendance spatiale) en relation avec l'âge et le sexe de la progéniture, et la parité maternelle. Le toilettage social ne sera pas élaboré puisqu'il sera approfondi dans la prochaine section (Section 1.3); mais les comportements énoncés précédemment permettront une meilleure compréhension des interactions sociales durant la jeunesse, et leurs éventuelles implications une fois l'âge juvénile et adulte atteint. De plus, cela pourra permettre de faire des parallèles avec le développement du toilettage social et de voir comment celui-ci peut aussi varier avec l'âge, le sexe et la parité maternelle.

1.2.1 Comportement des progénitures et âge

Le processus de maturation et de socialisation évolue à travers des phases développementales transitoires : l'enfance, la juvénescence, l'adolescence et le passage à l'âge adulte. L'enfance représente la période durant laquelle la progéniture est totalement dépendante de la mère pour la nourriture ou les déplacements. Lors d'un apparent danger tel que des changements climatiques, des menaces d'agressions de congénères ou de prédateurs, la progéniture va se réfugier chez la mère (Baldwin 1977). En effet, pendant la première année de vie des macaques japonais (*Macaca fuscata*), les progénitures passent leurs 3 premiers mois en contact ou en proximité avec leurs mères. Elles commencent à consommer de la nourriture solide entre 3 et 6 mois, et sont de plus en plus encouragées par la mère à explorer leurs environnements sociaux et à interagir avec d'autres membres du groupe social (Bardi et Huffman 2002). Plus la progéniture vieillit, plus l'influence de sa mère diminue et l'indépendance sociale complète se solidifie (Bardi et Huffman 2002). Entre 0 et 9 mois, l'influence de la mère reste

cependant importante et va influencer le degré d'exploration de l'environnement de la progéniture. En effet, plus la mère est protectrice, moins sa progéniture est attirée par l'exploration de son environnement externe durant sa première année de vie. Au contraire, plus la mère rejette sa progéniture (c.-à-d. éloignement, contact avec l'enfant rompu), plus la progéniture interagit avec d'autres membres du groupe que la mère (Bardi et Huffman 2002). L'exploration réduite de l'environnement est aussi marquée par la protection de la mère chez les singes ververts (*Chlorocebus pygerythrus*) (Fairbanks et McGuire 1988) ; alors qu'au contraire, chez les macaques rhésus, plus la mère est protectrice durant la première année de vie, plus la progéniture explore l'environnement extérieur (Simpson 1985). Au niveau de l'aspect nutritionnel, le sevrage chez les macaques japonais se fait autour de 1 an, et c'est à cette période qu'est considéré le passage à la phase juvénile (Fedigan et Asquith 1991). Chez les chimpanzés, l'allaitement, ou le fait de sucer le téton de sa mère est un comportement qui ne diminue pas considérablement avec l'âge jusqu'au sevrage, ce qui laisse suggérer qu'il permet à la fois de combler un besoin nutritionnel ainsi que social (par exemple, relié au confort) (Bădescu 2017; Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Par ailleurs, entre 6 mois et 4 ans, la mère chimpanzé partage de la nourriture prémâchée avec sa progéniture (Bădescu et al. 2020).

Le passage à la juvénescence se fait donc lorsque la progéniture est capable de se nourrir seule (elle est donc sevrée) (Sellen 2001). Ainsi, plus la progéniture vieillit, plus elle se nourrit de manière indépendante sur de la nourriture solide (Pereira et Altmann 1985). Elle peut aussi se thermoréguler et se déplacer sans l'aide de la mère (Nakamura et Nishie 2019). Elle commence donc à se nourrir et se déplacer avec le groupe social, entreprend l'exploration de son environnement et commence à jouer et complexifier les interactions sociales avec ses pairs (Cordoni et Palagi 2011; Lonsdorf, Anderson et al. 2014). Leur relation avec leur mère reste cependant présente et s'observe, par exemple, dans la quantité de toilettage échangée avec celle-ci (Pereira et Altmann, 1985). C'est avec le début de la puberté que se déroule le passage à l'adolescence, qui demeurera jusqu'à l'atteinte de la capacité de se reproduire (Yerkes et Elder 1936). Pour les femelles, ce passage est marqué lorsqu'elle donne naissance à une progéniture viable, et pour les mâles lorsqu'ils copulent avec une femelle adulte alors que la possibilité de se reproduire se présente à travers l'éjaculation dans la femelle et non pas simplement de la monte

sociale (Kraemer et al. 1982). De plus, les adolescents ou les jeunes adultes mâles et/ou femelles (dépendamment de l'espèce de primates) vont émigrer de leurs groupes natals.

Le jeu social, comportement variant selon l'espèce, le sexe et l'âge, est un critère important pour l'acquisition de compétences sociales et le développement d'associations préférentielles/affinitaires (Enomoto 1990). Chez les chimpanzés, les jeux sont répertoriés entre ceux impliquant la locomotion et l'acrobatie (« *locomotor-rotational/acrobatic (LR-play)* ») et ceux de bataille (« *rough and tumble play (R&T)* »). Les jeux sociaux sont avant tout expérimentés entre la mère et sa progéniture, leur quantité et qualité prédisant la fréquence que la progéniture jouera avec ses pairs (MacDonald 1993). Comme chez les enfants et adolescents humains, le R&T semble avoir pour les chimpanzés immatures un rôle dans la socialisation et le développement de compétences psychologiques et du développement moteur; alors que chez les juvéniles le R&T inclut des éléments compétitifs qui seront plus tard utilisés pour établir des relations sociales de dominance, due à l'information obtenue sur les forces et les faiblesses des membres du groupe à travers le jeu (Cordoni et Palagi 2011). Chez les chimpanzés du Parc National de Gombe, le pic du jeu social chez les progénitures de 0 à 5 ans arrive à environ 2 ans (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014).

Par ailleurs, Sarringhaus et al. (2014) ont démontré que la locomotion des chimpanzés évolue tout au long de la maturité sexuelle. Les nourrissons les plus jeunes (< 6 mois) sont portés par la mère d'abord ventralement puis dorsalement. Au fur et à mesure qu'ils vieillissent, les progénitures utilisent principalement les membres supérieurs pour se déplacer (incluant la locomotion suspensive). À l'âge juvénile (vers 5 ans selon les auteurs), le temps passé à se suspendre diminue, et celui passé à s'asseoir, marcher et courir augmente. Finalement, à l'âge adolescent (entre 10 et 13 ans), l'utilisation de la locomotion quadrupède augmente et persiste durant l'âge adulte. Comparativement aux chimpanzés, les gorilles des montagnes (*Gorilla gorilla beringei*), commencent à utiliser la quadrupédie qui dominera leur locomotion à l'âge de 10 mois, pour atteindre leur locomotion adulte entre 2 et 4 ans (Doran 1997).

1.2.2 Comportement des progénitures et sexe

Les comportements vus dans la section 1.2.1 seront dorénavant examinés non plus en termes de développement avec l'âge, mais en termes de développement et de différences sexuelles.

Il a été souligné précédemment que la juvénescence se fait lorsque la progéniture est sevrée et se nourrit seule. Le rapport à la nourriture est cependant relativement différent selon le sexe de l'animal. En effet, l'organisation sociale de type philopatrie mâle implique que les mâles vont établir une hiérarchie de dominance dans laquelle ils vont défendre le territoire du groupe natal et vont établir un noyau relationnel entre eux. Les femelles chimpanzés vont avoir tendance à se nourrir et se promener dans des noyaux territoriaux qui se chevauchent alors que les mâles se dispersent sur tout le domaine vital (Murray, Mane, et Pusey 2007). En comparaison aux mâles, les femelles récoltent plus souvent des insectes via l'utilisation d'outils, et les mâles vont avoir tendance à chasser des proies vertébrées plus régulièrement que les femelles (McGrew 1979). Malgré ces différences sexuelles marquées à l'âge adulte, entre 0 et 5 ans, aucune différence entre les sexes n'est observée en ce qui concerne l'allaitement, ou le fait de sucer le téton de la mère chez les chimpanzés. De même, aucune différence sexuelle n'a été reliée au temps dédié à manger de la nourriture solide (Lonsdorf, Markham, et al. 2014), probablement parce que l'alimentation est aussi importante pour supporter la compétition une fois rendue à l'âge adulte entre mâles, que pour supporter l'âge de la première reproduction/progéniture chez les femelles.

Au niveau du jeu, les enfants mâles chimpanzés (*P. t. schweinfurthii*) participent à plus de jeu social que les enfants femelles à partir d'un âge plus jeune, alors que le pic du jeu social des femelles arrive plus tard dans l'enfance (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014). De même, chez les macaques rhésus, les enfants mâles démontrent plus de R&T, de jeu de chasse et d'initiation du jeu (Brown et Dixson 2000).

Concernant les déplacements accrochés à la mère, il a été observé que chez les chimpanzés entre 0 et 5 ans, les rejetons se déplacent de plus en plus sur le dos de la mère et de moins en moins ventralement. Par ailleurs, cette transition se fait plus tôt chez les mâles que chez les femelles (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014). De même, les mâles commencent à se déplacer

seuls ou de façon indépendante plus tôt que le font les femelles. En effet, les progénitures mâles s'éloignent de leur mère vers l'âge de 3 ans, et continuent à s'éloigner de plus en plus comparativement aux progénitures femelles (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Ainsi, le développement moteur arrive plus tôt chez les enfants mâles que les enfants femelles, dû, entre autres, au fait que les mâles ont une plus forte dose de testostérone permettant de développer plus facilement les terminaisons nerveuses musculaires et la masse musculaire nécessaires à cette indépendance (Muehlenbein et Watts 2010).

1.2.3 Comportement des progénitures et parité maternelle

Une étude chez les chimpanzés du parc National de Gombe a démontré que les progénitures de mères monopares reçoivent plus de toilettage, d'allaitement et de jeu avec leurs mères que celles issues des mères multipares (Stanton et al. 2014). Une autre étude faite par Nguyen et al. (2012) sur 34 dyades mères-immatures de babouins jaunes du Kenya (*Papio cynocephalus*) se penche sur l'impact de la parité maternelle sur les contacts corporels, l'allaitement (c.-à-d. le contact avec le téton) et les dynamiques développementales de l'indépendance des nouveau-nés. Plus la mère avait eu de progénitures avant le nouveau-né, et par conséquent plus d'expérience, plus celui-ci initiait des changements dans les contacts entre lui et sa mère. Les auteurs avancent que les mères babouins deviennent de moins en moins restrictives, plus tolérantes et encourageantes face à l'indépendance de sa progéniture ; et ce de plus en plus avec chaque progéniture subséquente à la première. L'hypothèse appuyée par les auteurs est que les mères multipares sont plus permissives, car elles sont plus compétentes et efficaces pour offrir des soins aux nourrissons que les mères monopares (Nguyen et al. 2012). Ainsi, les progénitures de mères multipares ayant plus d'expérience acquièrent plus rapidement et plus jeune leur indépendance au niveau locomoteur, nutritionnel et social (Fairbanks 1996).

Au niveau de l'aspect nutritionnel chez les macaques rhésus, les progénitures de mères monopares sont plus souvent allaitées que celles issues de mères multipares. De plus, les progénitures de mères monopares ont plus de contacts avec le téton par session (Gomendio 1989). L'auteur propose l'idée selon laquelle les mères monopares allaiteraient davantage leurs progénitures, car, étant des reproductrices saisonnières, elles ne peuvent produire du lait qu'à

un rythme lent et sont contraintes physiquement avant de se reproduire à nouveau ; contrairement aux mères multipares qui ont des intervalles de naissance moins longs en plus d'avoir atteint une taille, un poids et un taux de gras plus élevé (Mori 1979; Wilson et al. 1988) que les mères monopares (Bercovitch et al. 1998). Par ailleurs, chez les chimpanzés de Ngogo, les mères multipares auraient plus tendance à participer au partage de nourriture prémâchée avec sa progéniture que les mères monopares; suggérant une composante d'apprentissage à ce comportement acquis par l'expérience maternelle (Bădescu et al. 2020).

En outre, une étude par Holley et Simpson (1981) menée sur 46 dyades de macaques rhésus démontre que les progénitures issues de mères monopares reçoivent plus d'agression d'autres femelles adultes du groupe, et plus d'approches et d'éloignements de leurs mères que celles issues de mères multipares. Les progénitures femelles ont tendance à être plus protégées par leurs mères monopares et passent plus de temps en position ventrale et en contact avec le téton ; alors qu'à l'inverse, les mères multipares protègent plus leurs progénitures mâles que leurs progénitures femelles (Holley et Simpson 1981). De manière générale, ces différences mèneraient à une indépendance plus tardive des progénitures issues de mères monopares (Bardi et Huffman 2002). En effet, comme mentionné ci-dessus, les mères multipares ont tendance à être moins restrictives et plus tolérantes à l'indépendance de leurs immatures (Nguyen et al. 2012; Berman 1984). Chez un groupe de macaques japonais, les progénitures qui sont plus protégées par leurs mères ont tendance à être moins attirées par l'environnement extérieur, alors que celles qui sont moins protégées voir rejetées par leurs mères interagissent plus souvent avec d'autres membres du groupe, juvéniles et adultes (Bardi et Huffman 2002). Chez les macaques rhésus, les taux de mortalité de progénitures issues de mères monopares seraient deux fois plus élevés que ceux observés pour les progénitures issues de mères multipares (Bercovitch et al. 1998). Chez des chimpanzés non captifs à Gombe (Tanzanie), les premiers-nés et les immatures qui suivent ont les mêmes chances de survie.

En passant plus de temps à pratiquer les soins parentaux que les mères multipares, les femelles monopares semblent compenser pour leur présumée pauvre condition et leur manque d'expérience [leur jeune âge et leur basse position dans la hiérarchie sociale] » (traduit de l'anglais, p.487, Stanton et al. 2014).

De plus, durant la première année de vie, les progénitures issues de mères monopares se font allaiter, toiletter et jouent plus avec leurs mères que celles issues de mères multipares (Stanton et al. 2014). Stanton et al. (2014) avancent l'idée selon laquelle la mère toilette plus souvent son premier-né dû à l'absence de distraction causée par un frère ou une sœur plus âgée. La parité de la mère n'influence cependant pas la quantité de jeu ni le toilettage reçu par d'autres individus que la mère, sauf durant la première année de vie de la progéniture. Au niveau de l'apport nutritionnel, considérant que la composition du lait est inconnue, deux hypothèses sont soulignées par les auteurs pour expliquer le fait que les premiers nés têtent plus souvent la mère. Premièrement, ils compensent pour leur plus petite taille et leur moins bonne condition (Stanton et al. 2014). Deuxièmement, ils tentent de compenser pour la moins bonne qualité de lait de leurs mères monopares (Hinde et Milligan 2011). Par ailleurs, les mères monopares passent plus de temps à interagir avec leurs progénitures, soit parce que les progénitures n'ont pas de frères ou de sœurs plus âgées avec lesquels interagir, ou encore parce que les mères manquent d'expérience dans leurs manières de gérer leur temps (Stanton et al. 2014).

Finalement, il a été observé chez les primates non-humains, dont les chimpanzés, la présence de soins-alloparentaux dirigés majoritairement par les frères et sœurs plus âgés des progénitures (Goodall 2010). La parité maternelle est donc un facteur important puisque les progénitures issues de mères multipares reçoivent plus de soins alloparentaux (ex. manipulation des nourrissons) que celles issues de mères monopares (Bădescu et al. 2016). Comme suggéré par Bădescu et al. (2016), les futures recherches devraient se pencher sur l'impact de ces soins alloparentaux chez les mères multipares sur l'accélération du développement ontogénique de sa progéniture ainsi que la réduction des intervalles de naissance suivant la première naissance (Jones et al. 2010).

1.3 Toilettage social

Comparativement aux comportements ci-dessus, le toilettage est moins étudié chez les progénitures, mais très rapporté chez les adultes. Pratiquement tous les animaux se toilettent eux-mêmes, mais le toilettage social est moins commun en dehors des primates, et n'occupe pas la même intensité ou le temps dans une journée que cela occupe chez ces derniers (ex. jusqu'à

20% de leur temps journalier chez les géladas (Dunbar 2010)). Le toilettage occupe plusieurs fonctions, de la fonction utilitaire de nettoyage à la fonction de communication sociale (Saunders et Hausfater 1988) ; et peut être dirigé vers soi-même ou vers un ou des partenaire(s) (Cooper et Bernstein 2000). D'une part, le toilettage permet l'examen visuel de proche et la manipulation des poils et de la peau avec les lèvres sorties ou les doigts afin d'enlever les résidus de poussière, les peaux mortes, les objets coincés ou les insectes tels que les tiques (Falk 1958). L'aspect fonctionnel de se débarrasser des ectoparasites a déjà été démontré chez les gorilles, les vervets, les gibbons, les chimpanzés et les macaques japonais, qui se toilettent dans des endroits inaccessibles par l'animal toiletté (Hutchins et Barash 1976). D'autre part, comme le jeu social chez les immatures, il permet de comprendre et révéler la création de relations sociales entre individus ainsi que leur degré de sociabilité (Kanngiesser et al. 2011).

En effet, le toilettage représente un investissement social qui permet de quantifier les associations sociales entre individus à travers le temps passé à échanger, recevoir ou donner ce service. Une étude faite chez les babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) démontre qu'il permet aussi de réparer des relations après des conflits ou de rétablir des liens suite à une période d'absence (Judge, Griffaton, et Fincke 2006). Bien que le toilettage peut aussi être utilisé en dehors d'éléments perturbateurs et stressants, une analyse regroupant diverses études faites chez des chimpanzés, des macaques rhésus et japonais, des babouins hamadryas (*Papio hamadryas*), des cercopithèques ascanes (*Cercopithecus ascanius schmidtii matsche*), et des gorilles des Montagnes démontre qu'il peut aussi être une réponse à la tension que l'émetteur et/ou le récepteur a générée à partir d'évènements qui menacent l'intégration de l'émetteur et/ou le récepteur au sein du groupe (Terry 1970). Les évènements observés sont les attaques physiques menant à des blessures, l'activité sexuelle, les naissances et le rang social. En effet, chez certains groupes de macaques bonnets du Sud de l'Inde (*Macaca radiata*), une corrélation linéaire entre la sévérité de la blessure et le toilettage a été reportée (Simonds 1965). Quant aux activités sexuelles, il semblerait qu'il y a une présence considérable de toilettage avant et juste après la copulation (Goodall 1965); acte qui générerait beaucoup de tensions et de stress (Jay 1965). De plus, il paraîtrait que les macaques rhésus femelles en œstrus sont souvent attaquées par les mâles du groupe puisqu'elles sont une ressource rare; et que leur intégration au groupe

est plus difficile, car elles se voient retirées des activités centrales de celui-ci (Southwick 1965). Considérant cette intégration tenue dans le groupe, elles seraient fréquemment la cible de toilettage d'autres membres du groupe, mâles et femelles confondus (Waal et van Roosmalen 1979; Terry 1970). Ces observations appuieraient l'hypothèse de Terry, selon laquelle l'intégration affaiblie de ces femelles résulterait dans des tensions qui seraient réduites par le toilettage. En outre, la présence d'un nouveau-né serait hautement propice à des tensions puisque l'intégration de la mère au groupe serait menacée et sa position dans la hiérarchie de dominance pourrait être diminuée (singes langur d'Inde (*Semnopithecus entellus*) et babouins chacma (*Papio ursinus*) (Jay 1965; Hall 1965). Ceci résulterait en un toilettage fréquent des nouvelles mères par d'autres femelles (Jay 1965). Finalement, par rapport au rang social, les macaques japonais mâles ayant une position subordonnée auraient plus tendance à toiletter les progénitures (Itani 1959). Ceci serait expliqué par une tentative de réduire la tension associée avec une position instable et subordonnée et d'augmenter l'intégration du mâle en question au sein du groupe. Ainsi, le toilettage permettrait de réduire les tensions et augmenterait la solidarité du groupe dû à l'échange constant de toilettage entre eux. Les membres particulièrement concernés par les activités de toilettages sont ceux étant blessés, les femelles en œstrus, les nouveau-nés, les mères, les mâles dominants et subordonnés, et les femelles en général ; autrement dit tous les membres du groupe (Terry 1970).

L'hypothèse de réduction des tensions n'est cependant pas appuyée par toute la littérature et les fonctions du toilettage semblent varier d'un-e auteur-e à l'autre. Par exemple, chez des groupes de babouins jaunes (*Papio cynocephalus*), Altmann n'a pas trouvé de corrélation entre le toilettage et le rang de dominance (Sade 1982). Chez les macaques rhésus, Kapsalis et Berman appuient l'idée que bien que le toilettage soit relié à la parenté et corrélé avec la tolérance et la solidarité, ces primates n'échangeaient pas de toilettage contre de l'aide (Kapsalis et Berman 1996). Dunbar (2010) soutient l'hypothèse selon laquelle la fonction principale du toilettage est associée avec les liens sociaux en offrant un environnement qui renforce l'engagement dans une relation. « *Les principales observations qui supportent cette affirmation sont que le toilettage social est fortement corrélé avec la taille du groupe social et que les partenaires de toilettage ont tendance à être cohérents et persistants à travers le temps* » (Traduit

de l'anglais, p.262, Dunbar 2010). Une autre étude faite chez les macaques d'Assam (*Macaca assamensis*), société à philopatrie femelle, appuie l'hypothèse selon laquelle le toilettage a comme fonction d'établir et de maintenir des liens sociaux, plutôt qu'un mécanisme spécifique pour obtenir un accès à des partenaires sexuels ou tout autre acte réciproque en termes de services ou de faveurs (Cooper et Bernstein 2000).

Le toilettage observé chez les primates non humains peut aussi être comparé à l'emphase du toucher chez les humains qui prend la forme de caresses et de câlins ; comportements qui sont usuellement réservés à la sphère des relations intimes, tout comme une grande partie du toilettage chez les primates non humains (Dunbar 2010).

Comme observé durant le toilettage social des primates et que nous verrons plus en profondeur ci-dessus, les femmes dévouent lors de leurs contacts avec leurs enfants un grand temps à tripoter leurs cheveux et s'occuper de blessures ou d'autres imperfections. Bien que l'entretien des cheveux ait été professionnalisé dans les sociétés modernes, il reste que c'est une chose très personnelle et que bien des femmes préfèrent utiliser le même coiffeur tout le temps. Dans les cultures traditionnelles, telles que les chasseurs-cueilleurs *!Kung San* d'Afrique du Sud, les femmes forment des cliques distinctes d'entretien de cheveux qui se tressent exclusivement les cheveux (Sugawara 1984). En fait, il semblerait que le contact physique a des connotations émotionnelles et sociales qui dépassent parfois tout ce qui peut être exprimé avec le langage f.

Dans la littérature sur les primates, plusieurs idées sont mises de l'avant quant aux aspects fonctionnels évolutifs du toilettage. Parmi elles, nous avons vu ci-dessus l'idée selon laquelle le toilettage est une ressource échangeable directement (soit sous forme de toilettage réciproque ou de support coalitionnaire) dans le moment présent : c'est l'idée du marché biologique (Noë 2001). Pour Dunbar (2010), l'aspect évolutif du toilettage s'expliquerait plutôt par le climat de confiance qui est créé grâce à la relation de toilettage, préalable au support coalitionnaire. Cette confiance serait générée par les neuroendocriniens relâchés durant le toilettage entre deux individus, composante cognitive des liens sociaux. Ces hypothèses, bien que pertinentes, restent néanmoins à approfondir et à affirmer.

1.3.1 Toilettage chez les femelles

Seyfarth (1977) a proposé un modèle du toilettage social au sein des singes femelles, basé sur l'explication de la distribution du toilettage selon des principes organisateurs tels que l'attraction envers les individus élevés dans la hiérarchie et envers les apparentés. Suite à une révision d'étude sur 27 groupes sociaux composés de femelles (incluant plusieurs espèces de cercopithèques et de céboïdes), Schino (2001) teste la validité des principaux organisateurs énoncés ci-haut. En ce qui concerne l'attraction envers les individus de haut rang, l'auteure démontre en effet que les femelles de haut rang reçoivent plus de toilettage que celles de bas rang (pas de différence entre céboïdes et cercopithèques), supportant l'hypothèse selon laquelle il y aurait une attraction sociale envers les femelles de haut rang en éventuel échange de support coalitionnaire. Après avoir comparé la quantité de toilettage dirigé envers les apparentés, l'auteure valide aussi l'hypothèse selon laquelle les singes femelles démontrent une forte préférence envers leurs apparentés (Schino 2001). Il faut néanmoins rappeler que cela ne peut pas être le cas pour les chimpanzés puisque les femelles se dispersant, elles se retrouvent principalement dans des groupes sans leurs apparentés.

