

Université de Montréal

L'influence de la compétition alimentaire, des pressions de prédation, d'infanticide et de copulation sur les comportements dirigés vers soi des femelles *Colobus vellerosus*

Par

Charlotte St-Onge

Département d'anthropologie, Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.) en
anthropologie

Décembre, 2021

© St-Onge, 2021

Université de Montréal

Département d'anthropologie, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

L'influence de la compétition alimentaire, des pressions de prédation, d'infanticide et de copulation sur les comportements dirigés vers soi des femelles *Colobus vellerosus*

Présenté par

Charlotte St-Onge

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

Michelle Drapeau

Présidente-rapporteuse

Iulia Bădescu

Directrice de recherche

Julien Riel-Salvatore

Membre du jury

Résumé

Les comportements dirigés vers soi (CDS) tels que l'autotoilettage, les grattements et les bâillements peuvent être des indicateurs indirects de stress chez les mammifères. Comprendre si ces comportements associés au stress coïncident avec des facteurs de stress sociaux ou écologiques devrait permettre d'identifier les éléments de la vie en groupe qui causent plus de stress chez les femelles. Pour déterminer les pressions de la vie en groupe pouvant générer du stress chez les femelles *Colobus vellerosus* à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary (BFMS), au Ghana, j'ai cherché à savoir si les CDS variaient selon : H1) La compétition alimentaire, qui peut augmenter en intensité avec le nombre de congénères qui sont en compétition pour les mêmes ressources nutritionnelles ; H2) La pression de prédation, qui peut augmenter avec un nombre total d'individus moins élevé, car cela réduit la détection des prédateurs; H3) Le risque d'infanticide, qui augmente avec le nombre de mâles adultes et les renversements de pouvoir par les mâles, car les relations de dominance masculine sont souvent contestées dans les groupes multimâles ; et H4) La pression de copulation, qui augmente lorsque les femelles sont en œstrus et s'engagent dans des comportements sexuels, ce qui peut conduire les mâles à être agressifs et coercitifs envers elles. Pour ce faire, j'ai utilisé des données longitudinales sur les grattements, l'autotoilettage et les bâillements collectées auprès de 64 femelles adultes à BFMS de 2004 à 2019. J'ai comparé les taux mensuels de CDS des femelles en fonction de la taille des groupes, de l'interaction entre le nombre de mâles et la survenue ou non d'un renversement par les mâles, et de la présence de comportements sexuels féminins. Alors que l'autotoilettage et le bâillement ne variaient pas de manière significative en fonction de nos variables, les femelles se grattaient davantage au cours des mois où il y avait plus de mâles et/ou un renversement (équations d'estimation généralisées : $P < 0,05$), ainsi que lorsqu'elles ont exprimé plus de comportements sexuels ($P < 0,05$). Ces résultats soutiennent les hypothèses du risque d'infanticide et de la pression de copulation suggérant que les stratégies reproductives des mâles expliquent le mieux le stress chez les femelles. Ceci apporte une évidence supplémentaire que la pression d'infanticide, déjà connue pour influencer la composition des groupes et le développement de la progéniture chez *C. vellerosus*, affecte les comportements des femelles et leur réponse au stress.

Cela permet donc une meilleure compréhension de la socialité chez les primates par l'étude des facteurs de stress vécus par les femelles qui déterminent, dans une certaine mesure, la formation des groupes.

Mots-clés : primatologie, comportements dirigés vers soi, écologie comportementale, stress, compétition alimentaire, prédation, infanticide, pression de copulation.

Abstract

Self-directed behaviors (SDB) such as self-grooming, scratching, and yawning can be indirect stress indicators in mammals. Understanding whether behaviors associated with stress co-occur with social or ecological pressures can help identify the elements of group life that cause more stress for females. To determine which pressures of group-living may lead to stress in female *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary (BFMS), Ghana, I investigated whether SDBs varied according to: H1) Feeding competition, which may increase in intensity with the number of conspecifics competing for the same nutritional resources; H2) Predation pressure, which may increase with fewer total individuals, as this reduces predator detection; H3) Infanticide risk, which increases during male group take-over and with the number of adult males because male dominance relationships are often contested in multi-male groups in this population; and H4) Mating pressure, which increases when females are in estrus and engage in copulations, and may lead to males being aggressive and coercive toward females. I used longitudinal data on three SDBs, namely scratching, self-grooming and yawning, by 64 adult females at BFMS from 2004 to 2019. I compared female monthly SDB rates according to group size, an interaction effect between the number of males and whether a male group takeover occurred, and the presence of female sexual behaviors. While self-grooming and yawning did not vary significantly with the predictor variables, females scratched themselves more during months in which more males were present and/or a takeover occurred (Generalized Estimating Equations: $P < 0.05$), as well as when more sexual behaviors occurred ($P < 0.05$). The results support the infanticide risk and mating pressure hypotheses and suggest that the reproductive strategies of adult males best explain female stress. This provides further evidence that infanticide pressure, already known to influence group composition and offspring development in *C. vellerosus*, affects female behaviors and their stress response. This allows a better understanding of sociality in primates by studying the stressors experienced by females that determine, to some extent, group formation.

Keywords : primatology, self-directed behaviors, behavioral ecology, stress, feeding competition, predation pressure, infanticide, mating pressure.