Ce modèle socio-écologique de l'échange de toilettage en échange de support coalitionnaire a cependant été critiqué dans la littérature. Henzi et Barrett (1999) suggèrent que le toilettage est en réalité rarement échangé contre un support coalitionnaire direct (ou échange indirect), que ce soit dans la nature ou en captivité, chez les primates en général. Ils appuient plutôt l'hypothèse selon laquelle le toilettage est un outil qui permet de « tester » la relation, c'est-à-dire de créer un environnement de confiance entre les animaux, duquel découlerait indirectement une aide dans les interactions compétitives. Ainsi, les femelles chercheraient d'abord à créer des associations solides utilisant le toilettage, et de ces associations découlerait de l'aide coalitionnaire; plutôt que l'hypothèse précédente qui prétend un lien de causalité direct entre le toilettage et l'aide coalitionnaire. Pour soutenir cette hypothèse, les auteurs font appel aux données sur les babouins chacma de Mkuze (*Papio Ursinus*, Afrique du Sud) qui démontrent que malgré la grande présence d'agressions entre elles, très peu de formations coalitionnaires sont observées ; ou encore pour les babouins chacma d'Okavango, même lorsque la nourriture était très rarement contestée (impliquant donc peu ou pas de compétition), les femelles

maintenaient de fortes relations de toilettage entre elles. De plus, les femelles ne toilettent pas nécessairement plus leurs apparentés (Henazi et Barrett 1999). Chez les femelles chimpanzés, les associations sont influencées par les conditions démographiques : plus le groupe est petit plus les associations sont centralisées, alors que plus le groupe est grand plus les femelles se regroupent sous forme de *clusters* (Lehmann et Boesch 2009b). Muroyama (1991) démontre que chez des femelles sauvages de macaques japonais, la réciprocité immédiate du toilettage a lieu seulement lorsque les femelles ne sont pas fortement affiliées. La réciprocité est repoussée à plus tard lorsqu'elles les femelles sont affiliées :

Cela suggère que les femelles utilisent le toilettage comme une commodité, et supporte notre suggestion que les femelles réciproquent de manière immédiate dans le but de prévenir la triche puisque les partenaires non familiaux démontrent plus de réciprocité immédiate que les partenaires familiaux f.

En outre, il a été suggéré dans la littérature que le toilettage sert une fonction affiliative, c'est-à-dire qu'il permet des liens sociaux plus forts entre les membres du groupe, par exemple chez les femelles d'une société de primates matrilineaire (Cooper et Bernstein 2000). En effet, il a été noté que les femelles participeraient à plus de toilettage (émission et réception) que les mâles dans un certain nombre de groupes de primates : les adultes galagos (*Galago crassicaudatus*), les capucins graciles (*Cebus nigrivittatus*), les singes vervets (*Cercopithecus aethiops sabaues*), les singes Campbell (*Cercopithecus campbelli lowei*), les macaques rhésus, les macaques à queue de cochon (*Macaca nemestrina*) et les macaques crabiers (*Macaca fascicularis*), les babouins geladas (Mitchell et Tokunaga 1976). De plus, il a été aussi observé que chez les macaques d'Assam, les femelles se toilettent plus entre elles et durant des périodes plus longues que les mâles (Cooper et Bernstein 2000). Il semblerait que chez les gorilles des Montagnes, les femelles ont tendance à toiletter plus que les mâles, et que chez les chimpanzés les deux sexes se toilettent beaucoup (Reynolds 1965). Il est important de souligner que contrairement aux chimpanzés, bonobos et gorilles, ces groupes de singes ne fonctionnent pas selon la philopatrie des mâles. Ils sont soit à philopatrie femelle ou vivent dans des groupes sans mixité sexuelle (Cooper et Bernstein 2000). Quelques nuances ont été apportées avec une autre étude comparative intéressante entre des primates à philopatrie femelle (capucins bruns (*Cebus apella*), grivets (*Cercopithecus aethiops*), macaques japonais, macaques rhésus,

macaques à bonnet, et autres (Hemelrijk et Luteijn 1998)) et à philopatrie mâle (chimpanzés communs), singes araignées de Geoffroy (*Ateles geoffroyi*). Les auteurs démontrent que le sexe qui reste dans le groupe natal a des liens affiliatifs plus fort à travers le toilettage que le sexe qui émigre du groupe natal. Par contre, les auteurs n'ont pas observé que le degré de réciprocité était plus fort entre les espèces de femelles résidentes qu'entre les espèces de femelles qui émigrent du groupe natal (Hemelrijk et Luteijn 1998). Une autre étude sur le terrain faite chez des Titi à collier (*Callicebus torquatus*), espèce territoriale monogame vivant en groupe familial de deux à cinq membres, démontre que le toilettage serait une forme d'investissement parental et permettrait de renforcer les liens sociaux créés entre mâles et femelles. Il semblerait que les mâles et les femelles se toilettent pour des durées équivalentes, bien que durant le coucher du soleil et les temps de repos, la femelle adulte a tendance à plus toiletter le mâle adulte que l'inverse (Kinzey et Wright 1982).

Une autre étude comparative par Schino et Aureli (2008) entre 22 espèces de primates considère le toilettage comme un acte réciproque, soutenant l'idée du marché biologique. Les auteurs ont étudié comment ces primates distribuent leurs comportements altruistes, tels que le toilettage, parmi leurs partenaires; afin de comprendre comment les femelles primates réciproquent le montant de toilettage qu'elles reçoivent. Les auteurs affirment que les femelles ont plus tendance à préférer toiletter les femelles qui les toilettent le plus ; et soulignent qu'il est encore peu clair sur la façon dont elles font leurs choix.

Chez les chimpanzés, Foerster et al. (2015) étudient les similarités dans la dispersion, les associations dyadiques et le toilettage chez 624 dyades durant 38 ans, incluant 17 dyades de femelles apparentées. Ils trouvent que les associations de femelles sont corrélées positivement avec les taux de toilettages, suggérant qu'elles sont les reflets de préférences sociales au sein de ces dyades. De plus, lorsque les partenaires apparentés sont disponibles, les femelles préfèrent s'associer et se toiletter avec eux ; la variabilité des comportements et des associations étant plus grande entre non-apparentés. En règle générale, les associations entre non-apparentés étaient plus fréquentes lorsque les femelles avaient un mâle immature; alors qu'elles étaient plus fréquentes entre apparentés lorsque les femelles avaient une femelle immature. Cela corrobore l'hypothèse des auteur(e)s selon laquelle les relations sociales des femelles qui incluent un

toilettage envers les partenaires préférentiels et/ou les apparentés forment une valeur adaptative potentielle pour les femelles et leurs progénitures (Foerster et al. 2015).

À Ngogo, les associations entre femelles chimpanzés résulteraient d'une affinité plutôt que d'un sous-produit passif de l'occupation du domaine vital, ou encore de liens entre apparentées puisque les femelles se dispersent à l'atteinte de la maturité sexuelle dans un autre groupe (Langergraber, Mitani, et Vigilant 2009). Les modèles d'associations entre femelles sont donc plutôt relatifs à la proximité et au toilettage, éléments stables à travers le temps. De plus, les femelles se toilettent souvent et peuvent s'associer indépendamment du lieu principal de rencontre impliquant les autres membres du groupe (Wakefield 2013). Ces relations sociales différenciées se retrouvent similairement chez les femelles chimpanzés de Taï en Côte d'Ivoire (Afrique de l'Ouest) (Lehmann et Boesch 2009a). Cela impliquerait une ressemblance sur certains aspects avec les associations entre mâles (Langergraber, Mitani, et Vigilant 2009).

1.3.2 Toilettage chez les mâles

Bien que les femelles se toiletteraient plus entre elles chez les macaques d'Assam à philopatrie femelle, Cooper et Bernstein (2000) soulèvent que les mâles toilettent aussi les femelles plus souvent et pour des durées plus longues que les femelles envers les mâles. De plus, les mâles se toiletteraient moins longtemps entre eux que les femelles. Les auteurs échouent cependant à démontrer que le toilettage est performé dans un but de réciprocité en termes de faveur de la part d'individus dominants ; il servirait plutôt à renforcer les liens sociaux.

Xia et al. (2013) avancent l'hypothèse selon laquelle chez les macaques tibétains (*Macaca thibetana*), les mâles utilisent le toilettage comme stratégie de réciprocité dépendamment du rang hiérarchique et des taux d'agressions; soulignant l'importance du « marché biologique », mais aussi du mécanisme comportemental qu'est le toilettage pour s'assurer une réciprocité. Les auteurs ont observé qu'entre des mâles de même rang social, le toilettage était réciproque en termes de taux et de durée; suggérant que le toilettage est utilisé comme un outil social pour maintenir les alliances et les partenaires préférentiels. Dans les dyades composées d'individus ayant un rang social différent, ceux ayant une position sociale plus élevée sont préférés pour être toilettés que ceux ayant un rang social plus bas. De plus, les auteurs ont noté que les individus de

bas rang qui passaient plus de temps à toiletter ceux de haut rang recevaient moins d'agression de leur part que les autres individus de bas rang qui les toilettaient moins souvent. En résumé, les auteurs suggèrent que le toilettage chez les macaques tibétains mâles est une stratégie sociale mise en place dépendamment des relations de rang social, servant à renforcer les liens affiliatifs et à éviter ou promouvoir la réconciliation après une agression (Xia et al. 2013). Le rang social serait aussi un élément important pour le toilettage entre adultes mâles et progénitures chez les singes japonais. En effet, la fréquence de toilettage qu'un mâle toiletterait une progéniture serait reliée à sa position dans le rang social : les mâles ayant une position instable ou facilement interchangeable s'engageraient dans plus de toilettage envers les progénitures du groupe (Itani 1959).

Chez les mâles chimpanzés, le toilettage est une des composantes utilisées pour établir et maintenir les rangs de dominance. Les bénéfices d'un haut rang social incluraient l'accès à la nourriture (Brosnan 2016) et aux partenaires sexuels (Nishida et Hiraiwa-Hasegawa 1987), permettant un plus grand succès reproducteur chez les mâles alpha (Constable et al. 2001). Une étude menée chez trois chimpanzés mâles *alpha* du Parc National de Gombe (Tanzanie) a permis d'établir que ces mâles toilettaient significativement différemment les autres mâles, que les *patterns* de toilettage persistent avant, pendant, et après l'obtention de la position d'alpha ; et qu'ils ont tendance à toiletter également leurs partenaires de haut, moyen et bas rang social (Foster et al. 2009). De plus, les mâles alpha démontreraient une plus grande fréquence de toilettage et recevraient plus de toilettage de leurs partenaires de bas rang qu'ils ne leur en donneraient (Simpson 1973). Il semblerait cependant que dépendamment de la population de chimpanzés étudiés, le rang social est corrélé, ou non, au toilettage. Watts (2000a; 2000b) démontre qu'au Parc National de Mahale et au Parc National d'Ouganda, les mâles de hauts rangs sont des partenaires de toilettage plus attrayant que ceux de bas rangs, et que les autres mâles du groupe participent à une compétition pour les toiletter (Foster et al. 2009). Ainsi, plus le rang dans la hiérarchie augmente, plus la présence de toilettage augmente ; et le toilettage est plus présent entre les mâles de même rang social (Watts 2000b). D'autres études plus récentes à Mahale et à la Forêt de Budongo (Uganda) (Arnold et Whiten 2003) démontreraient au contraire que le rang du partenaire de toilettage n'a que très peu d'effet sur le toilettage et les choix de

coalition (Foster et al. 2009). La raison de ces différences semble être encore peu claire. Un élément de réponse se trouverait dans deux des facteurs qui influencent les stratégies de dominance des chimpanzés mâles : la masse corporelle et les différences dans le tempérament (Chivers 1987; Foster et al. 2009). D'autres facteurs tels que les liens forts et la capacité à dominer le groupe sont aussi corrélés à la position de mâle dominant. De ce fait, les mâles de hauts rangs seraient impliqués dans un toilettage plus fréquent que les mâles d'autres rangs, peu importe leur taille physique (Simpson 1973; Watts 2000a; 2000b). En termes de choix selon le sexe des partenaires, les mâles adultes de la communauté de Ngogo se toilettent plus entre eux qu'avec d'autres femelles. Cependant, durant la période de l'adolescence, les mâles se toilettent autant entre eux qu'avec les femelles. La réciprocité de toilettage dans cette communauté est similaire à celle observée à Mahale (Watts 2000a).

1.3.3 Toilettage et interactions sociales des progénitures

Chez les primates, le toilettage est important entre la mère et sa progéniture, ainsi que pour la socialisation en général (Pereira et Altmann 1985). Chez les chimpanzés non captifs, la relation mère-enfant est d'une importance capitale considérant la longue période de dépendance nutritionnelle et sociale envers la mère, et l'absence de soins paternels (Lehmann, Fickenscher, et Boesch 2006) :

Le contact physique entre la mère et sa progéniture caractérise la majorité de ses deux premières années de vie, avec la progéniture passant la majorité de son temps en contact physique ou à la portée des bras de leur mère jusqu'à l'âge de 3 ans. Les progénitures sont dépendantes nutritionnellement de leur mère durant l'enfance jusqu'au sevrage entre l'âge de 3 et 5 ans, mais restent dépendantes au niveau comportemental (c.-à-d. déplacement et socialisation) jusqu'à l'âge juvénile, jusqu'au moins l'âge de 8 ans. Seulement après l'âge de 10 ans, la plupart des chimpanzés commencent à passer la majorité de leur temps loin de la mère (Traduit de l'anglais, p.2, Lonsdorf, Anderson, et al. 2014).

En comparaison, les singes Titi (*Callicebus torquatus*) forment des paires monogames et vivent en groupes familiaux de 4 à 5 membres. Considérant qu'il y a reconnaissance paternelle, le père s'implique considérablement dans les soins et la protection de sa progéniture. Il porte cette dernière peu après sa naissance et jusqu'à l'indépendance locomotive de la progéniture.

Une fois atteint l'âge juvénile, le mâle adulte toilette plus souvent son juvénile qu'il ne toilette les femelles, et plus que la femelle toilette son juvénile (Kinzey et Wright 1982).

Une étude faite par Lonsdorf, Anderson, et al. (2014) sur 20 progénitures chimpanzés des deux sexes, du parc National de Gombe (Tanzanie), âgés de 30 à 36 mois se penche sur le nombre et le type de partenaires sociaux selon le sexe du sujet. Les résultats démontrent que les différences spécifiques au sexe relativement au comportement social des progénitures mâles et des femelles chimpanzés surviennent assez tôt dans le développement. Les progénitures mâles interagissent avec significativement plus de mâles adultes que ne le font les progénitures femelles. Pourtant, le nombre de mâles adultes avec lesquels la mère interagissait ne diffère pas selon le sexe de la progéniture. Les auteurs interprètent ce résultat en avançant que les progénitures femelles évitent d'interagir avec les mâles adultes alors que ce n'est pas le cas pour les progénitures mâles (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014). Par rapport au toilettage, il n'y a pas de différences significatives entre les sexes chez les progénitures chimpanzés, ni pour le toilettage de soi ni pour le toilettage social (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Des différences sexuelles au niveau du toilettage des progénitures ont cependant été trouvées chez d'autres espèces. En effet, les progénitures femelles des macaques rhésus semblent entreprendre plus de toilettage social que les mâles durant leur première année de vie (Roney et Maestripieri 2003). Missakian (1974) se penche sur le toilettage entre la mère et sa progéniture chez les singes rhésus, et avance qu'entre 0 et 1 an, 1 an et 2 ans, 2 ans et 3 ans, il n'y a pas de différence de réception de toilettage par la progéniture mâle ou femelle. C'est à partir de 3 ans que l'auteure observe que la mère toilette significativement plus sa progéniture femelle que mâle du même âge. Ceci perdure jusqu'à l'âge de 6 ans, âge auquel les analyses statistiques ne démontrent plus de différences sexuelles dans la réception du toilettage de la mère envers la progéniture (Missakian 1974).

Comme souligné par Roney et Maestripieri, les différences sexuelles dans le toilettage par les jeunes primates sont adaptatives et reflètent la structure sociale particulière de l'espèce. Pour les chimpanzés, le toilettage devient plus important durant l'âge juvénile et adolescent, lorsque les individus commencent à acquérir leur position respective dans la hiérarchie de dominance et que les relations de toilettage spécifique à chaque sexe commencent à être différenciées (Lonsdorf, Markham, et al. 2014) (p.5).

Bien qu'il n'y ait pas de différence sexuelle, les auteurs avancent que chez les progénitures chimpanzés du parc National de Gombe, le toilettage social augmente significativement avec l'âge, « avec une moyenne de 0% durant les premiers 6 mois à 3,07% du temps d'observation à l'âge de 4,5 ans » (traduit de l'anglais, Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Chez les galagos à queue touffue (*Galago crassicaudatus*), les progénitures âgées de 7 jours démontrent un même intérêt d'être toilettés par les adultes femelles et mâles (Mitchell et Tokunaga 1976).

Une autre étude Stanton et al. (2014) chez des chimpanzés captifs en semi-liberté à l'Université de Texas démontre que la parité maternelle est une variable influençant la réception de toilettage des mâles envers les femelles. En effet, les mâles préfèrent de manière générale toiletter les femelles ayant donné naissance à plus d'une progéniture. Les taux de toilettage augmentent encore plus considérant l'âge de la femelle : plus celle-ci est âgée plus elle reçoit du toilettage par les mâles, surtout si elle est multipare. Selon les auteurs, cela s'explique par le fait que les mâles préfèrent les femelles avec un plus haut succès reproducteur (Proctor et al. 2011), exposant probablement les progénitures de mères multipares à plus de toilettage, ce qui pourrait accélérer leur socialisation. Par ailleurs, les mères primipares de chimpanzés sauvages (*P. t. schweinfurthii*) ont tendance à plus toiletter leurs progénitures durant la première année de vie que les mères multipares; la survie des progénitures étant critique durant cette période due au haut taux de mortalité présent lié à la vulnérabilité du rejeton et sa dépendance à la mère pour sa survie (Stanton et al. 2014).

1.4 Objectifs de la thèse

Ainsi, nous avons vu à travers la revue de littérature les facteurs qui influencent le développement des comportements sociaux, tels que les *patterns* de dispersion et la différence d'investissement parental qui aura lieu à l'âge adulte. Ces facteurs ont une influence directe sur l'organisation comportementale et sociale qu'adopteront les primates, selon leur espèce, leur sexe et âge. Nous avons aussi observé comment la parité maternelle peut influencer les interactions entre la mère, les autres membres du groupe et la progéniture. De ce fait, il est fort probable que ces facteurs influencent le développement comportemental ontogénique des

nouveau-nés dès la jeunesse et impactent le choix des comportements adaptatifs des individus selon leurs sexes.

Le toilettage est un comportement récurrent chez la plupart des primates, mais la compréhension de son fonctionnement semble encore lacunaire, principalement au niveau ontogénique. Considérant que chaque sexe à l'âge adulte doit suivre une stratégie de dispersion, quelle que soit la société de primates étudiée, nous pouvons nous attendre à observer des différences sexuelles au niveau du comportement social lié à ces pressions de sélection. L'objectif principal de la thèse est de documenter diverses dimensions de toilettage chez les progénitures (0-7 ans) avec la mère et d'autres membres du groupe chez les chimpanzés de l'est de Ngogo (*P. t. schweinfurthii*). Le but est d'étudier comment les dimensions du toilettage (variables dépendantes : taux, présence/absence, durée moyenne) des progénitures avec leurs mères et d'autres membres du groupe varient en relation avec le sexe, l'âge de la progéniture et la parité maternelle (variables indépendantes).

Ainsi, je prédis que

(1) Âge: **A.** Les progénitures plus âgées auront en général une plus grande émission de toilettage que les plus jeunes, particulièrement envers d'autres membres du groupe que la mère (Pereira et Altmann 1985). **B.** Les progénitures plus jeunes recevront plus de toilettage de la part de la mère et d'autres membres du groupe que les progénitures plus âgées (Stanton et al. 2014).

(2) Sexe: **A.** Le sexe des progénitures n'influencera pas sur les dimensions de toilettage, puisque les femelles chimpanzés ont tout autant besoin que les mâles de maîtriser cet outil social (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014). **B.** Alternativement, les mâles émettraient et recevraient plus de toilettage, car ils sont plus grégaires (Mitani 2009a). **C.** Un autre scénario possible est que les femelles émettent et reçoivent plus de toilettage, car elles en ont plus besoin à l'âge adulte pour la dispersion et les risques que cela implique (Muller et al. 2009).

(3) Parité: **A.** Les progénitures issues de mères multipares recevront plus de soins alloparentaux que celles issues de mères monopares (Bădescu et al. 2016), dont plus de

toilettage, puisqu'elles sont entourées de plus de congénères (Goodall 2010). **B.** Les progénitures issues de mères monopares émettront plus de toilettage envers la mère que celles issues de mères multipares, car il n'y aura pas la distraction des frères et sœurs (Stanton et al. 2014). **C.** Les progénitures issues de mères multipares émettront plus de toilettage envers d'autres membres du groupe que celles issues de mères monopares, car elles acquièrent plus rapidement et plus jeune leur indépendance au niveau locomoteur, nutritionnel et social dû à l'expérience de la mère (Fairbanks 1996).

2 Méthodologie

2.1 Site de l'étude

L'étude a été réalisée sur une large communauté de chimpanzés sauvages (*P. t. schweinfurthii*) à Ngogo (Parc National de Kibale, Ouganda, Afrique de l'Est ; Figure 1), en collaboration avec l'Université de Makerere (MUBFS) et Dr. David Watts (Université de Yale et co-directeur du « Ngogo Chimpanzee Project »). Kibale, ayant un statut protégé depuis 1932, est au sein de l'Ouganda la deuxième plus grande forêt composée de la plus grande population de chimpanzés sauvages étudiée dans le monde (Watts 2012). Le domaine vital des chimpanzés de Ngogo est actuellement d'environ 35 km² et regroupe +/-205 individus observés constamment depuis 1995 (Watts et Mitani 2002 a,b). Au moment de la collecte de données (2018), la communauté était composée de 54-57 adultes femelles, 31-33 adultes mâles, 30-32 femelles juvéniles, 33 mâles juvéniles, 22-28 progénitures femelles et 22-25 progénitures mâles (Bădescu et al. 2016). En comparaison, le groupe était constitué en 1999 d'environ 144 membres, dont 47+ adultes femelles, 24 adultes mâles, 15 adolescents mâles et 9 femelles, 49 juvéniles et enfants (Watts et Mitani 2001b). Entre 1998 et 2009, le domaine vital des chimpanzés de Ngogo est d'environ 28,76 km². Durant cette période, d'occasionnelles patrouilles frontalières des domaines vitaux voisins ainsi que des agressions intergroupes ont mené à une expansion en 2009 de 22,3% (ou 6,4 km²) du domaine vital nord-est des chimpanzés de Ngogo (Mitani, Watts, et Amsler 2010; Figure 2).

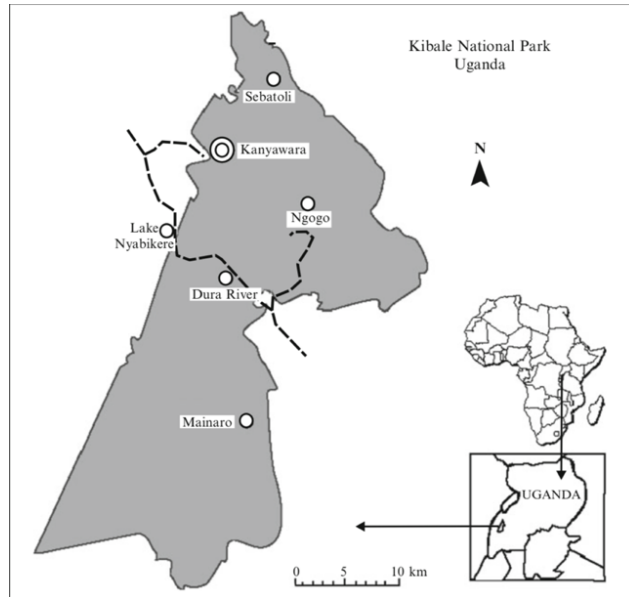


Figure 1. – Location du Parc National de Kibale et de Ngogo (issu de Watts 2012).

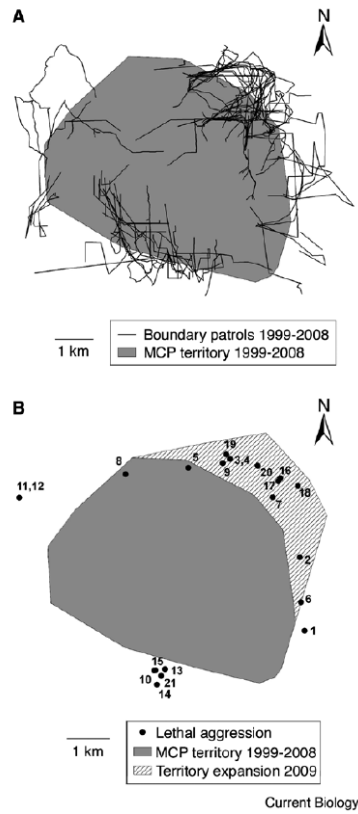


Figure 2. – Expansion du domaine vital des chimpanzés de Ngogo (1999-2009) et agressions intergroupes (issu de Mitani, Watts, et Amsler 2010)

À Kibale, les saisons s'alternent typiquement entre deux saisons de pluie (septembre-novembre & mars-mai) et deux saisons sèches (décembre-février & juin-août) ; avec environ 1698 mm de pluie annuellement (1990-2008) (Chapman et al. 2010; Watts 2012). La végétation est mixte, de prairies à forêt ou marais. Il y aurait sept espèces diurnes de primates qui vivent proches des chimpanzés, ainsi qu'une variété d'ongulés et des éléphants (Chapman et Lambert 2010).

2.2 Espèce de l'étude

Les chimpanzés sont hautement frugivores ; consommant particulièrement des figues (*Ficus mucuso*), suivi de feuilles, de graines, de fleurs, de tiges et à l'occasion de viande (Potts et al. 2016 ; Watts 2012). La variation dans l'abondance des fruits n'empêche pas les chimpanzés de Ngogo d'accéder à une disponibilité annuelle de fruits. Cette dernière augmente particulièrement de mai à juillet et de septembre à décembre (Watts 2012). De plus, les chimpanzés chassent agressivement lors de regroupements et combinent un besoin énergétique/nutritif ainsi que social en coopérant entre mâles dans la poursuite de la proie. Cette chasse, issue majoritairement de colobes rouges (*Procolobus [Piliocolobus]*), peut durer entre 5 et 15 minutes (Mitani et Watts 1999; Watts et Mitani 2002). Les mâles s'échangent de la viande réciproquement, permettant de consolider leurs liens sociaux et de permettre une réciprocité entre la viande et le support coalitionnaire (Mitani 2020).

Les chimpanzés se caractérisent par des agressions intra et intergroupes et par la défense de leur domaine vital, agressions qui peuvent survenir lors de patrouilles frontalières ou d'exploration silencieuse du domaine vital (Watts et Mitani 2001b; 2000). Ces dernières peuvent finir sous forme de raids meurtriers ou d'attaques et de meurtres intra et inter coalitionnaire (Wrangham 1999; Watts et al. 2006). À Ngogo, 10 ans d'observation des agressions létales intergroupes ont soutenu l'hypothèse selon laquelle le meurtre de membres de groupes voisins est adaptatif, puisque cela a permis aux chimpanzés de Ngogo d'élargir leur domaine vital en monopolisant celui de la communauté voisine victime des agressions (Mitani, Watts, et Amstler 2010).

De plus, la communauté de chimpanzés à Ngogo a un système social de type fission fusion, typique pour tous les chimpanzés. Ce système consiste à créer des sous-groupes variant en taille

et composition qui vont se séparer durant une certaine période (pour se nourrir, jouer entre progénitures, etc.) et qui vont se réunir à nouveau pour reformer le groupe entier (Nishida 1968). Au moment de mon étude, le groupe était non officiellement en train de se scinder en deux sous-groupes (Est/Ouest). C'est à partir de 2015 que des interactions agressives ont commencé à être observées entre les membres du groupe, créant graduellement une fission en deux groupes (Mitani 2020). Depuis 2018, cette fission devient plus officielle suite au meurtre d'un mâle d'un groupe par un mâle de l'autre groupe. On observe ainsi que les mâles des deux groupes ne se sont pas réunis en sous-groupes, et que les interactions entre les deux groupes sont exclusivement agressives (similaires aux agressions intergroupes) plutôt que socialement affiliatives (*sensu* Sugiyama 1968). Cependant, dans le cadre de cette maîtrise, je considérerai le groupe comme une seule et même grande communauté puisque la fission n'avait pas encore été officiellement soutenue.

Par ailleurs, à Ngogo, les mâles sont considérés comme plus grégaires que les femelles puisqu'ils forment plus d'associations sur le long terme et se toilettent plus entre eux (Mitani et al. 2002). De plus, ils sont très compétitifs lorsqu'il s'agit de former une hiérarchie de dominance, de défendre leur position sociale au sein du groupe ou encore dans la compétition pour l'accès aux femelles (*sensu* Watts 1998). La formation d'alliances préférentielles entre les mâles de Ngogo s'observe de manière consistante sur le long terme (Mitani 2009b). Elles se distinguent très bien à Ngogo puisque les dyades se forment en plus grand groupe, en étant proches physiquement, en se toilettant réciproquement, en formant des coalitions entre eux plus souvent que la normale (Watts 2002). Les « mâles associés » s'engagent aussi plus souvent dans des patrouilles de frontières que ceux avec lesquels ils n'ont pas de partenariat préférentiel (Watts et Mitani 2001). Bien qu'il y ait présence d'agonie entre les femelles, la dominante ou soumise dans le cas d'une interaction n'est pas claire et peut changer d'une situation à une autre entre les mêmes femelles. C'est dû à cette absence de hiérarchie de dominance claire que je n'ai pas inclus le rang social des femelles dans mes analyses. Cependant, même si les femelles ne forment pas de hiérarchie de dominance claire ou durable à Ngogo, elles forment des associations (à plus court terme que les mâles) pouvant aller jusqu'à dix ans, sous forme de cliques ou d'associations préférentielles (Wakefield 2013). Par ailleurs, le taux reproductif des femelles est

particulièrement élevé à Ngogo, avec une durée moyenne de 62.9 mois entre chaque naissance (Watts 2012). Les femelles donnent naissance pour la première fois autour de 14 ans, et survivent en moyenne jusqu'à 44.9 ans (*versus* 32 ans pour les mâles) (Wood et al. 2017). Les progénitures survivent habituellement jusqu'au moins l'âge de 5 ans (Thompson et al. 2007). Il semblerait que le taux de mortalité des progénitures est plus élevé lorsqu'il s'agit des premières naissances de la mère ; et serait plus bas pour les progénitures issues mères multipares (Watts 2012).

Au niveau du sevrage des progénitures, des études d'isotopes fécales démontrent que la fin de celui-ci prend place en moyenne lorsque les progénitures atteignent l'âge de 4 ans/4 ans et demi (Bădescu et al. 2017). Cependant, les progénitures continuent d'avoir un contact avec le mamelon (c.-à-d. « *comfort nursing* ») de la mère pouvant parfois être nutritif (c.-à-d. si le lait est transféré de la mère à la progéniture) jusqu'à l'âge de 7 ans (Bădescu 2017). Pendant la période de développement nutritionnel, la lactation n'est pas le seul élément nutritif dont profitent les progénitures. Les mères chimpanzés partagent de la nourriture prémâchée (facile et commune ainsi que plus rare et dure à mâcher) régulièrement avec leurs progénitures entre 6 mois et 4 ans; visant plus particulièrement les plus jeunes (Bădescu et al 2020).

2.3 Sujets de l'étude

La collecte de données durant le travail de terrain a été faite sur 36 progénitures au total, âgées de 0 à 7 ans. Au sein de ces 36 sujets, seulement 17 ont été sélectionnés pour mener cette étude, âgés de 0 à 5 ans (Annexe, Tableau 14). Le critère de sélection a été le nombre d'heures d'observation comportementale. Ma directrice de recherche et moi avons décidé que le minimum devait être de cinq heures afin d'avoir un échantillon suffisamment grand de comportements observés (*sensu* Fletcher and Nowell 2008; Bădescu et al. 2015; Nowell et Fletcher 2007) (voir la section sur la **Collecte de Données** ci-dessous).

Pour une des analyses (voir ci-dessous) dans laquelle nous avons observé si le toilettage était présent ou absent (c.-à-d. probabilité), nous avons ajouté les données de sept progénitures avec moins de cinq heures d'observation (Annexe, Tableau 15). Nous avons fait cela, car pour ces progénitures, le toilettage avait été observé et pouvait donc être noté tel que « présent » (*sensu* Bădescu et al. 2020). En effet, cette probabilité peut être présente indépendamment de la durée

minimale (5 heures) d'observation. Peu importe le nombre d'heures d'observation, la présence de toilettage reste révélatrice puisque cela signifie quand même que la progéniture a toiletté la mère (probabilité positive). Par contre, l'absence d'observation du comportement peut simplement signifier que nous n'avons pas observé la progéniture suffisamment longtemps.

Les progénitures ont été classées selon trois facteurs : l'âge, le sexe, et la parité maternelle (Tableau 1). En ce qui concerne l'âge, huit classes d'âge ont été créées : la classe d'âge 1 (inférieur ou égal à 6 mois), 2 (entre 6 mois et 1 an), 3 (entre 1 an et 2 ans), 4 (entre 2 ans et 3 ans), 5 (entre 3 ans et 4 ans), 6 (entre 4 ans et 5 ans), 7 (entre 5 et 6 ans) et 8 (entre 6 et 7 ans). L'âge a été connu grâce aux données relevées sur les femelles enceintes et si possible la date exacte de leur accouchement ; déterminée grâce aux données démographiques collectées à temps plein par les assistants de terrains engagés par « *Ngogo Chimpanzee Project* ». Les progénitures ont été identifiées grâce aux contacts avec les mamelons et sont considérées comme des « enfants » jusqu'à l'âge du sevrage. Ils sont par la suite considérés comme des juvéniles. Le sexe attribué aux progénitures est soit femelle (1) soit mâle (2). Le sexe est en général déterminé quelques semaines après la naissance, lorsque les parties génitales sont suffisamment visibles et que la progéniture commence à se décoller de la mère permettant la vue du sexe. La parité maternelle est soit unipare/monopare (1, n=4) ou multipare (2, n=13). Dans le premier cas, la progéniture est la seule progéniture de la mère, et dans le second, la mère a plus d'une progéniture. Les données démographiques collectées continuellement par les assistants de recherches ont permis de suivre le nombre de naissances des mères.

Tableau 1. – Heures focales (décimal) pour les 24 progénitures selon la classe d'âge, le sexe et la parité maternelle

	Sous-catégorie	Nombre de progénitures (N=24)	Heures focales en décimale (TOTAL = 165,20)	Heures focales en heures, minutes et secondes (TOTAL = 165:13:12)
Classe d'âge	1 : < 6 mois	7	53,54	53:32:24
	2 : Entre 6 mois et 1 an	1	7,69	7:41:24
	3 : Entre 1 an et 2 ans	5	37,27	37:16:12
	4 : Entre 2 ans et 3 ans	4	35,88	35:52:48
	5 : Entre 3 ans et 4 ans	2	19,95	19:57:00

	6 : Entre 4 ans et 5 ans	2	10,89	10:53:24
	7 : Entre 5 ans et 6 ans	1	0*	00:00:00*
	8 : Entre 6 ans et 7 ans	2	0*	00:00:00*
Sexe	1 : Femelle	13	69,03	69:01:48
	2 : Mâle	11	96,19	96:11:24
Parité maternelle	1 : Monopare	7	46,13	46:07:48
	2 : Multipare	17	119,09	119:05:24

* La catégorie d'âge 7 et 8 ont 0 en termes d'heure, car seulement la présence de toilettage a été relevée pour les progénitures appartenant à ces deux sous-catégories

2.4 Collecte des données

La collecte des données s'est faite sur une période de quatre mois de fin janvier à fin avril 2018, six jours sur sept de la semaine, pendant en moyenne huit heures par jour. Les données comportementales ont été collectées par moi-même, ma superviseuse Iulia Bădescu et une autre étudiante à la maîtrise, Cassandra Curteanu. La méthode utilisée est l'observation centrée sur le sujet (*focal animal sampling*; Altmann 1974), utilisée en faisant des enregistrements continus d'une heure des progénitures. Cette première méthode consiste à suivre la même progéniture chimpanzé pendant 1 heure entière et de noter tous les comportements et interactions que celui-ci entreprend (Altmann 1974). Dans notre contexte d'étude en nature, les chimpanzés étant sauvages, il arrive à certaines reprises que nous n'ayons pas réussi à les suivre pendant une heure entière. La durée minimale d'observation devait être de dix minutes, auquel cas nous ne prenions pas en compte les données collectées ; permettant une plus grande pertinence et précision dans nos observations. Le choix des sujets se faisait de manière relativement aléatoire. Le terrain de Ngogo étant très vaste, nous devions marcher jusqu'à ce que nous trouvions des chimpanzés. Ainsi, nous étions guidés par leurs vocalisations, et le cas échéant, nous nous dirigeons là où nous les avons laissés à la fin de notre collecte la journée précédente. Vers la fin du terrain, nous évaluions les heures collectées et nous essayions de trouver les progénitures pour lesquelles ils nous manquaient peu d'heure avant d'attendre les 5 heures minimums que nous nous étions imposés. Contrairement à d'autres recherches, Ngogo ne nous permet pas de faire des rotations matin/après-midi entre les progénitures observées. Dans les cas où nous pouvions suivre plusieurs mères et leurs progénitures dans des sous-groupes, nous choissions la progéniture à observer soit par rapport à nos besoins (ex. nécessité d'avoir plus d'heures focales) ou à la

visibilité. Subséquemment, nous tentions de faire une rotation au hasard entre les progénitures présentes dans le sous-groupe au courant de la journée.

Au niveau du matériel, nous collections nos données à l'aide d'un iPad et de l'application « *Field notes* par Neukadye », qui nous permettait de noter les comportements observés avec l'heure précise. Les comportements ont été codifiés au sein d'un éthogramme. Celui-ci étant très détaillé, il permet de relever tous les comportements que le sujet émet. Dans le cadre de mon étude, je me suis particulièrement concentré sur les interactions de toilettage entre les progénitures sélectionnées, leurs mères, et d'autres individus. J'ai utilisé 165,20 heures décimales (c.-à-d. 165 heures 12 minutes 01 seconde) d'heures focales d'observation centrée sur le sujet de N=17 progénitures et des analyses statistiques de type EEG (équations d'estimations généralisées) (SPSS 25) pour observer l'influence de mes valeurs indépendantes sur le toilettage. Pour les présences et absences, les données sur 6 autres progénitures ont été considérées (N=23).

2.5 Analyses

À partir des 17 sujets sélectionnés, nous avons calculé les taux de toilettage (le nombre de fois où un chimpanzé émet ou reçoit du toilettage par heure d'observation) et les durées moyennes de toilettage durant chaque session. Avec les 7 autres sujets ajoutés à l'étude, pour un total de 24 progénitures, nous avons évalué la probabilité de toilettage. Pour se faire, une fois de retour de terrain, les données ont été transférées de l'iPad à Excel afin d'être nettoyées. Ce nettoyage consiste à ajuster l'heure de fin d'un comportement avec l'heure de début d'un autre comportement afin d'éviter un vide comportemental (c.-à-d une période durant laquelle le sujet ne serait en train de rien faire). Les codes des sujets et des comportements en question sont aussi vérifiés, ainsi que les dates et heures. Une fois ce nettoyage fait, les données pour chacune des progénitures ont été regroupées ensemble. La durée d'observation totale pour chacune d'entre elles a été calculée, puis de cette durée ont été soustraites les périodes durant lesquelles le chimpanzé était en dehors de notre champ de vision (OV, Out of View). Ainsi, la durée totale correspond concrètement à lorsque le sujet était observable. Par la suite ont été sélectionnées les progénitures (n=17) ayant plus de cinq heures d'observations.

Dans un nouveau fichier Excel a été annotée pour chacune des progénitures la durée totale d'observation, la durée totale de toilettage toutes relations confondues, la durée totale de toilettage reçu et émis par/pour la mère et par/pour d'autres membres du groupe. À l'aide de la formule Excel, les heures en format 24h (c.-à-d. 00:00:00) ont été transformées en décimales afin de permettre des calculs ultérieurs. Pour se faire, l'heure en format 24h a été multipliée par 24 (ex. 00:08:30*24) sur Excel, et le format de la cellule contenant le résultat a été mis en mode « Nombre », équivalant au format décimal (8,5) de l'heure en format 24h (00:08:30). La **durée moyenne de toilettage** pour chacune des relations et progénitures a ensuite été calculée en divisant la durée totale en décimale avec le nombre de fois où le toilettage a été observé (« grooming bout »). Chaque session de toilettage observée avec une durée de début et durée de fin a été considérée comme un *grooming bout*. Deux sessions de toilettage doivent être séparées d'au moins 30 secondes (≤ 30 secondes) pour être considérée comme deux bouts distincts (Newton-Fisher et Lee 2011). Autrement dit, si deux sessions de toilettage sont séparées de moins de 30 secondes, alors elles seront considérées comme un seul et même *grooming bout*. Finalement, la durée moyenne est ensuite traduite en décimale. Par la suite, le **taux de toilettage** a été calculé par heure pour chacune des relations en divisant le nombre de fois où le toilettage a été observé (« grooming bout ») par la durée totale d'observation en décimale pour chacune des progénitures. En ce qui concerne la **probabilité de toilettage** (présence/absence) le comportement de toilettage a simplement été recherché dans la feuille Excel de chacune des progénitures en lien avec l'émetteur-trice et/ou le récepteur-trice afin de déterminer s'il y avait présence ou absence de toilettage.

Finalement, en ce qui concerne l'analyse de l'effet de la parité maternelle sur le toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe (et vice-versa) (section 3.3.3 et 3.3.4), des détails relationnels sont donnés sur les individus qui interagissent avec les progénitures. Ces détails sur l'identité des individus que la progéniture a toilettés et celle de ceux qui ont toiletté la progéniture permettent une interprétation plus complète des résultats sur l'effet de la parité maternelle dans la section **Discussion**.

Analyses statistiques

Avec les données précédentes réunies, les Équations d'Estimation Généralisées (EEG) ont été calculés à l'aide du logiciel SPSS 25 avec des variables continues et binaires (Gomes et Boesch 2011). Nous avons choisi la méthode EEG plutôt que le Modèle Linéaire Généralisé Mixte (MLGM), car elle est plus axée sur les moyennes de population plutôt que la spécificité des sujets; et permet de faire des corrélations entre des variables dépendantes et leurs effets au sein du même groupe, considérant les variables binaires ou ordinales (Ghisletta et Spini 2004). Il est ainsi possible d'analyser la présence/absence d'un comportement, ainsi que de permettre l'entrée de valeur manquante (tel qu'une durée de 0 pour une émission de toilettage d'un individu à un autre) (Bădescu et al. 2016).

Nous avons utilisé les EEG pour évaluer la corrélation entre les variables dépendantes (taux, durée moyenne et probabilité de toilettage) et les variables indépendantes (âge de la progéniture, sexe de la progéniture, parité maternelle) pour chacune des relations (progéniture envers mère et vice-versa ; progéniture envers autres membres du groupe et vice-versa). Nous avons inclus les identités des progénitures en tant qu'effet hasardeux dans les analyses. Au total, j'ai effectué 12 EEG (Tableau 2).

Tableau 2. – Analyses EEG faites avec les variables indépendantes (âge, sexe, parité maternelle) et les variables dépendantes (taux, probabilité, durée moyenne) pour chacune des dimensions de toilettages

Dimensions du toilettage	Variables indépendantes (VI)	EEGS effectués pour chacune des VI Variables dépendantes (nombre de progénitures)
Toilettage de la progéniture envers la mère	Âge Sexe Parité maternelle	Taux, épisodes/heure (n=17) Probabilité, présence (n=21) Durée moyenne de chaque session (n=17)
Toilettage de la mère envers la progéniture	Âge Sexe Parité maternelle	Taux, épisodes/heure (n=17) Probabilité, présence (n=24, N/A*) Durée moyenne de chaque session (n=17)
Toilettage de la progéniture envers autres membres	Âge Sexe Parité maternelle	Taux, épisodes/heure (n=17) Probabilité, présence (n=19) Durée moyenne de chaque session (n=17)
Toilettage d'autres membres envers la progéniture	Âge Sexe Parité maternelle	Taux, épisodes/heure (n=17) Probabilité, présence (n=20) Durée moyenne de chaque session (n=17)

*La notion N/A (Non applicable) est expliquée dans le paragraphe qui suit

Le modèle logistique avec des réponses binaires (1/2) représentant la présence ou l'absence de toilettage a été utilisé afin de ne pas prendre en compte les points de données pour lesquels les variables étaient égales à 0. En effet, cela permet d'éviter l'erreur structurelle au sein du EEG présente lors d'un excès de 0 dans les variables continues (comme dans notre recherche actuelle, voir Tableau 4 pour observer l'excès des taux 0,00). Ainsi, l'observation de la probabilité de présence de toilettage est une solution qui permet d'éviter ce biais. Pour le toilettage de la progéniture envers la mère, quatre progénitures avec insuffisance d'heure de données ont été ajoutées aux 17 progénitures déjà à l'étude (Achebe (AC), Doudna (DO), Dounia (DU), Frika (FK); N= 21). Pour le toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe, deux progénitures ont été ajoutées, soit Dounia (DO) et Naidu (NA) (N=19). Pour le toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture, trois progénitures ont été ajoutées, soit D3, H3 et Naidu (NA) (N=20). Finalement, pour le toilettage de la mère envers la progéniture (N=24), les analyses n'ont pas pu être menées par SPSS puisque les réponses ne sont pas binaires (présence 2 vs absence 1); or le logiciel nécessite une variabilité dans les réponses afin de mener une analyse. Autrement dit, les calculs n'ont pas pu être faits puisque seulement des présences (2) sont observées, or le logiciel nécessite une variété dans les valeurs (présence 2 vs absence 1) afin de procéder à une analyse ; d'où la notion non applicable (N/A) au tableau 2, 3, 8 et 11.

Les résultats EEG ont été interprétés selon la valeur de β et le niveau de p. Le niveau de p est considéré significatif à $p < 0.05$. La valeur de β nous donne la direction de la signification, et est interprétée comme suit : si β est positif, cela signifie que le niveau de p est significatif/tendancieux pour les progénitures plus âgées et pour les mères multipares. Aucun des résultats n'a été significatif/tendancieux pour le sexe de la progéniture.