Table des matières

Résumé.....	5
Abstract.....	7
Table des matières.....	9
Liste des tableaux.....	13
Liste des figures.....	15
Liste des sigles et abréviations.....	17
Remerciements.....	19
Chapitre 1 – Introduction.....	21
1.1. Les comportements dirigés vers soi.....	21
1.2. Le stress et les comportements dirigés vers soi.....	22
1.2.1. Les facteurs de stress chez les primates.....	23
1.2.1.1. L'étude des femelles et leur influence sur la configuration sociale.....	24
1.2.2. Les CDS et le stress.....	26
1.2.3. Hypothèses expliquant la présence des CDS.....	27
1.3. L'étude des comportements dirigés vers soi et le stress comportemental.....	29
1.3.1. Tension sociale.....	35
1.3.1.1. Conflits.....	35
1.3.1.2. Surpopulation.....	35
1.3.1.3. Vocalisations.....	36
1.3.2. Proximité et rangs de dominance des congénères.....	36
1.3.2.1. Rangs.....	36
1.3.2.2. Sexe.....	37

1.3.2.3.	Toilettage social	38
1.3.2.4.	Anxiété maternelle et comportements des petits.....	38
1.3.2.5.	Reproduction	39
1.3.3.	Tâches expérimentales.....	40
1.4.	L'étude des comportements dirigés vers soi et du stress physiologique.....	40
1.4.1.	Rythme cardiaque	40
1.4.2.	Corrélation entre les CDS et les hormones de stress.....	41
1.4.3.	Utilisation d'anxiolytique	41
1.4.4.	Tâches cognitives	41
1.4.5.	Facteurs socioécologiques	41
1.4.5.1.	Surpopulation.....	42
1.4.5.2.	Comportement des petits.....	42
1.4.6.	Hypothèses justifiant l'absence de liens.....	42
1.5.	Le modèle socioécologique.....	44
1.5.1.	La compétition alimentaire	46
1.5.2.	La pression de prédation.....	48
1.5.3.	Le risque d'infanticide et la présence des mâles	48
1.6.	Pertinence	50
1.7.	Objectifs et prédictions.....	52
Chapitre 2 – Méthodologie		55
2.1.	Site et espèce à l'étude	55
2.1.1.	Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary	55
2.1.2.	<i>Colobus vellerosus</i>	56
2.2.	Sujets et groupes à l'étude	58

2.3.	Collecte des données	59
2.3.1.	Méthodes d'observation	60
2.3.2.	Définitions et variables à l'étude	61
2.3.2.1.	Les comportements dirigés vers soi (variables dépendantes)	61
2.3.2.2.	Les trois variables indépendantes	62
	Le nombre d'individus	62
	Le nombre de mâles et les renversements	63
	Les comportements sexuels	64
2.3.3.	Acquisition et compilation des données	65
2.4.	Analyses	66
2.4.1.	Analyses et traitement des données	66
2.4.2.	Analyses statistiques	68
Chapitre 3 – Résultats		71
3.1.	Les comportements dirigés vers soi	71
3.1.1.	Description générale	71
3.1.2.	Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux de grattements	73
3.1.3.	Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux d'autotoiletage	75
3.1.4.	Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux de bâillements	77
Chapitre 4 – Discussion		79
4.1.	Résultats clés	79
4.2.	Les grattements et les différentes hypothèses	80
4.2.1.	La compétition alimentaire, prédiction 1	80

4.2.2.	La pression de prédation, prédiction 2	83
4.2.3.	Les stratégies reproductives des mâles, prédiction 3 et 4.....	88
4.2.3.1.	L'infanticide et les renversements.....	88
4.2.3.2.	La pression de copulation	92
4.2.3.3.	Stratégies reproductives des mâles.....	94
4.3.	Les autres comportements dirigés vers soi	94
4.3.1.	L'autotoilettage.....	95
4.3.2.	Les bâillements.....	96
4.4.	Limites et directions futures	97
4.4.1.	Les femelles à l'étude.....	97
4.4.2.	Le choix des variables et des comportements.....	99
4.4.3.	D'un point de vue physiologique	101
4.5.	Conclusion.....	102
	Références bibliographiques.....	105

Liste des tableaux

Tableau 1. –	Tableau récapitulatif des études portant sur les comportements dirigés vers soi classés par ordre alphabétique des références.....	30
Tableau 2. –	Taille et composition des groupes de Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary à l'étude	59
Tableau 3. –	Les cinq EEG qui ont été réalisés pour chacune des variables dépendantes.....	70
Tableau 4. –	EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de grattements mensuel des femelles (n=64)	74
Tableau 5. –	EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux d'autotoilettage des femelles (n=64).....	76
Tableau 6. –	EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux d'autotoilettage des femelles (n=61), excluant les taux d'autotoilettage ayant une valeur de 0. 76	
Tableau 7. –	EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de bâillements des femelles (n=64).....	77
Tableau 8. –	EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de bâillements des femelles (n=54),64), en excluant les taux de bâillements ayant une valeur de 0.	78

Liste des figures

- Figure 1. – Les quatre catégories sociales possibles des femelles selon la force de leur compétition, la philopatrie et leur hiérarchie de dominance. Tiré de Sterck et al. (1997), traduction libre.45
- Figure 2. – Schéma résumant le modèle socioécologique et ses différents facteurs socioécologiques influençant le système social des espèces. Adaptation et traduction libre, tirée de Koenig et al. (2013).45
- Figure 3. – Taux mensuels moyens de chacun des comportements dirigés vers soi des 64 femelles. Les boîtes montrent les valeurs médianes (ligne horizontale foncée), le 25e et 75e percentile (limites de la boîte), la valeur la plus basse et la plus haute (les moustaches) et les valeurs aberrantes (cercles et étoiles).72
- Figure 4. – Taux mensuels moyens des trois comportements dirigés vers soi pour chaque groupe (n=10)73
- Figure 5. – Estimation du coefficient β (cercles) et leurs intervalles de confiance 95 % (barres) pour l'effet de chaque variable sur le taux de grattements des femelles.75

Liste des sigles et abréviations

BFMS: Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary

CDS : Comportements dirigés vers soi

EEG: Équations d'Estimations généralisées

E.T : Écart-type standard

FGC : « fecal glucocorticoides » ou glucocorticoïdes fécaux

MLG : Modèle linéaire généralisé mixte

MLGM : Modèle linéaire généralisé

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier infiniment ma directrice de recherche Iulia Bădescu pour sa compétence exceptionnelle et son soutien sans limite tout au long de ma maîtrise. Ta confiance, ton écoute et tes conseils ont été d'une grande aide lorsque je cultivais des doutes par rapport à l'atteinte de mes objectifs. Ce fut deux ans mouvementés pour plusieurs raisons, mais ton accompagnement a fait toute la différence dans l'accomplissement de ce projet. Tu es une chercheuse inspirante. Même lorsque que nous étions dans l'incertitude ou que nous avons dû changer l'orientation de mon projet, j'ai toujours pu compter sur ton aide. Je suis très reconnaissante de l'opportunité académique que tu m'as offerte ainsi que d'avoir eu la chance de travailler avec toi. J'apprécie grandement les connaissances que tu m'as transmises et les compétences que tu m'as aidé à développer autant sur le plan académique que personnel. Merci pour les nombreuses relectures et pour ton aide sans fin pour pousser ce projet encore plus loin. Enfin, merci d'avoir cru en moi à chacune des étapes et surtout, merci d'avoir rendu ma maîtrise plus facile et agréable.

Ensuite, je dois remercier mes précieuses collaboratrices qui ont collecté les données à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary sans qui ce projet n'aurait jamais pris forme. Il s'agit de Dr. Eva Wikberg, Dr. Julie Teichroeb, Allyson King de même que Dr. Pascale Sicotte pour son expertise. Leur implication précieuse inclut évidemment le partage de leurs données, mais ne s'arrête pas là. Ce projet m'a permis de rencontrer ces chercheuses, ces personnes exceptionnelles, qui soutiennent et encouragent dans la positivité la recherche en primatologie et la relève. Vous m'avez inspiré à plusieurs niveaux. Merci énormément pour les conseils et merci d'avoir rendu mon projet faisable.

Un immense merci va à mes proches qui m'ont encouragé du début de mon parcours universitaire jusqu'à la fin. Merci d'avoir rendu mon cheminement plus lumineux. Votre amour et votre confiance en moi m'ont aidé à persévérer et à me fixer des objectifs toujours un peu plus ambitieux. Avec vous à mes côtés, rien n'est impossible. Je veux aussi remercier mes ami.e.s avec

qui j'ai pu partager la réalité de cette expérience. Merci pour le réconfort et la compréhension mutuelle qui m'ont aidé à traverser les moments plus difficiles.

Finalement, mes derniers remerciements vont aux instances qui m'ont généreusement accordé une aide financière soit le comité des Études supérieures et postdoctorales, le département d'anthropologie et des donateurs anonymes. Merci pour cet immense privilège.

Chapitre 1 – Introduction

1.1. Les comportements dirigés vers soi

En éthologie, les activités de déplacement représentent un sujet d'intérêt dans la compréhension et l'interprétation du comportement animal. Ces comportements ont d'abord été étudiés par les sciences biologiques avec les travaux de Tinbergen (1952), célèbre éthologue. C'est d'ailleurs lui qui va développer ce concept et nommer ces comportements des activités de déplacement ou des « irrelevant behaviors ». Une activité de déplacement est avant tout un comportement qui se produit en dehors de son contexte habituel et qui apparaît donc sans fonction (Tinbergen 1952). Les activités de déplacements n'ont aucun lien avec l'action de déplacer un individu d'une source de nourriture, par exemple, ou de se déplacer. En réalité, les comportements de déplacements sont des comportements qui ne semblent pas répondre adéquatement à la situation immédiate vécue par l'animal ou le stimulus présenté à l'individu (Tinbergen 1952). Par exemple, un oiseau, dans un contexte agonistique, pourrait manger, boire ou se nettoyer plutôt que de répondre adéquatement au conflit par un comportement agonistique à son tour (Maestriperi et al. 1992). Ces comportements sont généralement orientés vers l'individu lui-même (Troisi 2002). C'est d'ailleurs pourquoi ils sont souvent appelés des comportements dirigés vers soi (CDS). Il faut noter toutefois que toutes les activités de déplacement ne sont pas forcément des comportements dirigés vers soi.

De façon générale, on estime que ces comportements sont effectués lorsqu'un individu fait face à une situation intrinsèquement conflictuelle liée à des motivations opposées et simultanées. Cela peut également se produire lorsqu'il se trouve dans une situation l'empêchant d'atteindre son but générant de la frustration (Maestriperi et al. 1992). Pour Tinbergen (1952), ces activités de déplacement servent d'issue sécuritaire pour certaines impulsions ou encore, de libérateurs sociaux. Troisi (2002), dans un même esprit, les appelle des comportements de réconfort. Certains auteurs tels que Schino et al. (1988) ou Diezinger et Anderson (1986) font aussi référence à ces comportements sous le terme d'activités dérivées.

Dans tous les cas, les activités de déplacement soulèvent des questions puisqu'elles ne semblent pas liées directement aux contextes dans lesquels elles se produisent. On peut donc s'interroger quant à ce qui les motive. Il importe tout de même de demeurer prudent quant à l'interprétation de ces comportements. En effet, il faut faire la distinction entre le comportement « normal » se produisant en réaction à une situation précise et le comportement en tant qu'activité de déplacement en s'aidant du contexte dans lequel il est observé (Troisi 2002).