3 Résultats

3.1. Effet de l'âge du nourrisson sur le taux, la probabilité et la durée du toilettage

Tableau 3. – Résultats des EEG : effet de l'âge sur les dimensions de toilettage (taux, probabilité, durée moyenne) selon la relation avec la progéniture

Relations de toilettage	Effet de la variable indépendante de l'âge sur les dimensions de toilettage				
	Dimensions du toilettage	β	Wald's χ^2 (df = 1)	s.e.	Niveau de p
Progéniture envers la mère	Taux de toilettage (N=17)	0,05	2,89	0,03	0,089*
	Probabilité de toilettage (N=21)	0,18	97,07	0,01	0,000***
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,007	11,25	0,002	0,001***
Mère envers la progéniture	Taux de toilettage (N=17)	- 0,09	1,22	0,08	0,268
	Probabilité de toilettage (N=24)	N/A	N/A	N/A	N/A
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,007	5,15	0,002	0,023**
Progéniture envers d'autres membres du groupe que la mère	Taux de toilettage (N=17)	0,001	0,06	0,004	0,800
	Probabilité de toilettage (N=19)	0,09	5,29	0,04	0,021**
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,004	0,97	0,003	0,323
Autres membres du groupe envers la progéniture	Taux de toilettage (N=17)	0,005	0,06	0,01	0,804
	Probabilité de toilettage (N=20)	0,05	1,49	0,04	0,222
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,005	2,88	0,003	0,089*

*valeur de $p < 0.1$; **significatif à $p < 0.05$; ***significatif à $p < 0.01$

3.1.1. Toilettage de la progéniture envers la mère

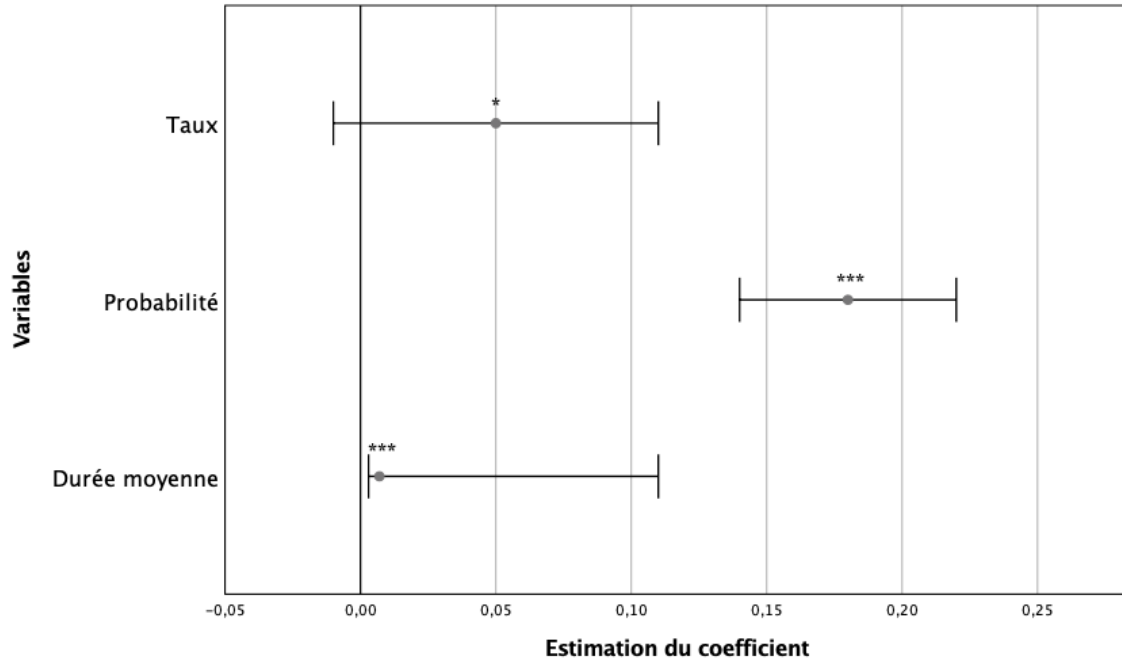


Figure 3. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de l'âge (variable nominale) sur les variables dépendantes (taux de toilettage, probabilité de toilettage et durée moyenne de toilettage) des progénitures envers leurs mères. * $p < 0.1$ *** $p < 0.01$

3.1.1.1. Taux de toilettage

Considérant toutes les progénitures pour lesquelles j'ai collecté des données focales ($n=17$), le taux moyen auquel elles ont toiletté leur mère est de 0,09 épisodes de toilettage par heure (écart type (E.T) : 0,25 ; Intervalle : 0,00 - 1,03 épisodes/heure). Considérant seulement les progénitures qui ont toiletté la mère ($n=5$; Tableau 4), le taux moyen est de 0,32 épisodes par heure (E.T : 0,41 ; Intervalle : 0,04 – 1,03 épisodes/heure).

Tableau 4. – Taux de toilettage (fréquence/heure) des progénitures envers la mère selon les classes d'âge

Classe d'âge	Nombre d'individus total (n)	Identité de la progéniture (taux de toilettage envers la mère)
1 (< 6 mois)	6	B1 (0,00) C3 (0,00) C4 (0,00) R1 (0,00) R2 (0,00) S2 (0,00)

2 (entre 6 mois et 1 an)	1	P4 (0,00)
3 (entre 1 et 2 ans)	4	CH (0,00) HM (0,00) JT (0,33) W2 (0,00)
4 (entre 2 et 3 ans)	3	DN (0,04) LU (0,00) WH (0,00)
5 (entre 3 et 4 ans)	2	HZ (0,11) VR (1,03)
6 (entre 4 et 5 ans)	1	ND (0,09)

L'âge de la progéniture a tendance à influencer le taux de toilettage effectué envers la mère (Équations d'Estimation Généralisées (EEG) : $\beta = 0,05$ $p = 0,089$). En effet, plus la progéniture est âgée, plus il y a une tendance que le taux de toilettage envers la mère soit élevé (Tableau 3 & Figure 3).

3.1.1.2. Probabilité de toilettage

Parmi les 21 progénitures, 9 (42,85%) d'entre elles ont toiletté la mère alors que 12 (57,14%) n'ont pas toiletté la mère. Les progénitures plus vieilles la toilettent significativement plus que les progénitures plus jeunes (Tableau 3) (EEG : $\beta = 0,18$ $p = 0,000$). En effet, il y a une absence de toilettage dans la classe d'âge 1 et 2, et une présence de toilettage dans toutes les autres classes d'âge (Figure 4).

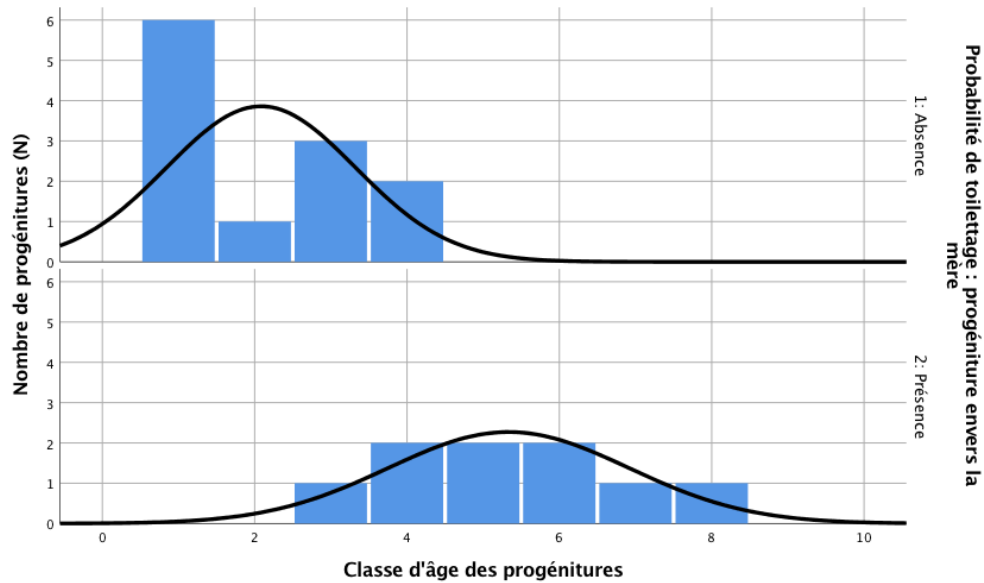


Figure 4. – Effet de l'âge sur l'absence (1) ou la présence (2) de toilettage de la progéniture envers la mère

3.1.1.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Considérant toutes les progénitures (n=17), la durée moyenne de toilettage durant chaque session est de 0,0065 jour (c.-à-d. 9 minutes et 22 secondes ; E.T : 0,015 ; Intervalle : 0,000 – 0,0592). Considérant seulement les progénitures qui ont été observées à toiletter la mère (n=5), la durée moyenne de toilettage durant chaque session est de 0,0221 jour (c.-à-d. 31 minutes et 49 secondes ; E.T = 0,225 ; Intervalle : 0,0044 – 0,0592; Tableau 5). Les progénitures plus vieilles toilettent significativement plus longtemps la mère que les progénitures plus jeunes durant chaque session (EEG : $\beta = 0,007$ p = 0,001) (Tableau 3 - Annexe, Tableau 16).

Tableau 5. – Durée moyenne de toilettage de la progéniture envers la mère durant chaque session

Classe d'âge	Durée moyenne de toilettage (décimale)	Nombre d'individus total (n)	Présence toilettage chez individus (n)	Absence toilettage chez individus(n)
1 (> 6 mois)	0,0000	6	0	6
2 (entre 6 mois et 1 an)	0,0000	1	0	1
3 (entre 1 an et 2 ans)	0,0029	4	1	3
4 (entre 2 ans et 3 ans)	0,0025	3	1	2
5 (entre 3 ans et 4 ans)	0,0160	2	2	0
6 (entre 4 ans et 5 ans)	0,5917	1	1	0
TOTAL	0,0065	17	5	12

3.1.2. Toilettage de la mère envers la progéniture

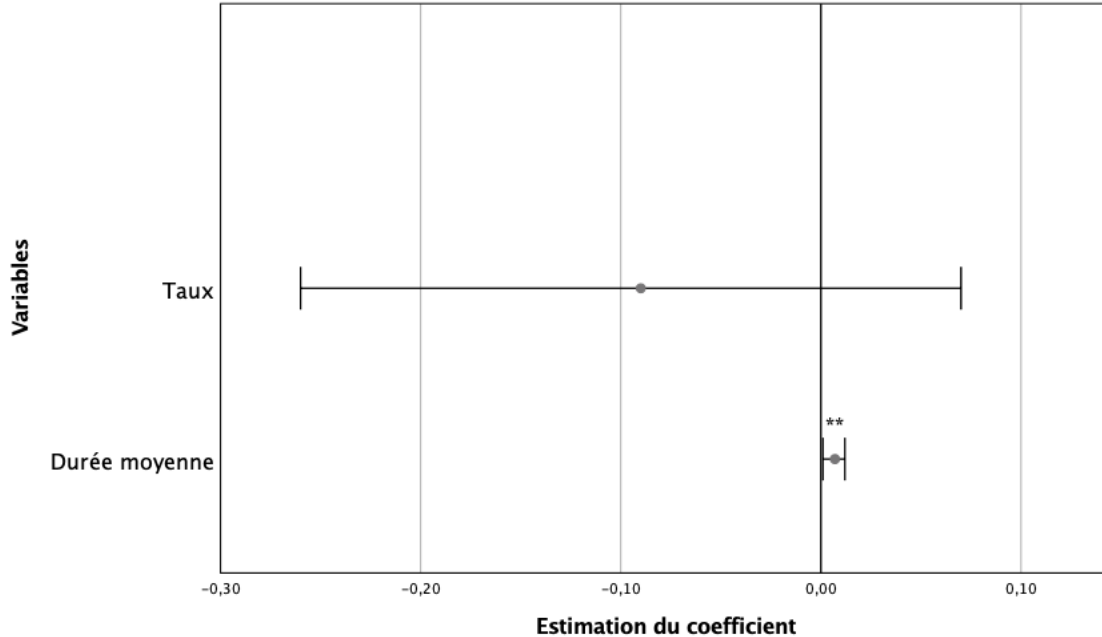


Figure 5. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de l'âge (variable nominale) sur les variables dépendantes (taux de toilettage et durée moyenne de toilettage) des mères envers leurs progénitures ****p < 0.05**.

La probabilité d'être toiletté n'apparaît pas dans la figure 5 pour les mêmes raisons expliquées dans la **section 2.5** (c.à.d. impossibilité pour le logiciel de faire les calculs puisque les réponses ne sont pas binaires).

3.1.2.1. Taux de toilettage

Considérant toutes les progénitures pour lesquelles j'ai collecté des données focales (n=17), elles ont toutes été toilettées par leurs mères. Le taux moyen auquel elles ont toiletté leurs progénitures est de 0,83 épisodes par heure (E.T : 0,63 ; Intervalle : 0,16 – 2,54 épisodes/heure). L'âge de la progéniture ne semble pas affecter les taux de toilettage reçus. Autrement dit, les mères toilettent leurs progénitures à des taux similaires indépendamment de leurs âges (Tableau 3) (EEG : $\beta = -0,09$ p = 0,268).

3.1.2.2. Probabilité de toilette

L'âge de la progéniture ne semble pas affecter la probabilité d'être toiletté par la mère. Autrement dit, la probabilité qu'une mère toilette ou ne toilette pas son nourrisson ne dépendrait pas de l'âge de celui-ci, puisque toutes sont toilettées par la mère (Tableau 3).

3.1.2.3. Durée moyenne de toilette durant chaque session

La durée moyenne de toilette donnée à la progéniture par toutes les mères confondues est de 0,0304 jour (c.-à-d. 43 minutes et 47 secondes ; E.T : 0,228 ; Intervalle : 0,0003 – 0,0942). Les progénitures plus vieilles ont tendance à être toilettées plus longtemps par la mère durant chaque session de toilette (EEG : $\beta = 0,007$ $p = 0,023$) que les progénitures plus jeunes (Tableau 3). Nous observons que les moyennes de toilettes sont plus élevées pour les classes d'âges les plus élevées, c'est-à-dire entre 2 et 3 ans, 4 et 5 ans, 5 et 6 ans (Tableau 6).

Tableau 6. – Moyenne de temps de toilette de la mère envers la progéniture durant chaque session de toilette

Classe d'âge	Nombre d'individus total (n)	Moyenne de toilette (en décimal)	Écart type	Intervalle (en décimal)
1 (> 6 mois)	6	0,0219	0,0095	Min = 0,0138 Max = 0,0380
2 (entre 6 mois et 1 an)	1	0,0140	N/A	Min = 0,0140 Max = 0,0140
3 (entre 1 et 2 ans)	4	0,0275	0,012	Min = 0,0152 Max = 0,0429
4 (entre 2 et 3 ans)	3	0,0432	0,05	Min = 0,0003 Max = 0,0942
5 (entre 3 et 4 ans)	2	0,0308	0,01	Min = 0,0216 Max = 0,0401
6 (entre 4 et 5 ans)	1	0,0699	N/A	Min = 0,0699 Max = 0,0699
TOTAL	17	0,2073	N/A	

*La notion N/A est due au fait qu'il ne peut pas y avoir d'écart type considérant qu'il n'y a qu'un sujet dans la catégorie concernée

3.1.3. Toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe

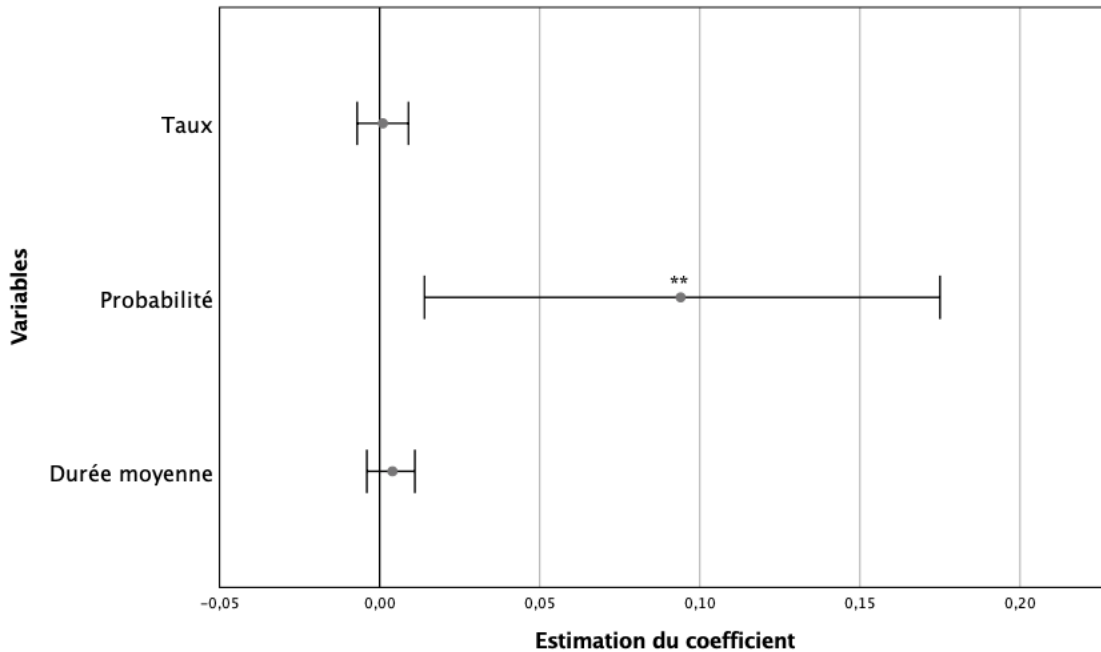


Figure 6. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de l'âge (variable nominale) sur les variables dépendantes (taux de toilettage, probabilité de toilettage et durée moyenne de toilettage) des progénitures envers les autres membres du groupe. ****p < 0.05**

3.1.3.1. Taux de toilettage

Considérant toutes les progénitures confondues pour lesquelles j'avais suffisamment d'heures focales (n=17), elles toilettent en moyenne les autres membres du groupe pour un taux de 0,022 épisodes par heure (E.T : 0,05 ; Intervalle : 0,00 – 0,18 épisodes/heure). Considérant seulement les progénitures qui ont été observées à toiletter d'autres membres du groupe (n=3), elles les toilettent en moyenne pour un taux de 0,12 épisodes par heure (E.T : 0,05 ; Intervalle : 0,08 – 0,18). Les progénitures de tous âges démontrent des taux de toilettage similaires envers d'autres membres du groupe que la mère. Autrement dit, dans notre étude, l'âge n'influence pas le nombre de fois par heure qu'une progéniture va toiletter un membre du groupe autre que sa mère (EEG : $\beta = 0,001$ p = 0,800) (Tableau 3 & Figure 6).

3.1.3.2. Probabilité de toilettage

Les progénitures (n =19) plus âgées ont plus de probabilité de toiletter les autres membres du groupe que la mère ($\beta = 0,09$ p = 0,021) (Tableau 3 & Figure 6 et 7). En effet, seules cinq

progénitures (26,31%) sur dix-neuf ont été observées à toiletter d'autres membres : dans la classe d'âge 3, 4, 6 et 8. Les autres 14 progénitures (73,68 %) n'ont pas toiletté les autres membres du groupe.

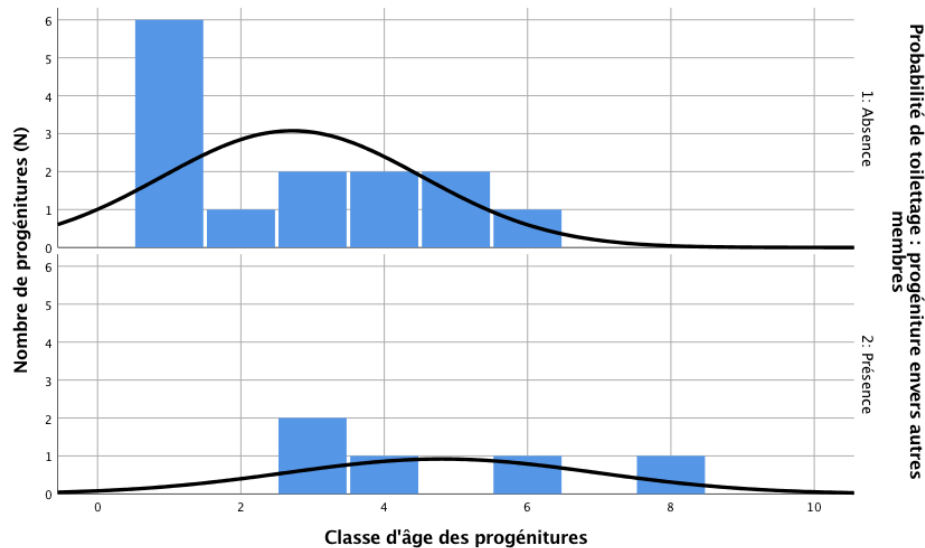


Figure 7. – Effet de l'âge sur l'absence (1) ou la présence (2) de toilettage de la progéniture envers d'autres membres du groupe

3.1.3.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Considérant toutes les progénitures pour lesquelles j'ai collecté des données focales (n=17), elles ont toiletté les autres membres du groupe pour une durée moyenne de 0,0085 jour (c.-à-d. 12 minutes et 14 secondes; E.T : 0,0314 ; Intervalle : 0,000 – 0,1300). Considérant seulement les progénitures qui ont toiletté d'autres membres du groupe (n=3), la durée moyenne de toilettage durant chaque session est de 0,048 jour (c.-à-d. 1 heure 9 minutes et 7 secondes ; E.T : 0,0707, Intervalle : 0,0050 – 0,1300). Dans notre étude, l'âge de la progéniture n'influence pas la durée moyenne de toilettage durant chaque session qu'elles émettront envers les autres membres du groupe ($\beta = 0,004$ p = 0,323) (Tableau 3).

3.1.4. Toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture

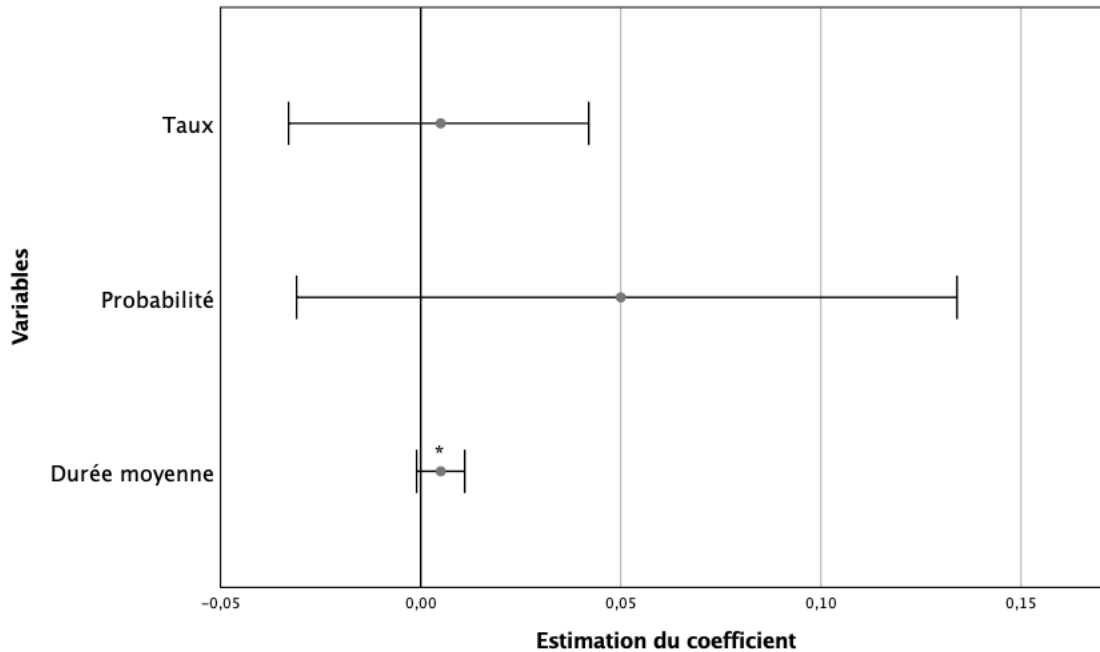


Figure 8. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de l'âge (variable nominale) sur les variables dépendantes (taux de toilettage, probabilité de toilettage et durée moyenne de toilettage) des autres membres du groupe envers les progénitures.
* $p < 0.1$

3.1.4.1. Taux de toilettage

Le taux moyen de toilettage de toutes les progénitures confondues ($n=17$) reçu par d'autres membres du groupe est de 0,12 épisodes par heure (E.T : 0,23 ; Intervalle : 0,00 – 0,92 épisodes/heures). Considérant seulement celles qui ont reçu du toilettage par d'autres membres du groupe ($n=7$), elles ont été toilettées pour un taux moyen de 0,30 épisodes par heure (E.T : 0,29 ; Intervalle : 0,08 – 0,92). Les autres membres du groupe toilettent les progénitures à des taux similaires, peu importe l'âge de ces dernières (EEG : $\beta = 0,005$ $p = 0,804$) (Tableau 3).

3.1.4.2. Probabilité de toilettage

Parmi les 20 progénitures, 10 (50%) ont été observées à recevoir du toilettage et 10 n'en ont pas reçu (50%) ; démontrant que les progénitures, peu importe leurs âges, ont une probabilité similaire de se faire toiletter par les autres membres du groupe ($\beta = 0,05$ $p = 0,222$) (Tableau 3). Considérant que les individus des groupes d'âge 1 et 2 ne se font pas toiletter par les autres

membres du groupe, l'analyse a été reconduite en enlevant ces deux groupes d'âge afin de voir si une tendance serait observable. La probabilité de se faire toiletter par les autres membres du groupe est la même peu importe l'âge des progénitures ($\beta = 0,029$ $p=0,685$).