En primatologie, plusieurs chercheurs s'intéressent à ces activités de déplacement et plus précisément, aux comportements dirigés vers soi (CDS) qui sont inclus dans cette catégorie. Les primatologues ont élaboré des hypothèses suggérant que certains comportements dirigés vers soi pourraient être considérés comme des indicateurs d'un état de stress et représenteraient par le fait même un proxy pour identifier le stress chez les primates. Les CDS examinés en primatologie se résument généralement aux comportements de se toiletter, se gratter, bâiller, se secouer et s'étendent parfois aux comportements de scans qui correspondent au mouvement de la tête servant à scanner l'environnement souvent associés à un comportement de vigilance (MacIntosh et Sicotte 2009). Ils sont assumés être des indicateurs indirects de stress, d'anxiété ou de tensions sociales chez plusieurs espèces de primates (*Macaca fascicularis* : Schino et al. 1988 ; Aureli et van Schaik 1991 ; *Macaca nemestrina* : Boccia et al. 1989 ; *Papio anubis* : Castles et Whiten 1998 ; *Pan troglodytes* : Aureli et de Waal 1997 ; Kutsukake 2003). Selon les espèces, les comportements observés sont différents étant donné la variété de comportements existants à travers l'ordre des primates.

1.2. Le stress et les comportements dirigés vers soi

Autant chez l'humain que chez les primates non humains, le stress et l'anxiété sont préoccupants notamment pour leurs effets néfastes connus sur l'organisme (Cheney et Seyfarth 2009). Le stress, via l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien, stimule la libération de cortisol dans l'organisme. De façon chronique, la circulation de glucocorticoïdes dans le corps déclenche une série de réponses et conséquences importantes sur les plans hormonal, neurologique, mais aussi immunitaire (Cheney et Seyfarth 2009). Dans une certaine mesure, il est vrai que ces réponses peuvent être adaptatives puisqu'elles permettent de réagir à un danger rapidement en

augmentant la disponibilité en énergie, l'activité cardiovasculaire et en arrêtant temporairement certaines activités physiologiques non essentielles. Toutefois, il est attendu que l'individu retrouve son état initial une fois le stress passé. En effet, un stress chronique peut être dommageable et inclure notamment une immunosuppression, une perte de masse musculaire, une suppression des activités reproductives et éventuellement la mort réduisant à néant la valeur sélective (succès reproducteur et la survie) des individus concernés (revue par Cheney et Seyfarth 2009).

Les situations représentant un facteur de stress sont multiples. Chez les primates, une réponse de stress, autant physiologique que comportementale, peut être générée lorsqu'un individu fait face à une situation comportant un faible degré de prédictibilité où il a peu de contrôle ou qu'il fait face à de la nouveauté (Elder et Menzel 2001, 345). Plus précisément, cela augmente le niveau de corticolibérine produite par l'hypothalamus qui va agir sur la libération de l'hormone corticotrope (ACTH) sécrétée dans l'hypophyse, stimulant à son tour la production et la libération des glucocorticoïdes provenant du cortex surrénal (Elder et Menzel 2001, 345). Ainsi, comme Elder et Menzel reprennent : « des facteurs tels que la disponibilité de la nourriture, la formation des groupes, la séparation sociale et la nouveauté environnementale sont capables d'induire des réponses physiologiques de stress, incluant la libération de cortisol » (Elder et Menzel 2001, 345).

1.2.1. Les facteurs de stress chez les primates

La tension sociale dans un groupe est une de ces situations pouvant générer du stress ou de l'incertitude face à laquelle les individus doivent réagir. Généralement, cette situation mène à deux types de réponses d'après Boccia et al. (1989). Au premier niveau, on trouve une réponse physiologique qui implique une réponse du système nerveux autonome pour faire face à l'événement qui menace l'intégration de l'individu dans son groupe social. Ce type de réponse est comparable à l'anxiété. Au second niveau, il y a une réponse de type sociocomportementale qui implique la dynamique du groupe et l'intégration de l'individu dans celui-ci (Boccia et al. 1989, 667).

La proximité physique avec les congénères peut également représenter un stress chez les primates, mais aussi l'absence d'individus à proximité ou simplement l'éloignement d'alliés peut générer de l'anxiété en augmentant le risque de prédation comme nous le verrons plus tard (Castles et al. 1999). De plus, la proximité physique entre une femelle et des congénères peut l'amener à vivre une situation conflictuelle. Le conflit peut être lié à l'augmentation de la compétition alimentaire lorsque les femelles se nourrissent les unes à côté des autres (Sterck et al. 1997) ou alors, si l'autre individu est un mâle, le conflit peut être dû au risque associé à l'infanticide (Maestriperi et al. 1992). Le conflit émerge donc du fait qu'un stress est généré et que la femelle doit prendre une décision comportementale, par exemple s'éloigner du mâle ou demeurer près de lui. Pour les femelles, la sécurité de leur petit qu'elle doive assurer peut également représenter une source de stress. D'ailleurs, comme le mentionne Maestriperi (1993), le comportement d'une mère, en présence de son petit, est surtout en réaction aux dangers qu'elle perçoit pour lui et à son habileté à bien évaluer les risques encourus. Cela peut même aller jusqu'à influencer le style de mère qu'elles sont. Ainsi, le fait que les femelles fournissent la majorité de l'investissement parental chez plusieurs espèces de primates en plus des responsabilités maternelles vient influencer les situations pouvant induire un état anxieux.

1.2.1.1. L'étude des femelles et leur influence sur la configuration sociale

Dans l'étude du stress chez les primates, il est très pertinent de s'intéresser aux femelles. La principale raison réside dans l'idée, provenant de l'écologie comportementale, que la formation des groupes passe en premier par la façon dont les femelles vont occuper le territoire en fonction de différents éléments socioécologiques et de leurs stratégies reproductives (Sterck et al. 1997). Indirectement, elles vont influencer celles des mâles. Par conséquent, étudier les femelles et leur stress permet de mieux comprendre l'évolution de la formation des groupes sociaux chez les primates.

Tout d'abord, les femelles, étant dépendantes des ressources alimentaires pour leur succès reproducteur, vont se disperser ou s'agréger sur le territoire selon la disponibilité des ressources nutritionnelles, la saturation de ces sources de nourriture, la compétition avec les autres femelles, mais aussi en fonction de leur sécurité et celle de leurs petits (Sterck et al. 1997). Ainsi, les femelles font face à des situations de stress et des risques différents des mâles tels que

le risque d'infanticide posé sur les femelles généralement par les mâles (Kutsukake 2003 ; Teichroeb et al. 2012). En effet, cette stratégie reproductive des mâles soutenue par la sélection sexuelle permet à de nouveaux mâles de s'accoupler plus rapidement avec les femelles résidentes en tuant leurs petits non sevrés avec lesquels ils ne partagent aucun lien de parenté (Hrdy 1977). Cela a pour conséquence d'interrompre l'aménorrhée lactationnelle des femelles qui redeviendront fertiles (Hrdy 1977 ; Teichroeb et al. 2012). D'ailleurs, l'arrivée de nouveaux mâles peut représenter, en soi, un stress. L'étude de Cristóbal-Azkarate et al. (2007) sur des singes hurleurs en liberté rapporte le stress vécu par les femelles lors de l'arrivée de mâles solitaires dans le groupe, potentiellement des mâles infanticides, visible par l'augmentation de leurs niveaux de cortisol fécaux. Cela est d'autant plus important lorsqu'on se souvient que le stress vécu par les mères peut être indirectement subi par les petits lors de la gestation et la lactation, ce qui peut entraîner des conséquences sur leur développement (Stead et al. 2022; Bădescu 2016 ; Maestriperi 2018). En effet, lorsque les mères vivent du stress psychosocial durant la grossesse ou la lactation, leur hormone de stress, le cortisol, peut se transférer au petit et agir sur sa physiologie (Maestriperi 2018, p.129). Cela commence dès la gestation par le placenta, puis se poursuit lors de l'allaitement par le lait qui transporte les hormones de stress maternelles (Stead et al. 2022). Par ces voies, les petits peuvent subir les effets du stress prénatal et périnatal, donc le stress maternel, via les glucocorticoïdes, qui vont à leur tour influencer la réactivité du petit au stress au cours de sa vie (Maestriperi 2018). Cela se voit potentiellement sur les petits colobes par le changement précoce du pelage natal lorsque la pression de l'infanticide est plus importante (Bădescu et al. 2016).

Ensuite, concernant les mâles, ceux-ci sont davantage limités par leur succès reproducteur qui dépend de leur accès aux femelles pour l'augmenter et vont donc s'organiser dans le temps et l'espace pour suivre la répartition des femelles sur le territoire (Koenig et al. 2013). Ainsi, comme cela a été mentionné, les femelles se dispersent selon les diverses pressions telles que la compétition alimentaire, la pression de prédation et se regroupent suivant la pression d'infanticide alors que les mâles s'organisent suivant cette répartition des femelles dans le but de se reproduire (Koenig et al. 2013). Comme ce sont elles qui subissent lourdement le coût des différentes pressions pouvant affecter négativement leur valeur sélective, donc leur survie et leur

succès reproducteur, les femelles sont de meilleurs sujets d'étude que les mâles pour la compréhension des facteurs de stress associés à la vie en groupe. Elles sont plus largement touchées par la variation entourant ces facteurs que les mâles, ce qui fait en sorte qu'elles jouent un rôle primordial dans la configuration sociale. C'est pourquoi il est important d'évaluer la façon dont ces facteurs influencent les femelles afin de mieux comprendre la socialité chez les primates.

1.2.2. Les CDS et le stress

Le fait d'associer les CDS à un état de stress ou d'anxiété vient principalement des études attestant d'une certaine fonction apaisante du toilettage social et des comportements affiliatifs observés à la suite de conflits (Schino et al. 1988). Dans l'étude de Schino et al. (1988), les chercheurs confirment l'hypothèse selon laquelle le toilettage social joue un rôle dans la réduction des tensions en réduisant la fréquence des CDS. L'étude de Boccia et al. (1989) avait, quant à elle, réussi à démontrer un lien entre le rythme cardiaque d'une femelle et le fait d'être toilettée. Si, à la suite d'un conflit, le rythme cardiaque diminue de façon naturelle, il diminuait plus rapidement lorsque le comportement suivant la tension sociale était la réception du toilettage plutôt qu'un autre comportement (Boccia et al. 1989). Ces quelques études ont permis de tracer la voie vers des études plus spécifiquement sur les CDS.

Quelques années plus tard, Schino et al. (1991) ont réussi à établir un lien entre la diminution de la fréquence des CDS et l'administration d'anxiolytique (lorazepam) chez *Macaca fascicularis* fournissant alors un argument solide dans l'étude du lien entre les comportements dirigés vers soi et le stress. Certaines études ont montré que les comportements dirigés vers soi semblent augmenter face à des facteurs de stress ou des menaces, comme lorsqu'un congénère se trouve à proximité lors de la recherche de nourriture, lorsqu'un mâle adulte infanticide est proche ou qu'un prédateur est présent (Diezinger et Anderson 1986 ; Castles et al. 1999 ; Maestriperi 1993 ; Cheney et Seyfarth 2009). Ces études ont donc inspiré l'idée qu'un lien pourrait exister entre le stress ou l'anxiété d'un individu suivant un conflit et la manifestation de certains comportements dirigés vers soi.