3.1.4.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

La durée moyenne de toilettage de toutes les progénitures confondues ($n=17$) reçu par d'autres membres du groupe est de 0,0170 jour (c.-à-d. 24 minutes et 29 secondes ; E.T : 0,0256; Intervalle : 0,000 – 0,0800). Considérant seulement les progénitures qui ont été toilettées par d'autres membres du groupe ($n=7$), la durée moyenne de toilettage reçue est de 0,0414 jour (c.-à-d. 59 minutes et 37 secondes ; E.T : 0,0241 ; Intervalle : 0,0200 – 0,0800). La durée moyenne de toilettage durant chaque session a plus de chance d'augmenter avec l'âge de la progéniture ($\beta = 0,005$ $p = 0,089$) (Tableau 3, Figure 8). En effet, aucune progéniture de la classe d'âge 1 et 2 ne se fait toiletter, c'est seulement à partir de la classe d'âge 3 qu'on observe du toilettage venant d'autres membres du groupe (Tableau 7). Afin de mesurer si la présence des classes d'âge 1 et 2 influence les résultats, l'analyse statistique a été reconduite en enlevant ces deux classes d'âges. Les résultats ne sont plus statistiquement significatifs puisque la tendance, pour les progénitures plus âgées, d'être toiletté en moyenne plus longtemps durant chaque session de toilettage n'est plus présente ($\beta = -0,002$ $p = 0,785$).

Tableau 7. – Effet de l'âge sur la durée moyenne de toilettage durant chaque session des autres membres du groupe envers la progéniture

Classe d'âge	Nombre total d'individus (ceux ayant reçu du toilettage)	Moyenne de toilettage	Identité de la progéniture (durée moyenne de toilettage reçu)
1 (> 6 mois)	6 (0)	00 :00 :00	N/A
2 (entre 6 mois et 1 an)	1 (0)	00 :00 :00	N/A
3 (entre 1 et 2 ans)	4 (4)	01 :00 :17	CH (00 :24 :29) HM (00 :50 :40) JT (00 :44 :24) W2 (01:55 :12)
4 (entre 2 et 3 ans)	3 (2)	00 :23 :33	DN (00 :44 :40) LU (00 :00 :00) WH (00 :26 :00)

5 (entre 3 et 4 ans)	2 (1)	00 :47 :00	HZ (01 :34 :00) VR (00 : 00 : 00)
6 (entre 4 et 5 ans)	1 (0)	00 :00 :00	ND (00 :00 :00)

3.2. Effet du sexe du nourrisson sur le taux, la probabilité et la durée de toilette

Tableau 8. – Résultats des EEG : effet du sexe sur les dimensions de toilette (taux, probabilité, durée moyenne) selon la relation avec la progéniture

Relations de toilette	Effet de la variable indépendante du sexe sur les dimensions de toilette				
	Dimensions du toilette	β	Wald's χ^2 (df = 1)	s.e.	Niveau de p
Progéniture envers la mère	Taux de toilette (N=17)	- 0,13	0,79	0,14	0,372
	Probabilité de toilette (N=21)	0,06	0,25	1,13	0,616
	Durée moyenne de toilette (N=17)	- 0,003	0,833	0,003	0,361
Mère envers la progéniture	Taux de toilette (N=17)	- 0,11	0,17	0,27	0,673
	Probabilité de toilette (N=24)	N/A	N/A	N/A	N/A
	Durée moyenne de toilette (N=17)	0,000	0,001	0,009	0,970
Progéniture envers d'autres membres du groupe que la mère	Taux de toilette (N=17)	- 0,01	0,28	0,03	0,593
	Probabilité de toilette (N=19)	- 0,04	0,04	0,21	0,831
	Durée moyenne de toilette (N=17)	0,01	0,90	0,01	0,343
Autres membres du groupe envers la progéniture	Taux de toilette (N=17)	- 0,15	0,89	0,15	0,343
	Probabilité de toilette (N=20)	- 0,22	1,09	0,21	0,295
	Durée moyenne de toilette (N=17)	0,01	1,22	0,01	0,268

3.2.1. Toilette de la progéniture envers la mère

3.2.1.1. Taux de toilette

Les progénitures des deux sexes ont toilette leurs mères à des taux relativement similaires (EEG : $\beta = - 0,13$ $p = 0,372$) (Tableau 8 et 9). Même si les progénitures femelles ($n=7$) ont toilette leurs mères pour un taux moyen de 0,16 épisodes par heures et que les mâles ($n=10$) toiletent visiblement moins, à un taux moyen de 0,04 épisodes par heures; la différence n'est pas

significative statistiquement. En effet, cette différence apparente, mais non significative, a principalement été soulevée par une des progénitures femelles qui a toiletté sa mère considérablement plus que les autres, augmentant ainsi le taux moyen de toilettage de toutes les progénitures femelles confondues.

3.2.1.2. Probabilité de toilettage

Les progénitures femelles et mâles ont des probabilités similaires de toiletter la mère ($\beta = 0,06$ $p = 0,616$; Tableau 8 et 9).

3.2.1.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Les progénitures des deux sexes ont toiletté leurs mères avec une durée moyenne de toilettage relativement similaire durant chaque session ($\beta = - 0,003$ $p = 0,361$) (Tableau 8 et 9).

Tableau 9. – Taux, probabilité, durée moyenne de toilettage avec écart type, pourcentage et intervalle selon le sexe (femelle/mâle) pour le toilettage de la progéniture envers la mère et de la mère envers la progéniture.

		Femelles	Mâles
Toilettage de la progéniture envers la mère	Taux moyen par heure (épisodes/heure)	0,16	0,04
	Écart type	1,03	0,10
	Intervalle (Minimum-Maximum)	0,00-1,03	0,00-0,33
	Présence (probabilité) en pourcentage	50%	63,3%
	Durée moyenne en décimale	0,0124	0,0023
	Écart type	0,023	0,004
	Intervalle (Min-Max)	0,00-0,0592	0,00-0,0119
Toilettage de la mère envers la progéniture	Taux moyen par heure (épisodes/heure)	0,80	0,85
	Écart type	0,50	0,73
	Intervalle	0,37-1,68	0,16-2,54
	Présence (probabilité) en pourcentage	100%	100%
	Durée moyenne en décimale	0,0323	0,0290
	Écart type	0,0201	0,0255
	Intervalle (Min-Max)	0,0150-0,0699	0,0003-0,0942

3.2.2. Toilettage de la mère envers la progéniture

3.2.2.1. Taux de toilettage

Les mères ont toiletté leurs progénitures en moyenne 0,83 épisodes par heure (E.T : 0,63; Intervalle : 0,16 – 2,54). Les progénitures femelles et mâles ont été toilettées par la mère à des taux similaires (EEG : $\beta = - 0,11$ p = 0,673) (Tableau 8 et 9).

3.2.2.2. Probabilité de toilettage

La probabilité d'être toiletté par la mère est la même, peu importe le sexe de la progéniture. En effet, dans notre étude, toutes les mères toilettent leurs progénitures (N=21), d'où la valeur N/A du Tableau 8, comme expliqué dans la section 3.1.2.2.

3.2.2.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Les progénitures femelles et mâles ont été toilettées par la mère avec une durée moyenne de toilettage similaire durant chaque session ($\beta = -0,00$ p = 0,970) (Tableau 8 et 9).

3.2.3. Toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe

3.2.3.1. Taux de toilettage

Les taux étant similaires (EEG : $\beta = - 0,01$ p = 0,593), on observe que le sexe de la progéniture n'influence pas sur sa probabilité de toiletter d'autres membres du groupe que la mère (Tableau 8 et 10).

3.2.3.2. Probabilité de toilettage

Parmi les 19 progénitures, 5 ont été observées à toiletter d'autres membres du groupe (26,31%), alors que 14 (73,68%) n'ont pas émis de toilettage. Les progénitures femelles et mâles ont une probabilité similaire de toiletter d'autres membres du groupe que la mère ($\beta = - 0,04$ p = 0,831) (Tableau 8 et 10).

3.2.3.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Les progénitures mâles et femelles ont toiletté les autres membres du groupe avec une durée moyenne similaire durant chaque session ($\beta = - 0,01$ p = 0,343) (Tableau 8 et 10).

Tableau 10. – Taux, probabilité, durée moyenne de toilettage avec écart type, pourcentage et intervalle selon le sexe (femelle/mâle) pour le toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe et des autres membres envers la progéniture

		Femelles	Mâles
Toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe	Taux moyen par heure	0,02	0,01
	Écart type	0,07	0,04
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,18	0,00-0,11
	Probabilité en pourcentage	66,6%	80%
	Durée moyenne	0,0014	0,0135
	Écart type	0,003	0,040
Toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture	Intervalle	0,00-0,010	0,00-0,130
	Taux moyen par heure	0,17	0,09
	Écart type	0,34	0,13
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,92	0,00-0,44
	Probabilité en pourcentage	41,66%	62,5%
	Durée moyenne	0,0088	0,0230
Écart type	0,0157	0,0302	
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,040	0,00-0,080

3.2.4. Toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture

3.2.4.1. Taux de toilettage

Les progénitures des deux sexes ont été toilettées par d'autres membres du groupe avec un taux similaire (EEG : $\beta = -0,15$ $p = 0,343$) (Tableau 8 & Tableau 10).

3.2.4.2. Probabilité de toilettage

Parmi les 20 progénitures, les femelles et mâles ont une probabilité similaire de se faire toiletter par d'autres membres du groupe. ($\beta = -0,22$ $p = 0,295$) (Tableau 8 & Tableau 10).

3.2.4.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

La moyenne de toilettage est relativement similaire pour les deux sexes durant chaque session ($\beta = 0,01$ $p = 0,268$) (Tableau 8 & Tableau 10).

3.3. Effet de la parité maternelle sur le taux, la probabilité et la durée du toilettage

Tableau 11. – Résultats des EEG : effet de la parité maternelle sur les dimensions de toilettage (taux, probabilité, durée moyenne) selon la relation avec la progéniture

Relations de toilettage	Effet de la variable indépendante de la parité maternelle sur les dimensions de toilettage				
	Dimensions du toilettage	β	Wald's χ^2 (df = 1)	s.e.	Niveau de p
Progéniture envers la mère	Taux de toilettage (N=17)	0,11	0,73	0,12	0,392
	Probabilité de toilettage (N=21)	- 0,17	2,46	0,11	0,117
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	- 0,014	4,7	0,006	0,029**
Mère envers la progéniture	Taux de toilettage (N=17)	0,42	2,76	0,25	0,097*
	Probabilité de toilettage (N=24)	N/A	N/A	N/A	N/A
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	- 0,005	0,54	0,006	0,461
Progéniture envers d'autres membres du groupe que la mère	Taux de toilettage (N=17)	0,03	1,63	0,02	0,202
	Probabilité de toilettage (N=19)	0,07	0,11	0,21	0,736
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,003	0,38	0,004	0,533
Autres membres du groupe envers la progéniture	Taux de toilettage (N=17)	0,22	2,71	0,13	0,100
	Probabilité de toilettage (N=20)	0,61	14,87	0,16	0,000***
	Durée moyenne de toilettage (N=17)	0,01	2,4	0,008	0,118

*valeur de $p < 0.1$; **significatif à $p < 0.05$; ***significatif à $p < 0.01$

3.3.1. Toilettage de la progéniture envers la mère

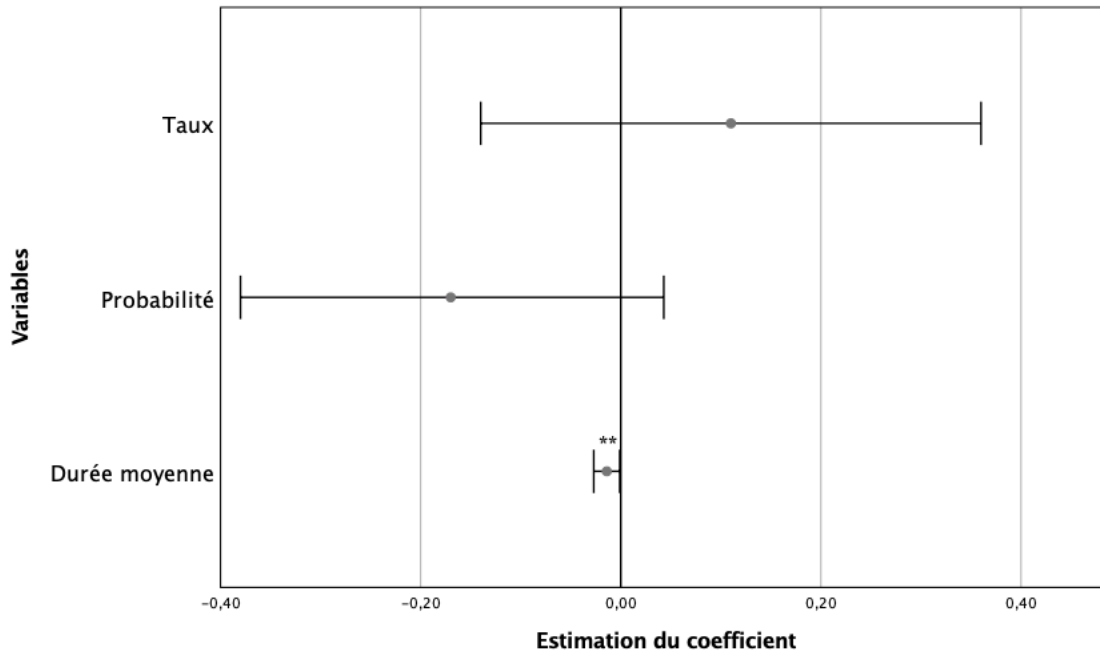


Figure 9. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de la parité maternelle (variable nominale binaire) sur les variables dépendantes (taux de toilettage, probabilité de toilettage et durée moyenne de toilettage) des progénitures envers leurs mères. ** $p < 0.05$

3.3.1.1. Taux de toilettage

Les progénitures toilettent la mère de façon similaire que celle-ci soit monopare ou multipare (EEG : $\beta = 0,11$ $p = 0,392$; Tableau 11 et 12, Figure 9).

3.3.1.2. Probabilité de toilettage

Que la mère soit monopare ou multipare, elle a la même probabilité d'être toilettée par sa progéniture (N=21) ($\beta = -0,17$ $p = 0,117$; Tableau 11 et 12, Figure 9).

3.3.1.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Les mères monopares ont tendance à se faire toiletter plus longtemps par leurs progénitures ($\beta = -0,014$ $p = 0,029$) durant chaque session de toilettage que les mères multipares (Tableau 11 et 12, Figure 9)

Tableau 12. – Taux, probabilité, durée moyenne de toilette avec écart type, pourcentage et intervalle selon la parité maternelle (monopares/multipares) pour le toilette de la progéniture envers la mère et la mère envers la progéniture

		Monopares (n=4)	Multipares (n=13)
Toilette de la progéniture envers la mère	Taux moyen par heure	0,02	0,11
	Écart type	0,03	0,28
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,09	0,00-1,03
	Probabilité en pourcentage	42,87%	64,28%
	Durée moyenne en décimal	0,0147	0,003
	Écart type	0,0295	0,008
Toilette de la mère envers la progéniture	Intervalle	0,0000-0,0592	0,000-0,027
	Taux moyen par heure	0,60	0,90
	Écart type	0,29	0,69
	Intervalle (Min/Max)	0,37-0,98	0,16-2,54
	Probabilité en pourcentage	100%	100%
	Durée moyenne en décimal	0,0304	0,0304
Écart type	0,0266	0,0227	
Intervalle (Min/Max)	0,0138-0,0699	0,0003-0,0942	

3.3.2. Toilette de la mère envers la progéniture

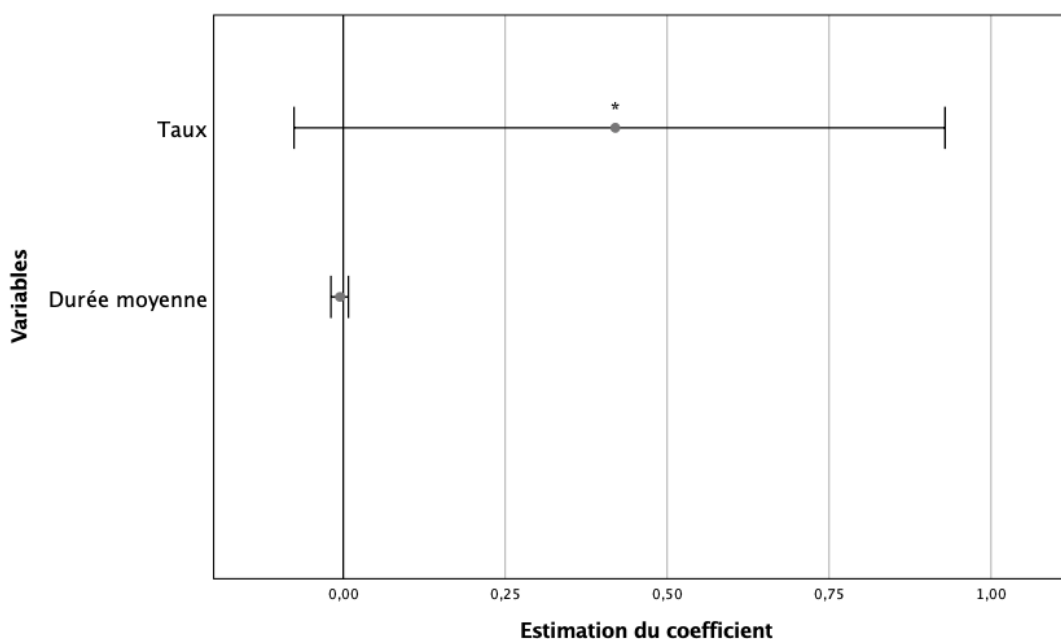


Figure 10. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de la parité maternelle (variable nominale binaire) sur les variables dépendantes (taux de toilette et durée moyenne de toilette) des mères envers leurs progénitures * $p < 0.1$

La probabilité d'être toiletté n'apparaît pas dans la figure 10 pour les mêmes raisons expliquées dans la **section 2.5** (c.à.d. l'impossibilité pour le logiciel de faire les calculs puisque les réponses ne sont pas binaires).

3.3.2.1. Taux de toilettage

Il y a une tendance chez les mères multipares de toiletter plus souvent leur progéniture que les mères monopares (EEG : $\beta = 0,42$ $p = 0,097$) (Tableau 11 et 12 & Figure 10; Annexe Tableau 12).

3.3.2.2. Probabilité de toilettage

Les progénitures ont la même probabilité de se faire toiletter par une mère monopare ou multipare. En effet, dans notre étude, toutes mères confondues ont toiletté leurs progénitures, d'où la notion N/A dans le Tableau 11.

3.3.2.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

La durée moyenne d'une session de toilettage reçue par la progéniture de la mère n'est pas influencée par la parité maternelle ($\beta = -0,005$ $p = 0,461$) (Tableau 11 et 12). Autrement dit, les mères toilettent leurs progénitures avec une durée moyenne similaire durant chaque session, peu importe la parité maternelle.

3.3.3. Toilettage de la progéniture envers les autres membres du groupe

3.3.3.1. Taux de toilettage

Que leurs mères de la progéniture soit multipare ou monopare, les progénitures toilettent les autres membres du groupe avec un taux similaire (EEG : $\beta = 0,03$ $p = 0,202$) (Tableau 11 et 13). Autrement dit, il n'y a pas de différence significative statistiquement dans le taux de toilettage selon la parité maternelle; malgré que trois progénitures de mères multipares aient toiletté d'autres membres alors qu'aucune progéniture de mères monopares n'ont émis de toilettage. Parmi les progénitures issues de mères multipares, une progéniture a toiletté son grand frère et deux ont toiletté des individus avec lesquels ils ne partageaient aucun lien de parenté.

3.3.3.2. Probabilité de toilettage

Que la mère de la progéniture soit multipare ou monopare, les progénitures (n=19) ont une probabilité similaire de toiletter les autres membres du groupe ($\beta = 0,07$ p = 0,736) (Tableau 11 et 13).

3.3.3.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

Que la mère de la progéniture soit multipare ou monopare, les progénitures toilettent les autres membres du groupe avec une durée moyenne de toilettage similaire durant chaque session ($\beta = 0,003$ p=0,533 ; Tableau 11 et 13).

Tableau 13. – Taux, probabilité, durée moyenne de toilettage avec écart type, pourcentage et intervalle selon la parité maternelle (monopares/multipares) pour le toilettage de la progéniture envers d'autres membres du groupe et d'autres membres du groupe envers la progéniture

		Monopares (n=4)	Multipares (n=13)
Toilettage de la progéniture envers d'autres membres du groupe	Taux moyen par heure	0,00	0,03
	Écart type	0,00	0,06
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,00	0,00-0,18
	Probabilité en pourcentage	0%	71,42%
	Durée moyenne en décimal	0,00	0,0111
	Écart type	0,00	0,0358
Toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture	Intervalle	0,00-0,00	0,00-0,130
	Taux moyen par heure	0,00	0,16
	Écart type	0,00	0,26
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,00	0,00-0,92
	Probabilité en pourcentage	0%	25%
	Durée moyenne en décimal	0,00	0,0223
Écart type	0,00	0,0274	
	Intervalle (Min/Max)	0,00-0,00	0,00-0,080

3.3.4. Toilettage des autres membres du groupe envers la progéniture

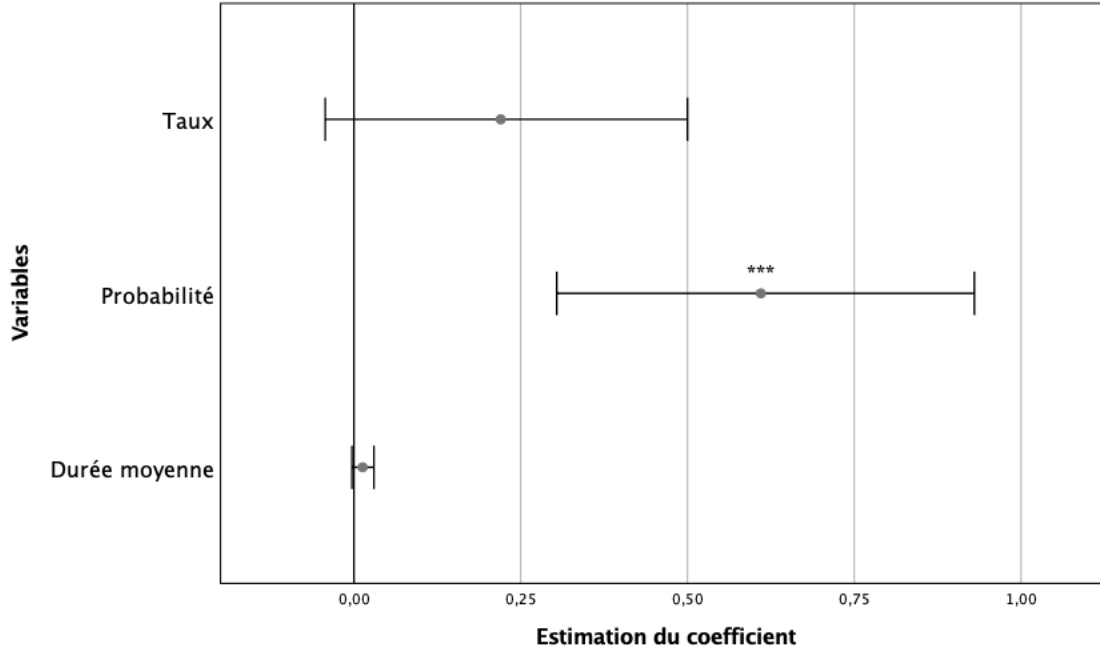


Figure 11. – EEG - Estimation du coefficient β (cercles) et leurs 95% intervalles de confiance (barres) pour l'effet de la parité maternelle (variable nominale binaire) sur les variables dépendantes (taux de toilettage, probabilité de toilettage et durée moyenne de toilettage) des autres membres du groupe envers la progéniture *** $p < 0.01$

3.3.4.1. Taux de toilettage

La parité maternelle a tendance à influencer le taux de toilettage reçu par la progéniture (EEG : $\beta = 0,22$ $p = 0,100$). Les progénitures de mères multipares ont ainsi tendance à recevoir plus de toilettage que les progénitures de mères monopares (Tableau 11 et 13 & Figure 11). En effet, 7 sur 13 progénitures de mères multipares se font toiletter par d'autres membres; dont une par sa grande sœur, trois par leurs grands frères et 3 par d'autres individus ne partageant aucun lien de parenté.

3.3.4.2. Probabilité de toilettage

Nous observons que les progénitures issues de mères multipares ont significativement plus de chance d'être toiletées que celles issues de mères monopares ($\beta = 0,61$ $p = 0,000$) (Tableau 11 et 13, Figure 11). En effet, aucune progéniture de mères monopares ($n=4$) ne se fait toiletter

par d'autres membres du groupe, alors que 10 progénitures issues de mères multipares (n=16) se font toiletter par d'autres membres du groupe.