Les CDS sont également bien présents chez les humains et une série d'études en font état (Troisi 2002 ; Mohiyeddini et al. 2015). Il semblerait que ce lien tracé entre les CDS et un état de

stress chez les primates non humains se retrouve aussi chez les humains (Mohiyeddini et al. 2015). Ces comportements incluent le fait de se gratter la tête, de se passer la main dans la barbe, un peu à la façon de l'autotoilettage des primates, ou encore la manipulation d'objets sans but précis tels que mâcher un stylo ou jouer avec ses bagues (Troisi 2002).

1.2.3. Hypothèses expliquant la présence des CDS

Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer la présence de comportements dirigés vers soi chez les primates, qui à première vue, n'ont pas toujours une fonction claire. La première hypothèse soulevée est celle de la réduction de la tension survenant généralement après un conflit qui représente une situation stressante et prend surtout racine dans les études portant sur les comportements affiliatifs tels que le toilettage (Schino et al. 1988; Castles et Whiten 1998 ; Boccia et al. 1989). Comme ces études suggèrent que les comportements affiliatifs prodigués peu de temps après un conflit contribuent à un retour à un état normal, un lien entre le toilettage social et une réduction des tensions a été tracé puis il a été prolongé à l'autotoilettage et les autres comportements dirigés vers soi qui pourraient à leur tour diminuer la tension vécue par l'individu.

L'hypothèse de la réduction de l'incertitude soulevée par Aureli et van Schaik (1991), reprise par Castles et Whiten (1998) ainsi que Duboscq et al. (2016) suggère qu'une victime, à la suite d'un conflit, ressent du stress qu'il exprime via des comportements dirigés vers soi. Cela proviendrait du fait que suivant un conflit, l'individu victime de comportements agonistiques n'arrivant pas prédire le comportement de l'adversaire et des autres congénères se retrouve davantage à risque de subir une récurrence. Cette incertitude entraînerait un stress qui serait exprimé à travers la production de CDS. Cette hypothèse expliquerait ainsi, dans ce contexte, que l'expression des CDS se traduisant par un état de stress plus élevé permettrait à l'individu d'être prêt à se mettre en action ou à répondre à une nouvelle attaque (Aureli et van Schaik 1991). Les études de Aureli et al. (1989) et d'Aureli et van Schaik (1991) appuient cette hypothèse en rapportant que la réconciliation, soit présenter un comportement affiliatif après un conflit, diminue la fréquence des grattements, de l'autotoilettage et des secouements. Cela suggère que lors d'un conflit, les fréquences de CDS d'un individu peuvent être plus élevées à cause de la

tension et du stress, mais diminuent lorsque le conflit se résout, et que ce facteur de stress n'est plus présent.

Cette hypothèse est également souvent liée à un conflit interne, où un individu, à la suite d'un conflit, exprime deux motivations fortes à produire deux comportements ou activités incompatibles, par exemple s'éloigner pour éviter les récidives ou s'approcher pour se réconcilier, les CDS étant l'issue choisie (Castles et Whiten 1998). D'ailleurs, c'est ce que reprend Pavani et al. (1991) concernant l'augmentation des grattements des femelles à proximité de mâles. Il s'agirait d'une situation produisant un conflit interne où il faut choisir entre approcher le mâle pour le toiletter, être en contact avec lui ou l'éviter. Dans le même ordre d'idée, Duboscq et al. (2016) ont trouvé que l'autotoilettage est positivement corrélé avec le toilettage social, suggérant que la proximité nécessaire au toilettage social générerait en retour une augmentation de l'autotoilettage. Cela renforcerait l'idée de l'incertitude associée à la proximité physique lors du toilettage.

Il y a également l'hypothèse selon laquelle les CDS seraient une réponse à des stimuli provenant de la peau comme dans le cas où le pelage est à replacer à la suite d'une confrontation. L'étude d'Aureli et van Schaik (1991) dément facilement cette hypothèse en énonçant que plusieurs stimuli de la peau peuvent justement être associés à un état de stress accentué tels que la piloérection ou l'activation des glandes sudopares. Dans la même lignée, Duboscq et al. (1991) investiguent l'hypothèse de la charge parasitaire, à l'inverse que ces derniers trouvent une corrélation positive entre la charge parasitaire de poux et les grattements, mais une relation négative avec l'autotoilettage. Ainsi, dans une certaine mesure les grattements seraient une réponse aux stimuli causés par le mouvement des ectoparasites ou leurs morsures (Duboscq et al. 2016). De façon plus générale, pour l'étude de Duboscq et al. (2016), il leur a été possible de combiner plusieurs hypothèses concernant les parasites, l'environnement écologique ainsi que l'environnement social expliquant, chez *M. fuscata*, l'expression des grattements et l'autotoilettage.

Une autre hypothèse est que les CDS ont une fonction liée aux soins du corps. Certaines études comme celle de Pavani et al. (1991) et Troisi et Schino (1987) ont trouvé une relation entre

une température chaude, peu humide et plus d'autotoilettage. En effet, Pavani et al. (1991) ont observé une augmentation des grattements en relation avec une augmentation de la température, et ce, indépendamment du moment de la journée. Cela viendrait du fait que des températures plus chaudes affectent le pelage notamment par le biais de la sueur (Pavani et al. 1991). De façon similaire, l'article de Duboscq et al. (2016) reprend l'hypothèse des conditions saisonnières et environnementales pour expliquer la fréquence notamment de l'autotoilettage et des grattements.

Une hypothèse moins défendue que soulèvent Duboscq et al. (2016) est la contagion comportementale, suivant le toilettage social, qui correspond au fait de simplement copier l'action de l'autre ou dans une certaine mesure de vouloir la prolonger.

1.3. L'étude des comportements dirigés vers soi et le stress comportemental

Plusieurs études se sont penchées sur le lien entre les comportements dirigés vers soi et différents facteurs de stress. Alors que certaines études ont pu identifier clairement des facteurs modulant la fréquence de ces comportements, d'autres n'ont trouvé aucune influence de leurs variables sur les CDS. Ces études soulignent l'importance d'examiner ces comportements chez des espèces variées. En effet, le mode de vie, l'organisation sociale, l'alimentation, l'habitat et plusieurs autres caractéristiques d'une espèce peuvent induire différents facteurs de stress. Par conséquent, cela peut influencer la façon dont les mêmes comportements peuvent s'exprimer et les contextes qui les stimulent. De plus, comme il sera vu chez certaines espèces, certains comportements dirigés vers soi ne semblent pas liés à un état de stress alors qu'ils le sont chez d'autres espèces. Les études dans le tableau 1 seront présentées en fonction des différents éléments de stress ou perturbateurs qui ont été étudiés.

Tableau 1. – Tableau récapitulatif des études portant sur les comportements dirigés vers soi classées par ordre alphabétique des références.

Espèce	Taille de l'échantillon, sexe et âge	Comportements et/ou cortisol	Variables stressantes/perturbateurs	Milieu	Résultats	Références
<i>Macaca fascicularis</i>	n = 20	Grattements	Conflits et réconciliation	Captivité	Réduction des grattements suivant la réconciliation.	Aureli et al. (1989)
<i>Macaca fascicularis</i>	n = 22	Grattements, autotoilettage, secouements et bâillements.	Conflits et réconciliation/redirection	Captivité	Plus de secouements, de grattements et d'autotoilettage post-conflit. Tendance à la réduction des grattements, autotoilettage et secouements suivant réconciliation.	Aureli et van Schaik (1991)
<i>Pan troglodytes</i>	n = 81 (adultes femelles et mâles et juvéniles)	Grattements, autotoilettage et bâillements	Diffusion de vocalisations d'autres chimpanzés	Captivité, 3 socialisations : solo, petit groupe, groupe	Plus de grattements et bâillements pour les individus socialisés en groupe. Aucun effet sur l'autotoilettage.	Baker et Aureli (1997)
<i>Papio anubis</i>	n = 56	Grattements, autotoilettage, secouements et bâillements	Conflit (avant et après), impact réconciliation	Liberté	Augmentation des CDS post-conflit pour les victimes et agresseurs. Réduction des CDS après réconciliation.	Castles et Whiten (1998)

<i>Papio anubis</i>	n = 64 à 72 (femelles adultes surtout, mâles, subadultes, juvéniles et petits)	Grattements, auto-toilettage, se toucher, secouements et bâillements	Proximité physique de congénères de rangs de dominance différents	Liberté	Augmentation des CDS lorsque dominant plutôt que subordonné à proximité.	Castles et al. (1999)
<i>Macaca fuscata fuscata</i>	n = 19-20 femelles adultes	Grattements, auto-toilettage	Testent différentes hypothèses pouvant expliquer la présence de ces CDS.	Liberté (population nourrie)	Auto-toilettage corrélé avec le toilettage social.	Duboscq et al. (2016)
<i>Pongo pygmaeus</i>	n = 1 adulte femelle	Grattements et cortisol dans la salive	Tâches cognitives à l'ordinateur générant de la frustration	Expérimental (laboratoire)	Augmentation des grattements, mais pas du cortisol.	Elder et Menzel (2001)
<i>Papio hamadryas anubis</i>	n = 8 mâles adultes/68 échantillons fécaux	Grattements, auto-toilettage, se toucher, secouements et bâillements. Glucocorticoïdes fécaux (FGC)	Proximité et sexe du congénère. Réception de toilettage ou d'agressions. (Corrélations entre CDS et FGC)	Liberté	Pas de corrélation entre CDS et FGC, et avec le toilettage social ou les agressions. Moins de CDS près d'une femelle plus longtemps. Ne serait pas un bon indicateur.	Ellis et al. (2011)
<i>Papio hamadrya anubis</i>	n = 11 femelles et échantillons fécaux	Grattements, auto-toilettage, secouements, bâillements et FGC.	Ne s'applique pas, cherche à établir la corrélation entre les deux types de réponses.	Liberté	Aucune corrélation significative entre CDS et FGC.	Higham et al. (2009)
<i>Pan troglodytes</i>	n = 9 femelles et 9 mâles adultes. (n = 6	Grattements	Proximité des autres, rangs, contact ou séparation du petit	Liberté	Situation différente d'un sexe à l'autre.	Kutsukake (2003)

	petits, âge pas contrôlé)				Plus de CDS pour les femelles lors de proximité. Séparation ou contact pas d'influence.	
<i>Pan troglodytes</i>	n = 8 (mixte)	Grattements et frottements	Niveau de difficulté de tâches cognitives	Expérimental	Augmentation des CDS avec l'augmentation du niveau de difficulté, quand commencé à facile.	Leavens et al. (2001)
<i>Macaca mulatta</i>	n = 17 dyades mère-enfant	Grattements (et monitoring visuel)	Proximité physique du petit avec la mère ou d'autres individus. Proximité de la mère avec congénères (lié au rang aussi).	Captivité	Augmentation des CDS avec éloignement du petit, surtout vers mâle ou femelle adulte, et lorsqu'elle-même est proche d'un mâle et/ou d'une femelle dominant.	Maestriperi (1993)
<i>Macaca mulatta</i>	n = 47 petits et 219 échantillons fécaux	Grattements, autoilettage, secouements, bâillements, vocalisations de détresse et FGC (métabolites)	Corrélation entre FGC et CDS (contexte aussi de rejet maternel, vocalisation du petit)	Liberté (Cayo Santiago, partiellement nourri)	Aucun lien entre les concentrations de FGC et les CDS, même lorsque petit émet des vocalisations de détresse.	Mandalaywala et al. (2014)
<i>Cebus capucinus</i>	n = 8 femelles	Grattements et autoilettage	Proximité physique et rangs des congénères. Conflit. Descente au sol.	Liberté	Plus de CDS en présence d'autres vs seuls. Plus de CDS en présence de femelles de rang	Manson et Perry (2000)