3.3.4.3. Durée moyenne de toilettage durant chaque session

La parité maternelle n'a pas d'influence sur la durée moyenne de toilettage durant chaque session reçue par les autres membres du groupe (EEG : $\beta = 0,01$ $p = 0,118$) (Tableau 11 et 13). Bien qu'aucune progéniture issue de mères monopares ne reçoivent de toilettage alors que sept progénitures issues de mères multipares reçoivent du toilettage; cette différence n'est pas statistiquement significative dans l'effet de la parité maternelle sur la durée moyenne de toilettage.

4. Discussion

4.1. Résumé des résultats clés

Nous avons pu observer dans quelle mesure l'âge, le sexe de la progéniture et la parité maternelle ont influencé, ou non, les différentes dimensions de toilettage avec la mère et les autres membres du groupe.

Âge de la progéniture : Nous avons observé que par rapport aux progénitures plus jeunes, les progénitures les plus âgées ont un taux (fréquence/heure), une probabilité (présence/absence) et une durée moyenne de toilettage durant chaque session plus élevée envers la mère. Réciproquement, les progénitures plus vieilles sont toilettées par la mère pour une durée moyenne supérieure que les progénitures plus jeunes durant chaque session. L'âge de la progéniture n'a cependant pas eu d'influence sur le taux de toilettage reçu et la probabilité d'être toiletté par la mère. Les progénitures plus âgées ont plus de probabilité de toiletter les autres membres du groupe que la mère; et les progénitures plus vieilles se font toiletter en moyenne plus longtemps par les autres membres du groupe que les progénitures plus jeunes.

Sexe de la progéniture : Le sexe mâle ou femelle de la progéniture n'a pas d'impact sur les dimensions de toilettage (taux, probabilité ou durée moyenne de toilettage durant chaque session) avec la mère et les autres membres du groupe.

Parité maternelle : La parité maternelle a une influence sur la durée moyenne de toilettage durant chaque session émise par la progéniture envers sa mère. En effet, les mères monopares se font toiletter plus longtemps par leurs progénitures que les mères multipares. Par contre, la parité maternelle n'influence ni le taux ni la probabilité de la progéniture d'émettre du toilettage envers la mère. De la mère envers la progéniture, les résultats de cette étude démontrent que les mères multipares toilettent à un taux plus élevé leurs progénitures que les mères monopares. La parité maternelle n'a par contre pas d'effet sur la durée moyenne de chaque session de toilettage émise de la mère envers la progéniture.

Concernant la relation entre les autres membres du groupe et la progéniture, nous avons observé que les progénitures de mères multipares ont tendance à recevoir un taux de toilettage

plus élevé que les progénitures de mères monopares. Les progénitures issues de mères multipares ont aussi une probabilité d'être toiletées plus élevée que celles issues de mères monopares. Par contre, la parité maternelle n'a influencé ni le taux, la probabilité et la durée moyenne de toilettage émis durant chaque session ; ni la durée moyenne de toilettage reçu durant chaque session.

4.2. Toilettage reçu et émis selon l'âge de la progéniture

Nous avons vu que plus la progéniture vieillit, plus le taux moyen, la probabilité et la durée moyenne de toilettage augmentent envers la mère, supportant notre prédiction n°**1A**. D'une part, le développement ontogénique de la locomotion est parallèle au développement du toilettage, puisque celui-ci nécessite une certaine dextérité et maîtrise des mouvements du corps. D'autre part, le toilettage pourrait permettre de réduire les conflits en lien avec le sevrage (Trivers 1972). En effet, cela s'observe par la durée moyenne de toilettage reçu des progénitures qui augmente avec l'âge de la progéniture, réciproquée par la durée moyenne de toilettage supérieure reçue par les progénitures plus âgées de la part de leurs mères (ce qui ne supporte pas notre prédiction n°**1B**). La réduction des conflits en lien avec le sevrage proposé par Trivers (1972) se ferait donc grâce à de longues sessions de toilettage ; et c'est pour cela que contrairement aux durées moyennes des sessions de toilettage, les taux ou les probabilités d'être toiletés par la mère ne sont pas affectés par l'âge. La durée moyenne de toilettage pourrait aussi appuyer la progéniture dans son apprentissage du toilettage de par sa pratique avec sa mère. Par la suite, la progéniture prendra de plus en plus son indépendance (Bardi et Huffman 2002) et cet apprentissage du toilettage lui permettra de développer ses relations sociales avec les autres membres du groupe (Dunbar 2010, Goodall 1965, Jay 1965, Judge, Griffaton, et Fincke 2006, Kanngiesser et al. 2011, Terry 1970).

Dans le même ordre d'idées, nous avons observé que plus la progéniture est âgée, plus elle a de probabilité de toiletter d'autres membres du groupe, supportant notre prédiction n°**1A**. Par contre, les taux et la durée moyenne de toilettage durant chaque session ne sont pas affectés par l'âge de la progéniture. En effet, cela semble logique puisque l'âge de nos immatures ne représente que le début du développement ontogénique des jeunes chimpanzés (0-7 ans). Nous

proposons donc ici que la probabilité de toiletter d'autres membres du groupe augmente avec l'âge, corrélé avec le sevrage (Bădescu et al. 2016) et la plus grande indépendance à la mère (Bardi et Huffman 2002), mais que les taux et la durée moyenne de chaque session de toilettage augmenteront à l'entrée de la juvénescence durant laquelle les chimpanzés commenceront à construire leurs relations sociales plus solidement avec les autres membres du groupe (Pereira et Altmann 1985). Cela concorderait avec nos résultats : plus la progéniture vieillit, plus la durée moyenne de toilettage reçu par d'autres membres du groupe augmente (ce qui ne supporte pas notre prédiction n°2B). En revanche, la probabilité et les taux d'être toilettés par d'autres membres du groupe ne sont pas affectés par l'âge de la progéniture. Cela appuie l'idée précédente selon laquelle les interactions avec les autres membres du groupe se solidifient durant le développement ontogénique des immatures, et que bien qu'il soit probable que d'autres membres du groupe toilettent la progéniture à n'importe quel âge, les durées moyennes des sessions de toilettage augmentent avec la capacité de la progéniture de créer des liens sociaux réciproques avec d'autres membres du groupe (Schino et Aureli 2008; Xia et al. 2013), solidifié par sa maîtrise du toilettage avec l'âge.

Ainsi, cela répond à un pattern général selon lequel au début de son développement ontogénique la progéniture est très dépendante de la mère (Chivers 1987; Jane Goodall 1965, 2010) d'un point de vue nutritionnel (Bădescu et al. 2016), au niveau de l'aspect du jeu et l'aspect locomoteur (Lonsdorf, Markham, et al. 2014), etc. Plus la progéniture se développe ontogéniquement sur tous ces aspects en plus du toilettage social, plus elle est indépendante (consommation de nourriture solide (Pereira et Altmann 1985), développement de la locomotion autre qu'accrochée ventralement ou dorsalement à la mère (Sarringhaus, MacLatchy, et Mitani 2014), les jeux pratiqués avec les autres membres du groupe (MacDonald 1993), etc.). Cette indépendance, corrélée à l'âge, permet à la progéniture d'interagir avec les autres membres du groupe et d'échanger plus de toilettage social (Lonsdorf, Markham, et al. 2014, Missakian 1974). Cette indépendance semble aussi corrélée avec le sevrage qui marque particulièrement le début de la capacité de la progéniture à assurer lui-même sa propre survie. Afin d'appuyer notre point, il serait intéressant de voir après nos classes d'âge (après 6 ans) si les durées moyennes de

toilettage reçu par la mère réduisent considérablement alors que celles avec les autres membres du groupe continuent d'augmenter.

4.3. Différences sexuelles dans le développement ontogénique du toilettage en lien avec les stratégies adaptatives à l'âge adulte

Comme vu dans l'introduction, ce mémoire propose une vision axée sur les femelles, dans le sens où elles ont moins été étudiées que les mâles dans les précédentes études sur les chimpanzés (*P. t. schweinfurthii*) (Mitani 2009a). La discussion sur les résultats de cette étude se penchera donc sur les arguments qui permettent de réfléchir sur le toilettage en tant que comportement social qui sert tout aussi bien les femelles que les mâles; et comment il a pu être mal interprété considérant le biais préexistant de se focaliser sur les mâles comme étant plus grégaires.

4.3.1. Émigration et accès à la nourriture

Dans la revue de littérature, nous avons pu voir les stratégies adaptatives respectives aux mâles et aux femelles (Trivers 1972). Nous avons aussi vu l'analyse comparative de Terry (1970) qui cherche à démontrer que le toilettage est une réponse aux tensions émises ou reçues d'évènements qui menace l'intégration de l'émetteur ou le récepteur au sein du groupe (c.-à-d. les attaques physiques, l'activité sexuelle, les naissances et le rang social). Cependant, ces évènements concernent à la fois les mâles (attaques physiques, rang social, activité sexuelle) et les femelles (activité sexuelle, naissance et rang social selon l'espèce); ce qui permettrait d'appuyer l'hypothèse de l'importance fondamentale du toilettage pour les deux sexes (Wakefield 2013) dans la création d'associations (Lehmann et Boesch 2009b) permettant de réduire les tensions. Nos résultats appuient cette hypothèse puisque nous avons trouvé qu'il n'y a pas de différence de toilettage entre les mâles et les femelles durant leurs premières années de développement au niveau des taux, probabilité et durée moyenne de toilettage reçu et émis avec la mère et les autres membres du groupe (ce qui supporte notre prédiction **2A**). Plus spécifique aux femelles chimpanzés, le fait d'émigrer dans un nouveau groupe à l'âge adulte est une grande source de tension et de stress (Kahlenberg et al. 2008, Nishida 1989), qui pourrait justement être réduit par le toilettage. En effet, lorsque les femelles émigrent dans un nouveau groupe, elles

sont généralement en position subordonnée dans la hiérarchie (Kahlenberg et al. 2008). Ainsi, elles toilettent à la fois avec les mâles puisque ceux-ci les défendent lors d'agressions émises par les femelles résidentes, permettant par ailleurs d'augmenter leurs opportunités d'accouplement (Kahlenberg et al. 2008) ; et avec les femelles résidentes qui les agressent et sont majoritairement en position hiérarchique supérieure (Nishida 1989). Nous proposons donc ici de voir le toilettage social comme un apprentissage d'essai/erreur des relations avec les autres membres, en plus de permettre la réduction des agressions ou la réparation du conflit suite aux agressions (Terry 1970; Falk 1958).

En outre, considérant que nous n'avons pas observé de différence sexuelle au niveau du toilettage, mais que ce comportement est considéré comme fondamental dans l'établissement et le maintien de liens sociaux; nous pouvons nous demander s'il n'est pas d'une grande utilité entre les femelles afin de créer des associations pour le partage de l'accès à la nourriture (Samuni et al. 2018), fondamental pour le succès reproducteur et la valeur sélective inclusive des femelles (Pereira et Altmann 1985). L'émigration dans un nouveau groupe nécessite un accès à la nourriture alors que les femelles sont dans une période vulnérable et en contexte dangereux (Muller et al. 2009), ayant donc éventuellement besoin d'associations/d'alliances pour permettre leur survie à travers cette recherche conjointe de nourriture, et pour « se faire une place dans la hiérarchie ». Cela étant, considérant qu'à Ngogo, l'accès à la nourriture est stable et constant (Watts 2012), les femelles n'utilisent peut-être pas le toilettage en tant que moyen d'association pour avoir accès à la nourriture. Il serait donc intéressant d'observer le lien entre la stabilité de la nourriture, le taux de toilettage et les associations qui sont faites entre les femelles d'une autre communauté. Par exemple, les femelles qui s'associent à travers ce comportement ont-elles tendance à se nourrir ensemble ? Autrement dit, il serait intéressant d'observer s'il existe une corrélation entre la stabilité de nourriture à l'âge adulte et le taux, la probabilité et durée de toilettage, afin de saisir l'importance de l'apprentissage de ce comportement dès le plus jeune âge chez les femelles.

4.3.2. Réduction des risques liés aux agressions

Par ailleurs, nous avons observé chez les humains que l'agression physique est plus dangereuse pour les femmes que pour les hommes considérant que le succès reproducteur de

celles-ci peut être mis en danger lors de comportements à risques (Campbell 2013). En ce qui concerne les études chez les chimpanzés, il est récent que le toilettage soit considéré comme important dans la construction d'alliances préférentielles chez les femelles (voir Wakefield 2013 et Lehmann et Boesch 2009 pour des exemples). Au contraire, l'emphasis a longtemps été mise sur les mâles considérant la visibilité évidente de leur hiérarchie, à travers les distances interindividuelles, des démonstrations de dominance (Foster et al. 2009) (ex. lorsqu'ils rouent de coups le sol ou qu'ils agitent des branches afin d'effrayer d'autres membres), de patrouilles frontalières (Watts et Mitani 2001a) dans lesquelles des meurtres peuvent avoir lieu ou encore des infanticides (Watts et Mitani 2000). Ces comportements sont moins observables chez les femelles, ce qui a mené aux conclusions qu'elles étaient relativement asociales (Mitani 2009a) et plutôt passives (Wakefield 2013). Alternativement, nos résultats démontrant qu'il n'y a pas de différences sexuelles au niveau du toilettage durant l'enfance (ce qui ne supporte pas nos prédictions **2B** et **2C**) peuvent nous laisser percevoir deux choses. Premièrement, les jeunes chimpanzés ne développent pas de différences relativement au toilettage durant leurs premières années de vie, car celles-ci ne se développent plus tard dès l'entrée à la juvénescence, lorsque chaque sexe incarne sa propre structure hiérarchique, que les mâles commencent à entrer en compétition pour l'accès aux partenaires et les femelles pour l'accès à la nourriture, et que les relations de toilettages au sein du même sexe commencent à se différencier (Pusey 1990). Deuxièmement, cela pourrait laisser suggérer que le toilettage est un comportement tout aussi important pour les femelles que pour les mâles une fois rendu à l'âge adulte, d'où l'absence de différence durant le plus jeune âge. Un parallèle avec les hypothèses faites chez les humains peut ici être fait : les femelles chimpanzés évitent les comportements agressifs, car cela peut nuire à leur succès reproducteur (Verona et Kilmer 2007, Lischke et al. 2012) à la survie de leurs propres progénitures (en gestation ou nées) ou celles des femelles avec lesquelles elles se sont associées et qui procurent éventuellement des soins alloparentaux aux immatures (Clutton-Brock 2002). Ainsi, le toilettage pourrait être interprété comme un comportement clé qui permet d'éviter la violence ou les agressions tout en établissant des liens sociaux sécurisants (Terry 1970; Falk 1958; Dunbar 1991). Chez les femelles, le toilettage pourrait donc indirectement permettre aux mères l'évitement de comportements à risques (Campbell 2013; Verona et Kilmer 2007; Lischke et al.

2012; Hess et Hagen 2006), d'établissement de la qualité des soins de toilettage dans la sélection des partenaires qui par la suite pourrait offrir des soins alloparentaux aux progénitures (Clutton-Brock 2002; Bădescu et al. 2016), ou dans l'établissement de cliques qui protègent les progénitures contre les agressions par les mâles (Wakefield 2013). Il serait donc un outil social tout autant important chez les femelles que chez les mâles, qui serviraient tout simplement des fonctions différentes selon les stratégies adaptatives des deux sexes (Langergraber, Mitani, et Vigilant 2009).

4.3.3. Comparaison du développement ontogénique du toilettage avec d'autres comportements

Toujours en lien avec les différences sexuelles, nous avons vu des études qui se penchent sur l'ontogénie du développement d'autres comportements que le toilettage (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Les conclusions que nous retiendrons ici sont comme suit : des différences sexuelles surviennent dès le plus jeune âge en ce qui concerne le jeu social (2 ans), les déplacements seuls (entre 0 et 5 ans) et l'indépendance spatiale (3 ans). Aucune différence sexuelle n'a par contre été observée en ce qui concerne le temps passé à manger de la nourriture solide. Ici, nous ferons une comparaison entre le jeu social, le temps passé à manger de la nourriture solide et l'absence de différences sexuelles observées au sein de notre étude dans les taux, probabilités et durée moyenne de toilettage durant les premières années de vie, émis et reçus par la mère et les autres membres du groupe ; supportant d'ailleurs notre prédiction n°2A.

Le jeu social a été défini comme un comportement qui prend tout d'abord lieu entre la mère et sa progéniture et qui est fondamentalement important pour l'acquisition ultérieure de compétences sociales et de développement d'associations préférentielles (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Il semble ici que nous retrouvons des éléments très similaires à ceux que nous avons observés dans notre étude par rapport au toilettage; c'est-à-dire que les taux de toilettage reçus et émis des progénitures avec la mère sont plus élevés que ceux avec d'autres membres du groupe. Par contre, nous n'avons pas observé de différence sexuelle pour ce dernier durant l'enfance ; alors qu'elles ont été observées pour le jeu social puisque les mâles participent à plus de jeu social que les femelles à partir d'un plus jeune âge. Nous avons donc ici un comportement

de jeu qui semble essentiel dans l'acquisition sociale et motrice des progénitures : le *LR-play* permet un développement locomoteur dû aux acrobaties impliquées (ex. le saut ou l'agrippement de branches en branches) et le *R&T* permet le développement moteur, l'apprentissage des éléments compétitifs utilisés plutôt tard dans les relations sociales de dominance (Cordoni et Palagi 2011). Pourtant, le toilettage est tout aussi voire plus important, car il perdure toute la vie (Pereira et Altmann, 1985). Cette comparaison peut amener à l'hypothèse que s'il n'y a pas de différence sexuelle jusqu'à au moins 7 ans, c'est que les différences sexuelles rendues à l'âge adulte ne sont pas suffisamment importantes pour s'observer dès le plus jeune âge. Les différences sexuelles quant au jeu peuvent se justifier par rapport au fait que les mâles entreprennent plus souvent que les femelles des patrouilles frontalières dues à leur rôle de défense du domaine vital (Watts et Mitani 2001), qui justifie par ailleurs la présence d'une plus grande indépendance spatiale observée au plus jeune âge des mâles. Dans le même ordre d'idée, est observée une plus grande présence d'agression chez les mâles qui implique de grimper aux arbres pour se défendre et de développer une meilleure dextérité (Paquette 1994). Les femelles elles, vont avoir plutôt tendance à se déplacer avec leurs progénitures durant leur plus jeune âge (Bardi et Huffman 2002). Ceci pourrait donc expliquer pourquoi les jeunes mâles développent plus tôt le jeu social que les femelles (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Cependant, par rapport au toilettage qui permet principalement de créer des associations sociales (Dunbar 1991; 2010) qui sont toutes aussi importantes à l'âge adulte pour les femelles que pour les mâles, il semble logique qu'aucune différence ne soit observée dès le plus jeune âge.

Une autre réflexion qui peut être faite est en lien avec l'absence de différence sexuelle dans le temps dédié à manger de la nourriture solide (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Comme nous avons vu dans l'introduction, Lonsdorf, Markham, et al. (2014) argumentent que cette absence observée durant l'enfance peut être justifiée par le fait que, pour des raisons différentes, l'alimentation serait aussi importante pour les mâles que les femelles à l'âge adulte. Pourtant, nous avons vu comment un modèle socio-écologique attribué aux chimpanzés avance l'idée selon laquelle l'accès à la nourriture est la stratégie adaptative des femelles, alors que celle des mâles est l'accès aux femelles (Trivers 1972; Andersson 1994). Bien que le toilettage et l'alimentation n'ont pas les mêmes schémas moteurs et le même niveau de complexité, nous pourrions nous

attendre à que le temps dédié à manger de la nourriture solide soit plus élevé chez les femelles, tout comme la majorité de la littérature prétend que le toilettage est plus important chez les mâles puisqu'ils restent dans leur groupe natal et seraient donc plus grégaires (Hemelrijk et Luteijn 1998; Inoue et al. 2008). Pourtant, il n'y a aucune différence sexuelle durant l'enfance (Lonsdorf, Markham, et al. 2014). Ainsi, il me semble intéressant d'appliquer des raisonnements similaires au toilettage : celui-ci a des fonctions relativement différentes à l'âge adulte; mais aucune différence sexuelle n'est observée durant l'enfance (Lonsdorf, Markham, et al. 2014), car l'apprentissage de son fonctionnement et de ses répercussions sociales est fondamental pour les deux sexes. De plus, bien que l'accès à la nourriture soit fondamental pour les stratégies adaptatives des femelles (Trivers 1972), il est tout aussi important pour les mâles et leur survie, argument appuyé par l'absence de différence sexuelle. Il pourrait en être de même pour le toilettage. Notons cependant que le modèle socio-écologique de l'importance de l'accès à la nourriture pour les femelles s'applique uniquement dans un contexte de compétition alimentaire (Trivers 1972), ce qui n'est pas le cas dans notre population. Il serait donc intéressant, pour approfondir notre comparaison avec la consommation de nourriture solide, de comparer nos résultats avec ceux d'une autre population de chimpanzés dans laquelle la compétition alimentaire est importante chez les femelles.

Les recherches de Ngogo (Watts 2012) concluent que les mâles adultes de la communauté se toilettent plus entre eux qu'avec les autres femelles, mais qu'à l'âge adolescent les mâles se toilettent autant entre eux qu'avec les femelles. Dans la présente recherche, nous ne nous sommes pas penchés sur le toilettage respectif entre les femelles et entre les mâles selon l'âge des progénitures, mais plutôt sur les différences sexuelles entre les deux sexes selon l'âge. Il aurait été intéressant de mesurer les différences de toilettage pour l'âge au sein du même sexe.

4.4. Toilettage et parité maternelle

Nous avons observé que les mères monopares ont tendance à se faire toiletter en moyenne plus longtemps par leurs progénitures durant chaque session de toilettage que les mères multipares (ce qui supporte notre prédiction **3B**). Contrairement à la durée moyenne qui est significative, les taux et la probabilité d'être toiletté par sa progéniture sont similaires que la

mère soit monopare ou multipare. Comme le suggère Stanton et al. (2014), nous pouvons interpréter cette différence par le fait que les progénitures issues de mères monopares n'ont pas de frères ou sœurs avec lesquels interagir. De même, les mères monopares n'ont qu'une seule progéniture avec laquelle elle peut échanger du toilettage, incluant la réception. Par ailleurs, les progénitures qui toilettent la mère sans présence de frères ou de sœurs ne sont pas distraites par ceux-ci (Stanton et al. 2014), d'où les sessions de toilettage plus longues. Par ailleurs, il est important de souligner que nous avons étudié les échanges de toilettages entre la mère et sa progéniture pour seulement 4 dyades monopares, en comparaison à 13 multipares (voir **Limites de l'étude** pour plus de détails). Dans nos dyades monopares, seulement 1 progéniture a été observée à toiletter la mère. Celle-ci a entre 4 et 5 ans et était processus de sevrage. Que ce soit de l'émission de toilettage envers la mère ou de réception de celui-ci par la mère, cette dyade a échangé une grande quantité de toilettage en comparaison à d'autres de notre étude. Terry (1970) propose que le toilettage est un mécanisme permettant de réduire les tensions chez les primates. Nous proposons ici d'étendre cette hypothèse à la réduction de conflit entre la mère et sa progéniture avant de mitiger les conflits corrélés avec le sevrage (Trivers 1972), pouvant donc représenter un biais à notre étude.

Relativement au toilettage de la mère envers la progéniture, nous avons observé un taux de toilettage plus élevé des mères multipares envers leurs progénitures que les mères monopares. Ces résultats vont à l'encontre de ceux trouvés par Stanton et al. (2014) pour les chimpanzés du Parc National de Gombe selon lesquelles les progénitures issues de mères monopares se font plus toiletter que celles issues de mères multipares. Notons que les auteurs n'ont pas mesuré les taux, mais plutôt les proportions du toilettage observé par la proportion totale d'observation quotidienne de la dyade. De plus, nous verrons dans **Limites de l'étude** que notre nombre de dyades monopares est largement inférieur à celui des dyades multipares, pouvant donc influencer les résultats.

Par ailleurs, dans la présente recherche, nous nommons l'identité des individus qui toilettent/se font toiletter par les progénitures afin de se pencher sur les liens de parenté que partage la mère avec ces dits individus. Dans nos résultats, les taux et la probabilité d'être toiletté par d'autres membres du groupe que la mère sont supérieurs pour les progénitures issues de

mères multipares que celles de mères monopares, supportant notre prédiction n°3A. Les durées moyennes de chaque session de toilettage ne sont pas influencées par la parité maternelle, probablement parce qu'aucune progéniture issue de mères monopares ne se fait toiletter par d'autres membres du groupe; d'où les résultats significatifs pour les taux et la probabilité. En effet, les mères multipares donnent naissance à des progénitures dans le même groupe à plusieurs reprises, alors que les mères monopares sont généralement de nouvelles émigrées dans le groupe, en plus d'être plus protectrice de leur unique immature (Stanton et al. 2014). Les progénitures de mères multipares ont donc probablement accès à plus de congénères pour le toilettage que les progénitures de mères monopares. (Stanton et al. 2014, Goodall 1965) . Nous avons en effet pu observer que la majorité des individus autres que la mère sont en effet des apparentés, principalement des frères ou des sœurs de la progéniture. Ainsi, nos résultats vont aussi dans le sens de ceux de Bădescu (2016) selon lesquels les progénitures issues de mères multipares reçoivent plus de soins alloparentaux que celles issues de mères monopares. Ici, nos résultats ajoutent l'idée selon laquelle ces soins alloparentaux proviennent plus spécifiquement des apparentés des progénitures (Bădescu et al. 2016, Bădescu et al. 2020). Ces soins alloparentaux et leur présence à Ngogo pourraient éventuellement être expliqués par l'importance des jeunes femelles d'apprendre comment effectuer le toilettage, puisqu'un mauvais apprentissage compromettrait les chances d'intégration des femelles au sein du groupe social. De plus, cela permettrait aux individus qui pratiquent ces soins de se familiariser avec plusieurs types de personnalité des femelles, en même temps d'accélérer l'apprentissage des gestes du toilettage social par la répétition.

4.5. Limites de l'étude et de l'analyse et directions des futures recherches

4.5.1. Âge des progénitures

Considérant chacune des variables indépendantes (âge, sexe, parité maternelle), des biais particuliers à chacune influencent les résultats. Relativement à l'âge, nous avons pu observer (Tableau 7) que chacune des classes d'âge contient un nombre assez inégal d'individus. À titre

d'exemple et bien que les résultats restent statistiquement significatifs (EEG : $\beta = 0,007$ $p = 0,023$), les durées moyennes de toilettage de la mère envers la progéniture sont clairement influencées par ce nombre inégal d'individus dans chaque groupe. Nous pouvons alors nous demander quel est l'impact de l'inégalité de répartition des progénitures selon leurs âges sur nos résultats généraux des analyses de l'effet de l'âge sur le toilettage.

4.5.2. Sexe des progénitures

En ce qui concerne le sexe des progénitures, les nombres sont assez égaux dans chacun des groupes, évitant les biais causés par des tailles d'échantillons différentes (7 femelles et 10 mâles pour les 17 sujets sélectionnés pour l'étude ; et 13 femelles et 11 mâles si on ajoute les 7 sujets considérés pour le calcul de la probabilité de toilettage ; Annexe Tableau 14 et 15). Par contre, une des limites envisageables est le nombre total d'individus considérés pour l'étude. En effet, il est toujours plus intéressant d'avoir un plus grand nombre de sujets afin de s'assurer que l'échantillon est suffisamment représentatif. Cette limite est applicable pour toute l'étude, bien que le nombre de sujets soit quand même suffisant pour mener à des conclusions pertinentes.

4.5.3. Parité maternelle

En ce qui concerne les résultats sur la parité maternelle, le nombre de progénitures est aussi inégal dans chacune des catégories (monopares/multipares). En effet, concernant seulement les 17 progénitures sélectionnées à l'étude, nous en avons 4 issues de mères monopares et 13 issues de mères multipares (Tableau 12). Ce biais est à considérer dans les résultats quant aux analyses de l'effet de la parité maternelle sur le toilettage. Par ailleurs, seulement 1 des progénitures sur les 4 issues de mères monopares ont été observées à toiletter la mère. Pour les futures études, il serait important d'équilibrer le nombre d'individus dans chacune des catégories.

4.5.4. Réflexions générales

Mon étude étant transversale (Leavens 1998), seulement des tendances de toilettage relativement fixes en sont ressorties. Cela ne me permet donc pas de faire des conclusions au niveau de la population sur les effets du sexe, de l'âge et de la parité maternelle sur l'ontogénie

du développement du toilettage. Cette limite pourrait être remédié en menant une étude longitudinale (Veer et al. 2003) sur le long terme avec un plus haut nombre de dyades mères-progénitures. Faire une comparaison avec d'autres communautés de chimpanzés au sein du Parc National de Kibale et au sein d'autres forêts permettrait d'avoir une meilleure idée des variations ontogéniques du comportement de toilettage des chimpanzés en général tout en considérant les facteurs communs à toutes les populations : la dispersion des femelles et le soin aux progénitures. En lien plus particulièrement avec Ngogo, Dre Bădescu collectant des données sur le terrain depuis environ 8 ans, il serait intéressant de continuer à suivre les mêmes progénitures à l'âge juvénile, adolescent et adulte pour voir les différences sexuelles qui se forment avec l'âge. Cela nous permettra de vérifier l'hypothèse selon laquelle les différences sexuelles (tel que le toilettage) n'ayant pas apparus à l'âge de l'enfance apparaissent probablement à l'âge juvénile (Lonsdorf, Anderson, et al. 2014). Cela nous permettrait aussi de pouvoir mesurer l'impact de la parité maternelle sur le toilettage en notant les nouvelles naissances des mères et en vérifiant s'il y a une corrélation entre le passage à la multiparité et le taux, la durée moyenne et la probabilité de toilettage. Ces données pourraient être corrélées avec celles sur le sexe et sur l'âge, permettant une étude longitudinale complète.

Par ailleurs, un des facteurs essentiels qui peut jouer sur les résultats statistiques est la récente fission officielle de la communauté en deux groupes (Mitani 2020). Il est intéressant de soulever la question de comment cette fission au sein de la communauté peut avoir, ou non, affecté le toilettage social des progénitures que j'ai observées. D'un côté, il est possible que les progénitures n'aient pas interagi avec les mêmes membres que si la communauté était réunie. Cela peut influencer les alliances faites par les mères avec d'autres membres du groupe ; faisant en sorte que les mères pourraient avoir été moins permissives des interactions (ex. soins alloparentaux) avec leurs progénitures avec les autres membres du groupe, particulièrement s'il y avait la présence d'agression ou de tension dans la communauté (Bădescu et al. 2016; Johnson et al. 1980; Johnson, Gilbert, et Herdt 1979; Maestripiéri 1994). En plus de la fusion de la communauté, les chimpanzés ont une structure sociale de type fission-fusion (Lonsdorf, Markham, et al. 2014), impliquant que les mères peuvent choisir avec qui elles veulent s'associer (Wakefield 2013), ce qui influence les individus avec lesquels la progéniture peut interagir. Ainsi,

le comportement de la mère influence la progéniture (Bardi et Huffman 2002) et ses interactions, puisque certaines sont plus grégaires et d'autres moins sociales (Buirski, Plutchik, et Kellerman 1978). Dans notre étude, ces différences n'ont pas été prises en compte dans la taille du groupe ou les individus faisant parti du groupe. Dans les recherches futures, il serait important de considérer ces aspects lors de l'étude du toilettage et de son développement ontogénique, puisque la composition des groupes ou *cliques* (Wakefield 2013) peut influencer les taux moyens, la probabilité et les durées moyennes de toilettage des jeunes chimpanzés.

Afin d'approfondir la compréhension des associations entre femelles, il serait intéressant pour les futures études de se pencher sur pourquoi les femelles sélectionnent certains partenaires plus que d'autres, et d'aller étudier plus en profondeur ce à quoi sert le toilettage pour elles. Bien que Lehmann et Boesch (2009b) ont avancé qu'il n'y a pas de corrélation entre les âges des progénitures des femelles associées, il serait intéressant de se pencher davantage sur les liens entre leurs progénitures respectives et entre leurs mères (*ex. âge des progénitures et de la mère, sexe des progénitures, coalitions précédente ou suivant le toilettage, co-émigration et co-déplacement dans un nouveau groupe, position hiérarchique des membres toiletté(e)s par la/les femelle(s) émigrantes, etc.*). Chez les mâles, on parle d'apparentés ou de liens d'amitié. Chez les femelles, l'apparentement n'est pas un facteur possible, ou du moins peu probable, puisqu'elles se dispersent à l'âge adulte. Par ailleurs, afin de mesurer l'impact de la dispersion dans un nouveau groupe sur le toilettage, il serait intéressant de mesurer si le toilettage social augmente lorsqu'une femelle part ou arrive dans le groupe durant le mois. Par la suite, observer s'il y a une différence entre le toilettage reçu et émis par les femelles et les mâles envers ces femelles permettrait d'approfondir la compréhension des différences sexuelles et leurs rôles.

Finalement, d'autres comportements en lien avec le toilettage (*ex. groom present* ou présentation d'une partie de son corps pour être toiletté (Hobaiter et Byrne 2014), ou variations au sein même du comportement de toilettage (Roberts, Vick, et Buchanan-Smith 2013) n'ont pas été inclus dans ma recherche. Inclure ces comportements aurait pu être intéressant d'un point de vue de la psychologie évolutionniste; pour mieux comprendre les situations dans lesquelles la mère a éventuellement encouragé sa progéniture à la toiletter (par exemple à travers le *groom present*), mais que la progéniture n'a pas répondu à la demande. Il aurait aussi été intéressant

d'observer la corrélation avec l'âge et la réponse positive à la demande de la mère, ainsi que l'ontogénie de ce type de comportement chez la progéniture. Similairement, il pourrait y avoir ce type de comportement entre la progéniture et d'autres membres du groupe, qui ne mène pas nécessairement à une session de toilettage. Cela permettrait par ailleurs d'évaluer la qualité et le développement des liens sociaux entre les progénitures et les autres membres du groupe. En effet, se pencher sur les raisons du refus de la progéniture ou d'un autre membre tel que l'identité des progénitures nous permet d'évaluer qui cherche à toiletter/recevoir du toilettage, quels sont les liens avec la mère de la progéniture, avec la progéniture (frère, sœurs ?), etc. Ces détails seraient donc intéressants à étudier, permettant de mieux comprendre les interactions des progénitures avec les autres membres du groupe; en plus d'avoir un point de vue plus holistique sur le toilettage au sein des communautés de chimpanzés. Les futures études pourraient donc remédier à ce biais en étudiant les comportements qui mènent au toilettage, en plus du toilettage en lui-même.

Conclusion

Ainsi, la présente recherche est consacrée à l'étude du développement ontogénique du toilettage chez les progénitures chimpanzés afin de mieux comprendre ses implications en termes de socialité et de *patterns* de dispersion à l'âge adulte. L'ontogénie développementale du toilettage est corollaire au processus de maturation des progénitures puisqu'il n'est partagé qu'avec la mère durant les premières années de vie (Bardi et Huffman 2002, Simpson 1985). L'influence de la mère diminue vers l'âge de 3 ans lorsque les progénitures commencent à échanger du toilettage avec d'autres membres du groupe. Par ailleurs, ce mémoire invite les lecteurs-trices à reconsidérer l'importance de la socialité chez les femelles chimpanzés, puisqu'elles se dispersent dans un contexte dangereux à l'âge adulte et ont besoin de s'intégrer dans un nouveau groupe, entre autres en échangeant du toilettage (Wakefield 2013, Lehmann et Boesch 2009a, Kahlenberg et al. 2008, Nishida 1989). Finalement, la parité maternelle est un élément clef qui influence directement le développement ontogénique des nourrissons. En effet, la multiparité de la mère permet une plus grande réception de soins alloparentaux (dont le toilettage) de la part des frères et sœurs et d'autres membres du groupe (Stanton et al. 2014, Bădescu et al. 2020). Ainsi, cette étude permet d'ajouter des connaissances sur l'ontogénie

développementale du toilettage dès la naissance, qui contrairement aux études faites chez les adultes chimpanzés, est encore peu approfondie dans la littérature déjà existante.

Références bibliographiques

- Altmann, S. A. 1979. « Demographic constraints on behavior and social organization ». *Primate Ecology and Human Origins*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10015026500/>.
- Andersson, Malte. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Archer, John. 2009. « Does Sexual Selection Explain Human Sex Differences in Aggression? » *Behavioral and Brain Sciences* 32 (3-4): 249-66. <https://doi.org/10.1017/S0140525X09990951>.
- Arnold, Kate, et Andrew Whiten. 2003. « Grooming Interactions Among the Chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda: Tests of Five Explanatory Models ». *Behaviour* 140 (avril): 519-52. <https://doi.org/10.1163/156853903322127968>.
- Bădescu, Iulia, David P. Watts, M. Anne Katzenberg, et Daniel W. Sellen. 2016. « Alloparenting is associated with reduced maternal lactation effort and faster weaning in wild chimpanzees ». *Royal Society Open Science* 3 (11): 160577. <https://doi.org/10.1098/rsos.160577>.
- Bădescu, Iulia, M. Anne Katzenberg, David P. Watts, et Daniel W. Sellen. 2017. « A Novel Fecal Stable Isotope Approach to Determine the Timing of Age-Related Feeding Transitions in Wild Infant Chimpanzees ». *American Journal of Physical Anthropology* 162 (2): 285-99. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23116>.
- Bădescu, Iulia. 2017. « Infant Care, Nutritional Development and Lactation in Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda ». Thesis. <https://tspace.library.utoronto.ca/handle/1807/80655>.
- Bădescu, Iulia, Pascale Sicotte, Aaron A. Sandel, Kelly J. Desruelle, Cassandra Curteanu, David P. Watts, et Daniel W. Sellen. 2020. « Premasticated Food Transfer by Wild Chimpanzee Mothers with Their Infants: Effects of Maternal Parity, Infant Age and Sex, and Food Properties ». *Journal of Human Evolution* 143 (juin): 102794. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102794>.
- Baldwin JD, Baldwin JI (1977). The role of learning phenomena in the ontogeny of exploration and play. In Chevalier-Skolnikoff S, Poirier FE (eds): "Primate Biosocial Development: Biological, Social and Ecological Determinants." New York: Garland, p 343.
- Bardi, Massimo, et Michael A. Huffman. 2002. « Effects of Maternal Style on Infant Behavior in Japanese Macaques (*Macaca Fuscata*) ». *Developmental Psychobiology* 41 (4): 364-72. <https://doi.org/10.1002/dev.10065>.
- Barelli, Claudia, Ulrich Reichard, Christophe Boesch, et Michael Heistermann. 2008. « Female White-Handed Gibbons (*Hylobates Lar*) Lead Group Movements and Have Priority of Access to Food Resources ». *Behaviour* 145 (7): 965-81. <https://doi.org/10.1163/156853908784089243>.
- Bercovitch, Fred B., Manuel R. Lebron, H. Samuel Martinez, et Matt J. Kessler. 1998. « Primigravidity, Body Weight, and Costs of Rearing First Offspring in Rhesus Macaques ». *American Journal of Primatology* 46 (2): 135-44. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)46:2<135::AID-AJP3>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:2<135::AID-AJP3>3.0.CO;2-X).

- Berman, C. M. 1984. « Variation in mother-infant relationships : traditional and non-traditional factors ». *Female Primates : Studies by Women Primatologists*.
<https://ci.nii.ac.jp/naid/10015028868/>.
- Bateman, Angus J. "Intra-sexual selection in Drosophila." *Heredity* 2.3 (1948): 349-368.
- Boesch, Christophe, Grégoire Kohou, Honora Néné, et Linda Vigilant. 2006. « Male Competition and Paternity in Wild Chimpanzees of the Taï Forest ». *American Journal of Physical Anthropology* 130 (1): 103-15. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20341>.
- Brosnan, Sarah F. 2016. « Frans de Waal's (1982), Chimpanzee Politics ». In *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*, édité par Viviana Weekes-Shackelford, Todd K. Shackelford, et Viviana A. Weekes-Shackelford, 1-4. Cham: Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_1245-1.
- Brown, Gillian R., et Alan F. Dixson. 2000. « The Development of Behavioural Sex Differences in Infant Rhesus Macaques (Macaca Mulatta) ». *Primates* 41 (1): 63-77.
<https://doi.org/10.1007/BF02557462>.
- Buirski, Peter, Robert Plutchik, et Henry Kellerman. 1978. « Sex Differences, Dominance, and Personality in the Chimpanzee ». *Animal Behaviour* 26 (février): 123-29.
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90011-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90011-8).
- Buss, David M., Todd K. Shackelford, Lee A. Kirkpatrick, et Randy J. Larsen. 2001. « A Half Century of Mate Preferences: The Cultural Evolution of Values ». *Journal of Marriage and Family* 63 (2): 491-503. <https://doi.org/10.1111/j.1741-3737.2001.00491.x>.
- Campbell, Anne. 2013. « The evolutionary psychology of women's aggression ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368 (1631): 20130078.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0078>.
- Chapman, Colin A., et Joanna E. Lambert. 2010. *Habitat Alteration and the Conservation of African Primates: Case Study of Kibale National Park, Uganda*.
- Chapman, Colin A., Lauren J. Chapman, Aerin L. Jacob, Jessica M. Rothman, Patrick Omeja, Rafael Reyna-Hurtado, Joel Hartter, et Michael J. Lawes. 2010. « Tropical Tree Community Shifts: Implications for Wildlife Conservation ». *Biological Conservation* 143 (2): 366-74.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.023>.
- Chapais, Bernard. 2015. *Lien de sang : aux origines biologiques de la société humaine*. Montréal, Québec : Les éditions du Boréal, p.187. 369p.
- Chism, Janice, et William Rogers. 1997. « Male Competition, Mating Success and Female Choice in a Seasonally Breeding Primate (Erythrocebus Patas) ». *Ethology* 103 (2): 109-26.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00011.x>.
- Chivers, David J. 1987. « J. Goodall 1986. The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts). 673 Pages. ISBN 0-674-11649-6. Price: £19.95

- (Hardback). » *Journal of Tropical Ecology* 3 (2): 190-91.
<https://doi.org/10.1017/S0266467400002029>.
- Clutton-Brock, Tim. 2002. « Breeding Together: Kin Selection and Mutualism in Cooperative Vertebrates ». *Science* 296 (5565): 69-72. <https://doi.org/10.1126/science.296.5565.69>.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H. 2009. « Sexual Selection in Females ». *Animal Behaviour* 77 (1): 3-11.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026>.
- Constable, Julie L., Mary V. Ashley, Jane Goodall, et Anne E. Pusey. 2001. « Noninvasive Paternity Assignment in Gombe Chimpanzees ». *Molecular Ecology* 10 (5): 1279-1300.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01262.x>.
- Cordoni, Giada, et Elisabetta Palagi. 2011. « Ontogenetic Trajectories of Chimpanzee Social Play: Similarities with Humans ». *PLOS ONE* 6 (11): e27344.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027344>.
- Doran, D.M. 1997. « Ontogeny of Locomotion in Mountain Gorillas and Chimpanzees ». *Journal of Human Evolution* 32 (4): 323-44. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0095>
- Dunbar, Manson, Wrangham, L. Boone, B. Chapais, R. Ember, W. Irons, et al. 1991. « Intergroup Aggression in Chimpanzees and Humans [and Comments and Replies] ». *Current Anthropology* 32 (4): 369-90. <https://doi.org/10.1086/203974>
- Dunbar, R. I. M. 2010. « The Social Role of Touch in Humans and Primates: Behavioural Function and Neurobiological Mechanisms ». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, Touch, Temperature, Pain/Itch and Pleasure, 34 (2): 260-68. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.07.001>.
- Thompson, Melissa, James H. Jones, Anne E. Pusey, Stella Brewer-Marsden, Jane Goodall, David Marsden, Tetsuro Matsuzawa, et al. 2007. « Aging and Fertility Patterns in Wild Chimpanzees Provide Insights into the Evolution of Menopause ». *Current Biology* 17 (24): 2150-56.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.033>.
- Fairbanks, L. A. 1996. « Individual Differences in Maternal Style: Causes and Consequences for Mothers and Offspring ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Jay S. Rosenblatt et Charles T. Snowdon, 25:579-611. Parental Care: Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60343-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60343-5).
- Fairbanks, L. A. 1988. « Mother-Infant Behavior in Vervet Monkeys ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23 (3): 157-65. <https://doi.org/10.1007/BF00300350>.
- Fairbanks, L. A., et M. T. McGuire. 1988. « Long-Term Effects of Early Mothering Behavior on Responsiveness to the Environment in Vervet Monkeys ». *Developmental Psychobiology* 21 (7): 711-24. <https://doi.org/10.1002/dev.420210708>.

- Falk, John L. 1958. « The Grooming Behavior of the Chimpanzee as a Reinforcer ». *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 1 (1): 83-85. <https://doi.org/10.1901/jeab.1958.1-83>.
- Fedigan, Linda M., et Pamela J. Asquith. 1991. *The Monkeys of Arashiyama: Thirty-Five Years of Research in Japan and the West*. SUNY Press.
- Fletcher, Alison, et Angela Nowell. 2008. « The Development of Feeding Behaviour in Wild Western Lowland Gorillas (Gorilla Gorilla Gorilla) ». *Behaviour* 145 (2): 171-93. <https://doi.org/10.1163/156853907783244747>.
- Foerster, Steffen, Karen McLellan, Kara Schroepfer-Walker, Carson M. Murray, Christopher Krupenye, Ian C. Gilby, et Anne E. Pusey. 2015. « Social bonds in the dispersing sex: partner preferences among adult female chimpanzees ». *Animal behaviour* 105 (juillet): 139-52. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.012>.
- Foster, M. W., I. C. Gilby, C. M. Murray, A. Johnson, E. E. Wroblewski, et A. E. Pusey. 2009. « Alpha Male Chimpanzee Grooming Patterns: Implications for Dominance “Style” ». *American Journal of Primatology* 71 (2): 136-44. <https://doi.org/10.1002/ajp.20632>.
- Ghisletta, Paolo, et Dario Spini. 2004. « An Introduction to Generalized Estimating Equations and an Application to Assess Selectivity Effects in a Longitudinal Study on Very Old Individuals ». *Journal of Educational and Behavioral Statistics* 29 (4): 421-37. <https://doi.org/10.3102/10769986029004421>.
- Goodall, Jane. 1965. « Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve ». *Primate Behavior : Field Studies of Monkeys and Apes*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10016066974/>.
- Goodall, Jane. 2010. *Through a Window: My Thirty Years with the Chimpanzees of Gombe*. HMH.
- Gomendio, M. 1989. « Differences in Fertility and Suckling Patterns between Primiparous and Multiparous Rhesus Mothers (Macaca Mulatta) ». *Reproduction* 87 (2): 529-42. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0870529>.
- Gomes, Cristina M., et Christophe Boesch. 2011. « Reciprocity and Trades in Wild West African Chimpanzees ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (11): 2183-96. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1227-x>.
- Hall, KRL. 1965. « Baboon social behavior ». *Primate behavior, field studies of monkeys and apes*, 53-110.
- Hashimoto, Chie, Yasuko Tashiro, Emi Hibino, Mbangi Mulavwa, Kumugo Yangozene, Takeshi Furuichi, Gen'ichi Idani, et Osamu Takenaka. 2008. « Longitudinal Structure of a Unit-Group of Bonobos: Male Philopatry and Possible Fusion of Unit-Groups ». In *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, édité par Takeshi Furuichi et Jo Thompson, 107-19. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-74787-3_6.

- Hemelrijk, Charlotte K., et Madelein Luteijn. 1998. « Philopatry, Male Presence and Grooming Reciprocation among Female Primates: A Comparative Perspective ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42 (3): 207-15. <https://doi.org/10.1007/s002650050432>.
- Henazi, S. P., et L. Barrett. 1999. « The Value of Grooming to Female Primates ». *Primates; Journal of Primatology* 40 (1): 47-59. <https://doi.org/10.1007/BF02557701>.
- Hess, Nicole, et Edward Hagen. 2006. « Sex differences in indirect aggression: Psychological evidence from young adults ». *Evolution and Human Behavior* 27 (mai). <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.11.001>.
- Hinde, Katie, et Lauren A. Milligan. 2011. « Primate Milk: Proximate Mechanisms and Ultimate Perspectives ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 20 (1): 9-23. <https://doi.org/10.1002/evan.20289>.
- Hobaiter, Catherine, et Richard W. Byrne. 2014. « The Meanings of Chimpanzee Gestures ». *Current Biology* 24 (14): 1596-1600. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.066>.
- Holley, Jill M., et Michael J. A. Simpson. 1981. « A Comparison of Primiparous and Multiparous Mother-Infant Dyads In Macaca Mulatta ». *Primates* 22 (3): 379-92. <https://doi.org/10.1007/BF02381578>.
- Hutchins, Michael, et David P. Barash. 1976. « Grooming in Primates: Implications for Its Utilitarian Function ». *Primates* 17 (2): 145-50. <https://doi.org/10.1007/BF02382848>.
- Inoue, Eiji, Miho Inoue-Murayama, Linda Vigilant, Osamu Takenaka, et Toshisada Nishida. 2008. « Relatedness in Wild Chimpanzees: Influence of Paternity, Male Philopatry, and Demographic Factors ». *American Journal of Physical Anthropology* 137 (3): 256-62. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20865>.
- Itani, Junichirô. 1959. « Paternal Care in the Wild Japanese Monkey, Macaca Fuscata Fuscata ». *Primates* 2 (1): 61-93. <https://doi.org/10.1007/BF01666111>.
- Jasieńska, Grazyna, Anna Ziomkiewicz, Peter T. Ellison, Susan F. Lipson, et Inger Thune. 2004. « Large breasts and narrow waists indicate high reproductive potential in women. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1545): 1213-17. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2712>.
- Jay, Ph. 1965. « The Common Langur of North India ». <https://opus4.kobv.de/opus4-Fromm/frontdoor/index/index/docId/12842>.
- Johnson, Candace, Cathy Koerner, Marty Estrin, et Deanna Duos. 1980. « Alloparental Care and Kinship in Captive Social Groups of Vervet Monkeys (Cercopithecus Aethiops Sabaeus) ». *Primates* 21 (3): 406-15. <https://doi.org/10.1007/BF02390469>.
- Johnson, Candace K., Mark D. Gilbert, et Gilbert H. Herdt. 1979. « Implications for adult roles from differential styles of mother–infant bonding: An ethological study ». *Journal of Nervous and Mental Disease* 167 (1): 29-37. <https://doi.org/10.1097/00005053-197901000-00004>.

- Jones, James Holland, Michael L. Wilson, Carson Murray, et Anne Pusey. 2010. « Phenotypic quality influences fertility in Gombe chimpanzees ». *The Journal of animal ecology* 79 (6): 1262-69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01687.x>.
- Judge, P. G., N. S. Griffaton, et A. M. Fincke. 2006. « Conflict Management by Hamadryas Baboons (Papio Hamadryas Hamadryas) during Crowding: A Tension-Reduction Strategy ». *American Journal of Primatology* 68 (10): 993-1006. <https://doi.org/10.1002/ajp.20290>.
- Kahlenberg, Sonya M., Melissa Emery Thompson, Martin N. Muller, et Richard W. Wrangham. 2008. « Immigration Costs for Female Chimpanzees and Male Protection as an Immigrant Counterstrategy to Intrasexual Aggression ». *Animal Behaviour* 76 (5): 1497-1509. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.029>.
- Kanngiesser, Patricia, Cédric Sueur, Katrin Riedl, Johannes Grossmann, et Josep Call. 2011. « Grooming Network Cohesion and the Role of Individuals in a Captive Chimpanzee Group ». *American Journal of Primatology* 73 (8): 758-67. <https://doi.org/10.1002/ajp.20914>.
- Kapsalis, Ellen, et Carol M. Berman. 1996. « Models of Affiliative Relationships among Free-Ranging Rhesus Monkeys (Macaca mulatta) I. Criteria for Kinship ». *Behaviour* 133 (15/16): 1209-34.
- Kinzey, Warren G., et Patricia C. Wright. 1982. « Grooming Behavior in the Titi Monkey (Callicebus Torquatus) ». *American Journal of Primatology* 3 (1-4): 267-75. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350030124>.
- Kraemer, Helena Chmura, Janice R. Horvat, Charles Doering, et Patrick R. McGinnis. 1982. « Male Chimpanzee Development Focusing on Adolescence: Integration of Behavioral with Physiological Changes ». *Primates* 23 (3): 393-405. <https://doi.org/10.1007/BF02381322>.
- Langergraber, Kevin, John Mitani, et Linda Vigilant. 2009. « Kinship and Social Bonds in Female Chimpanzees (Pan Troglodytes) ». *American Journal of Primatology* 71 (10): 840-51. <https://doi.org/10.1002/ajp.20711>.
- Lehmann, Julia, et Christophe Boesch. 2009. « Sociality of the Dispersing Sex: The Nature of Social Bonds in West African Female Chimpanzees, Pan Troglodytes ». *Animal Behaviour* 77 (2): 377-87. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.038>.
- Lehmann, Julia, Gisela Fickenscher, et Christophe Boesch. 2006. « Kin Biased Investment in Wild Chimpanzees ». *Behaviour* 143 (8): 931-55.
- Lischke, Alexander, Matthias Gamer, Christoph Berger, Annette Grossmann, Karlheinz Hauenstein, Markus Heinrichs, Sabine C. Herpertz, et Gregor Domes. 2012. « Oxytocin Increases Amygdala Reactivity to Threatening Scenes in Females ». *Psychoneuroendocrinology* 37 (9): 1431-38. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2012.01.011>.
- Lonsdorf, Elizabeth V., A. Catherine Markham, Matthew R. Heintz, Karen E. Anderson, David J. Ciuk, Jane Goodall, et Carson M. Murray. 2014. « Sex Differences in Wild Chimpanzee Behavior Emerge during Infancy ». *PLoS One* 9 (6): e99099. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099099>.

- Lonsdorf, Elizabeth V., Karen E. Anderson, Margaret A. Stanton, Marisa Shender, Matthew R. Heintz, Jane Goodall, et Carson M. Murray. 2014. « Boy will be boys: sex differences in wild infant chimpanzee social interactions ». *Animal behaviour* 88 (février): 79-83. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.015>.
- MacDonald, Kevin. 1993. *Parent-Child Play: Descriptions and Implications*. SUNY Press.
- Marchand, J-B. 2012. "Différence des sexes ou distinction sexe/genre." *D. Cupa, H. Parat, & G. Chadoye, Le sexuel, ses différences et ses genres, Paris, EDK* 39-55.
- McGrew, William. 1979. « Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use ». In *The Great Apes*, 5:441-63.
- Missakian, Elizabeth A. 1974. « Mother-Offspring Grooming Relations in Rhesus Monkeys ». *Archives of Sexual Behavior* 3 (2): 135-41. <https://doi.org/10.1007/BF01540997>.
- Mitani, John C. 2009. « Cooperation and Competition in Chimpanzees: Current Understanding and Future Challenges ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 18 (5): 215-27. <https://doi.org/10.1002/evan.20229>.
- Mitani, John C., David P. Watts, John W. Pepper, et D. Andrew Merriwether. 2002. « Demographic and Social Constraints on Male Chimpanzee Behaviour ». *Animal Behaviour* 64 (5): 727-37. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.4014>.
- Mitani, John C., et David P. Watts. 1999. « Demographic Influences on the Hunting Behavior of Chimpanzees ». *American Journal of Physical Anthropology* 109 (4): 439-54. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199908\)109:4<439::AID-AJPA2>3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199908)109:4<439::AID-AJPA2>3.0.CO;2-3).
- Mitani, John C., David P. Watts, et Sylvia J. Amsler. 2010. « Lethal Intergroup Aggression Leads to Territorial Expansion in Wild Chimpanzees ». *Current Biology* 20 (12): R507-8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.021>.
- Mitani, John C. 2009. « Male Chimpanzees Form Enduring and Equitable Social Bonds ». *Animal Behaviour* 77 (3): 633-40. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.021>.
- Mitani, John C. 2020. « My Life among the Apes ». *American Journal of Primatology*: e23107. <https://doi.org/10.1002/ajp.23107>.
- Mitchell, G., et Daniel H. Tokunaga. 1976. « Sex Differences in Nonhuman Primate Grooming ». *Behavioural Processes* 1 (4): 335-45. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(76\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0376-6357(76)90015-2).
- Mori, Akio. 1979. « Analysis of Population Changes by Measurement of Body Weight in the Koshima Troop of Japanese Monkeys ». *Primates* 20 (3): 371-97. <https://doi.org/10.1007/BF02373390>.
- Muehlenbein, Michael P., et David P. Watts. 2010. « The costs of dominance: testosterone, cortisol and intestinal parasites in wild male chimpanzees ». *BioPsychoSocial Medicine* 4 (1): 21. <https://doi.org/10.1186/1751-0759-4-21>.

- Murray, Carson M., Lynn E. Eberly, et Anne E. Pusey. 2006. « Foraging Strategies as a Function of Season and Rank among Wild Female Chimpanzees (*Pan Troglodytes*) ». *Behavioral Ecology* 17 (6): 1020-28. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl042>.
- Murray, Carson M., Sandeep V. Mane, et Anne E. Pusey. 2007. « Dominance Rank Influences Female Space Use in Wild Chimpanzees, *Pan Troglodytes*: Towards an Ideal Despotic Distribution ». *Animal Behaviour* 74 (6): 1795-1804. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.024>.
- Nakamura, Michio, et Hitonaru Nishie. 2019. « A Five-Year-Old Chimpanzee Ranged Alone: Reconsidering Independence in Ranging », 4p.
- Newton-Fisher, Nicholas E., et Phyllis C. Lee. 2011. « Grooming Reciprocity in Wild Male Chimpanzees ». *Animal Behaviour* 81 (2): 439-46. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.015>.
- Nguyen, Nga, Laurence Gesquiere, Susan C. Alberts, et Jeanne Altmann. 2012. « Sex Differences in the Mother–Neonate Relationship in Wild Baboons: Social, Experiential and Hormonal Correlates ». *Animal Behaviour* 83 (4): 891-903. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.003>.
- Nishida T, Hiraiwa-Hasegawa M. 1987. Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. Dans: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 165–178.
- Nishida, T. 1989. "Social interactions between resident and immigrant female chimpanzees". *Understanding Chimpanzees*. 68-89. Harvard University Press.
- Nishida, Toshisada. 1968. « The Social Group of Wild Chimpanzees in the Mahali Mountains ». *Primates* 9 (3): 167-224. <https://doi.org/10.1007/BF01730971>.
- Noë, Ronald. 2001. « Noë, R. 2001. Biological markets: partner choice as the driving force behind the evolution of cooperation. In: *Economics in Nature. Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets*. (eds Noë, R., van Hooff, J.A.R.A.M & Hammerstein, P.) Cambridge UP pp 93-118 (Ed. by R. Noë, J. A. R. A. M. van Hooff & P. Hammerstein), pp. 93-118. Cambridge: Cambridge University Press. » In , 93-118.
- Nowell, Angela A., et Alison W. Fletcher. 2007. « Development of Independence from the Mother in Gorilla Gorilla Gorilla ». *International Journal of Primatology* 28 (2): 441-55. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9128-6>.
- Paquette, Daniel. 1994. « Fighting and Playfighting in Captive Adolescent Chimpanzees ». *Aggressive Behavior* 20 (1): 49-65. [https://doi.org/10.1002/1098-2337\(1994\)20:1<49::AID-AB2480200107>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/1098-2337(1994)20:1<49::AID-AB2480200107>3.0.CO;2-C).
- Pereira, M.E et Altmann, J. (1985). Development of Social Behavior in Free-living Non- Human Primates. *Nonhuman Primate Models for Human Growth and Development*, 217-309.
- Pusey, Anne E. 1990. « Behavioural Changes at Adolescence in Chimpanzees ». *Behaviour* 115 (3/4): 203-46.

- Reynolds, V. 1965. « Some Behavioral Comparisons between the Chimpanzee and the Mountain Gorilla in the Wild ». *American Anthropologist* 67 (3): 691-706.
- Roberts, Anna Ilona, Sarah-Jane Vick, et Hannah M. Buchanan-Smith. 2013. « Communicative Intentions in Wild Chimpanzees: Persistence and Elaboration in Gestural Signalling ». *Animal Cognition* 16 (2): 187-96. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0563-1>.
- Roney JR, Maestriperi D (2003) Social development and affiliation. Dans: Maestriperi D, editeur. *Primate Psychology*. Cambridge: Harvard University Press. 171–204.
- Sade, Donald Stone. 1982. « Baboon Mothers and Infants. By Jeanne Altmann. Cambridge: Harvard University Press. 1980. Xiv + 242 Pp.(Cloth) ». *American Journal of Physical Anthropology* 59 (3): 356-57. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330590321>.
- Samuni, L., A. Preis, A. Mielke, T. Deschner, R. M. Wittig, et C. Crockford. 2018. « Social bonds facilitate cooperative resource sharing in wild chimpanzees ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285 (1888): 20181643. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1643>
- Sarringhaus, L. A., L. M. MacLachy, et J. C. Mitani. 2014. « Locomotor and Postural Development of Wild Chimpanzees ». *Journal of Human Evolution* 66 (janvier): 29-38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.09.006>.
- Saunders, Carol D., et Glenn Hausfater. 1988. « The Functional Significance of Baboon Grooming Behaviors ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 525 (1): 430-32. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1988.tb38635.x>.
- Schino, Gabriele. 2001. « Grooming, Competition and Social Rank among Female Primates: A Meta-Analysis ». *Animal Behaviour* 62 (2): 265-71. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1750>.
- Schino, Gabriele, et Filippo Aureli. 2008. « Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis ». *Biology Letters* 4 (1): 9-11. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0506>.
- Sellen, Daniel W. 2001. « Weaning, Complementary Feeding, and Maternal Decision Making in a Rural East African Pastoral Population ». *Journal of Human Lactation* 17 (3): 233-44. <https://doi.org/10.1177/089033440101700307>.
- Seyfarth, R. M. 1977. « A Model of Social Grooming among Adult Female Monkeys ». *Journal of Theoretical Biology* 65 (4): 671-98. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7).
- Simonds, P. E. 1965. « The bonnet macaque in South India ». *Primate Behavior : Field Studies of Monkeys and Apes*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10015026723/>.
- Simpson, M.J.A. 1985. « Effects of Early Experience on the Behaviour of Yearling Rhesus Monkeys (Macaca Mulatta) in the Presence of a Strange Object: Classification and Correlation Approaches ». *Primates* 26 (1): 57-72. <https://doi.org/10.1007/BF02389047>.
- Simpson, M.J.A. 1973. « The social grooming of male chimpanzees ». *Comparative ecology and behaviour of primates*, 411-506.

- Southwick, C. H. 1965. « Rhesus monkeys in North India ». *Primate Behavior*.
<https://ci.nii.ac.jp/naid/10014820753/>.
- Stanton, Margaret A., Elizabeth V. Lonsdorf, Anne E. Pusey, Jane Goodall, et Carson M. Murray. 2014.
 « Maternal Behavior by Birth Order in Wild Chimpanzees (*Pan Troglodytes*): Increased Investment by First-Time Mothers ». *Current Anthropology* 55 (4): 483-89.
<https://doi.org/10.1086/677053>.
- Stockley, Paula, et Jakob Bro-Jørgensen. 2011. « Female Competition and Its Evolutionary Consequences in Mammals ». *Biological Reviews* 86 (2): 341-66. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00149.x>.
- Sugawara, Kazuyoshi. 1984. « Spatial Proximity And Bodily Contact Among The Central Kalahari San ». *African Study Monographs, Ary Issue, 3*, 1-43.
- Sugiyama, Yukimaru. 1968. « Social Organization of Chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda ». *Primates* 9 (3): 225-58. <https://doi.org/10.1007/BF01730972>.
- Terry, R. L. 1970. « Primate Grooming as a Tension Reduction Mechanism ». *The Journal of Psychology* 76 (1): 129-36. <https://doi.org/10.1080/00223980.1970.9916830>.
- Trivers, RL. 1972. « Parental investment and sexual selection ». *Sexual Selection and the Descent of Man*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10020984817/>.
- Vapnek, Lara. 2009. *Breadwinners: working women and economic independence, 1865-1920*. Vol. 139. University of Illinois Press
- Veer, Monique W de, Gordon G Gallup, Laura A Theall, Ruud van den Bos, et Daniel J Povinelli. 2003.
 « An 8-Year Longitudinal Study of Mirror Self-Recognition in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*) ». *Neuropsychologia*, The cognitive neuroscience of social behavior, 41 (2): 229-34.
[https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(02\)00153-7](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00153-7).
- Verona, Edelyn, et Ashley Kilmer. 2007. « Stress Exposure and Affective Modulation of Aggressive Behavior in Men and Women ». *Journal of Abnormal Psychology* 116 (2): 410-21.
<https://doi.org/10.1037/0021-843X.116.2.410>.
- Wakefield, Monica L. 2013. « Social Dynamics among Females and Their Influence on Social Structure in an East African Chimpanzee Community ». *Animal Behaviour* 85 (6): 1303-13.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.019>.
- Waal, Frans B. M. de, et Angeline van Roosmalen. 1979. « Reconciliation and Consolation among Chimpanzees ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5 (1): 55-66.
<https://doi.org/10.1007/BF00302695>.
- Watts, David P., et John C. Mitani. 2001. « Boundary Patrols and Intergroup Encounters in Wild Chimpanzees ». *Behaviour* 138 (3): 299-327.

- Watts, David P. 1998. « Coalitionary Mate Guarding by Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44 (1): 43-55.
<https://doi.org/10.1007/s002650050513>.
- Watts, Davis P., Mitani, J., 2002a. Hunting and meat sharing by chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. In: Boesch, C., Hohmann, G., Marchant, L.F. (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 231e243.
- Watts, David P., et John C. Mitani. 2002b. « Hunting Behavior of Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda ». *International Journal of Primatology* 23 (1): 1-28.
<https://doi.org/10.1023/A:1013270606320>.
- Watts, David P., et John C. Mitani. 2000. « Infanticide and Cannibalism by Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda ». *Primates* 41 (4): 357-65.
<https://doi.org/10.1007/BF02557646>.
- Watts, David P., Martin Muller, Sylvia J. Amsler, Godfrey Mbabazi, et John C. Mitani. 2006. « Lethal Intergroup Aggression by Chimpanzees in Kibale National Park, Uganda ». *American Journal of Primatology* 68 (2): 161-80. <https://doi.org/10.1002/ajp.20214>.
- Watts, David P. 2012. « Long-Term Research on Chimpanzee Behavioral Ecology in Kibale National Park, Uganda ». In *Long-Term Field Studies of Primates*, édité par Peter M. Kappeler et David P. Watts, 313-38. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_14.
- Watts, David. 2002. « Reciprocity and Interchange in the Social Relationships of Wild Male Chimpanzees ». *Behaviour* 139 (2): 343-70. <https://doi.org/10.1163/156853902760102708>.
- Western, D. 1979. « Size, Life History and Ecology in Mammals ». *African Journal of Ecology* 17 (4): 185-204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1979.tb00256.x>.
- Wilson, M. E., M. L. Walker, N. S. Pope, et T. P. Gordon. 1988. « Prolonged Lactational Infertility in Adolescent Rhesus Monkeys ». *Biology of Reproduction* 38 (1): 163-74.
<https://doi.org/10.1095/biolreprod38.1.163>.
- Wood, Brian M., David P. Watts, John C. Mitani, et Kevin E. Langergraber. 2017. « Favorable Ecological Circumstances Promote Life Expectancy in Chimpanzees Similar to That of Human Hunter-Gatherers ». *Journal of Human Evolution* 105 (avril): 41-56.
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.01.003>.
- Wrangham, Richard W. 1999. « Evolution of Coalitionary Killing ». *American Journal of Physical Anthropology* 110 (S29): 1-30. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(1999\)110:29+<1::AID-AJPA2>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1999)110:29+<1::AID-AJPA2>3.0.CO;2-E).

Xia, Dong-Po, Jin-Hua Li, Paul A. Garber, Megan D. Matheson, Bing-Hua Sun, et Yong Zhu. 2013. « Grooming Reciprocity in Male Tibetan Macaques ». *American Journal of Primatology* 75 (10): 1009-20. <https://doi.org/10.1002/ajp.22165>.

Yerkes, Robert M., et James H. Elder. 1936. « The Sexual and Reproductive Cycles of Chimpanzee ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 22 (5): 276-83.

Annexes

Tableau 14. – Identification des 17 sujets sélectionnés pour l'étude

Identité de la progéniture (sexe, identité de la mère)	Nom de la mère (code)	Sexe de la progéniture (1 : Femelle 2 : Mâle)	Âge en janvier – Âge en avril	Parité maternelle (Unipare : 1 Multipare : 2)
B1	Beryl (BX)	1	< 6 mois	1
Chimamanda (CH)	Penelope (PN)	1	1 an, 10 mois – 2 ans, 1 mois	2
C3	Carson (CN)	2	< 6 mois	2
C4	Callas (CA)	2	< 6 mois	2
Denis (DN)	Sills (SL)	2	2 ans, 9 mois – 3 ans, 0 mois	2
Kabacwezi (HM)	Jolie (JE)	1	1 an, 3 mois – 1 an, 6 mois	2
Herzog (HZ)	Bartoli (BL)	2	2 ans, 11 mois – 3 ans, 2 mois	2
Junot (JT)	Senta (ST)	2	1 an, 8 mois – 1 an, 11 mois	2
Lumamba (LU)	Natalie (NT)	2	2 ans, 2 mois – 2 ans, 5 mois	2
Nadine (ND)	Christine (CR)	1	4 ans, 3 mois – 4 ans, 6 mois	1
P4	Pizan (PZ)	1	7 mois – 10 mois	2
R1	Ruth (RU)	2	< 6 mois	1
R2	Renata (RT)	1	< 6 mois	1
S2	Sabin (SA)	2	< 6 mois	2
Varda (VR)	Ingrid (IN)	1	3 ans, 2 mois – 3 ans, 5 mois	2
Biko (W2)	Wangari (WA)	2	1 an, 9 mois – 2 ans, 0 mois	2
Whitman (WH)	Fleming (FL)	2	1 an, 11 mois – 2 ans, 2 mois	2

Tableau 15. – Identification des 7 sujets ajoutés à l'étude pour le calcul de la probabilité de toilettage

Nom de la progéniture (code)	Nom de la mère (code)	Sexe de la progéniture (1 : Femelle 2 : Mâle)	Âge en janvier – Âge en avril	Parité maternelle (Unipare : 1 Multipare : 2)
Achebe (AC)	Shire (SH)	2	4 ans, 11 mois – 5 ans, 2 mois	1
D3	Dahlia (DH)	1	1 an, 3 mois – 1 an, 6 mois	2
Doudna (DO)	Anna (AN)	1	2 ans, 9 mois – 3 ans, 0 mois	1
Dounia (DU)	Sonia (SN)	1	4 ans, 3 mois – 4 ans, 6 mois	1
Frika (FK)	Sigourney (SG)	1	6 ans, 1 mois – 6 ans, 4 mois	2
H3	Halle (HL)	1	< 6 mois	2
Naidu (NA)	Sutherland (SU)	1	6 ans, 10 mois – 7 ans, 1 mois	2

Tableau 16. – Identité des progénitures associées à la présence ou l'absence de toilettage de la progéniture envers la mère et les classes d'âge en ce qui concerne la durée moyenne de toilettage durant chaque session

Classe d'âge	Identité des progénitures qui ont été observées à toiletter, code (durée moyenne de toilettage)	Identité des progénitures qui n'ont pas été observées à toiletter
1 (> 6 mois)	N/A	B1, C3, Denis (DN), R1, R2, S2
2 (entre 6 mois et 1 an)	N/A	P4
3 (entre 1 an et 2 ans)	Junot, JT (00:17:08)	Chimamanda (CH), Kabacwezi (HM), Biko (W2)
4 (entre 2 ans et 3 ans)	Denis, DN (00:10:48)	Lumamba (LU), Whitman (WH)
5 (entre 3 ans et 4 ans)	Herzog, HZ (00:06:20) Varda, VR (00:39:53)	N/A
6 (entre 4 ans et 5 ans)	Nadine, ND (01:25:15)	N/A

*Les chimpanzés auxquels nous n'avons pas encore attribué de noms sont identifiés par un code de deux lettres

Tableau 17. – Taux de toilette de la progéniture reçu par la mère selon la parité maternelle

	Identité de la mère (de sa progéniture)	Taux de toilette (fréquence/heure) reçu par la mère
Monoparité N = 4	BX (B1)	0,37
	CR (ND)	0,37
	RU (R1)	0,65
	RT (R2)	0,98
Taux total : 2,37		
Taux moyen : 0,59		
Multiparité N = 13	PN (CH)	0,37
	CN (C3)	0,99
	CA (C4)	0,16
	SL (DN)	0,44
	JE (HM)	1,68
	BL (HZ)	0,54
	ST (JT)	0,33
	NT (LU)	1,29
	PZ (P4)	0,65
	SA (S2)	2,54
	IN (VR)	1,21
	WA (W2)	1,39
	FL (WH)	0,19
Taux total : 11,78		
Taux moyen : 0,90		
SUBTOTAL :14,15		
SUBTOTAL moyen : 0,83		