					proches. Pas de différence avant/après conflit. Aucun effet descente au sol.	
<i>Papio hamadryas hamadrya</i>	n = 12	Grattement, auto-toilettage, secouements, se toucher, lancer de la gravelle et balayer le sol	Rangs de dominance, proximité physique et présence des autres	Captivité	Plus de CDS pour les individus de plus haut rang, et plus chez les adultes que les juvéniles. Incidence du rang du partenaire social sur les CDS. Plus de CDS quand partenaire exprime plus d'agression.	Painter (2018)
<i>Papio hamadryas hamadryas</i>	n = 19	Cortisol dans la salive	Épisodes de surpopulation	Captivité	Augmentation du cortisol sans augmentation des CDS.	Pearson et al. (2015)
<i>Lemur catta</i>	n = 23	Grattements	Saison de reproduction (high swelling et low swelling), rangs et sexes, effet du toilettage	Liberté	Baisse des CDS suivant le toilettage. Plus de CDS quand enflement plus important. Grattements indépendants du rang et autant chez les mâles et femelles.	
<i>Macaca fascicularis</i>	n = 10	Grattements	Administration d'anxiolytique (lorazepam)	Captivité	Diminution des grattements avec une dose, surtout	Schino et al. (1991)

					chez ceux de rang faible.	
<i>Macaca fascicularis</i>	n = 13 (2 mâles et 11 femelles)	Grattements, auto-toilettage, bâillements et secouements.	Effet du toilettage social	Captivité	Moins de CDS chez les receveurs de toilettage. Augmentation des CDS durant les secondes suivant la fin du toilettage social.	Schino et al. (1988)
<i>Macaca fuscata</i>	n = 7 dyades mère-petit	Grattements	Relation entre CDS et style maternel/anxiété maternelle	Captivité	Corrélation positive entre les CDS et possessivité maternelle ainsi que « warmth » de la mère.	Troisi et al. (1991)
<i>Macaca fascicularis</i>	n = 6 adultes (1 mâle et 5 femelles)	Auto-toilettage	Proximité, température et humidité	Captivité	Augmentation des CDS quand femelle proximité d'un mâle. Température et humidité peu d'effet, légèrement plus de CDS quand plus chaud et moins humide.	Troisi et Schino (1987)

1.3.1. Tension sociale

De nombreuses études cherchent à comprendre l'influence des conflits et des différentes situations créant de la tension dans le groupe sur la fréquence des CDS.

1.3.1.1. Conflits

Chez les macaques crabiers, Aureli et van Schaik (1991) ont montré que la fréquence des CDS augmente dans les instants suivant la fin d'un conflit, soit un événement que l'on reconnaît comme induisant du stress, chez les victimes du conflit. Cette étude souligne également le rôle de la réconciliation et la redirection dans la diminution des CDS à la suite d'un conflit. Cependant, les bâillements, ici, ne semblent pas être un bon indicateur de stress, ce qui pourrait s'expliquer par la fonction d'intimidation liée au bâillement (démonstration des canines) dans un tel contexte (Aureli et van Schaik 1991). L'étude de Castles et Whiten (1998) chez *Papio anubis* abonde dans le même sens en remarquant que la fréquence des CDS augmente après un conflit, autant chez les victimes que chez ceux amorçant le conflit, mais que la réconciliation diminue la fréquence des CDS chez les individus impliqués dans l'agression. Toutefois, Manson et Perry (2000) n'ont pas observé d'augmentation des CDS à la suite de conflits chez *Cebus capucinus*. Ainsi, ce que l'on observe avec ces études c'est que les conflits et les agressions semblent généralement être une source de stress pour les individus, visibles par une augmentation des CDS dans certains cas.

1.3.1.2. Surpopulation

L'étude d'Aureli et de Waal (1997), chez les chimpanzés, en contexte de surpopulation, a montré une augmentation des grattements et des bâillements bien qu'étonnamment, une baisse des comportements agonistiques ait été observée. Bien que cette étude se déroule en contexte expérimental, il aurait été intéressant d'évaluer la pertinence d'une explication liée à la compétition alimentaire pour justifier l'augmentation de la fréquence de certains CDS, sachant que la compétition alimentaire augmente en même temps que le nombre d'individus (voir la section sur le modèle socioécologique).

1.3.1.3. Vocalisations

Une étude en contexte expérimental chez des chimpanzés a testé l'effet de la diffusion de vocalisations de congénères sur des individus issus de différents contextes d'habitation (Baker et Aureli 1997). Les individus socialisés en enclos, donc avec plusieurs individus, ont produit plus de grattements et de bâillements alors que ce n'est pas le cas pour ceux socialisés seuls. Les vocalisations se veulent une imitation de celles de groupes voisins et ils invoquent donc les interactions agonistiques intragroupes possibles. Ayant été socialisés seuls, ces individus ne sont pas anxieux face à ces vocalisations, ce qui est logique, puisqu'ils ont grandi dans un environnement sans risques d'agression d'autrui contrairement à ceux socialisés avec d'autres. Il est donc cohérent que cela ne génère pas d'anxiété ou d'incertitude pour les premiers (Baker et Aureli 1997). Aussi, Baker et Aureli (1997) ne trouvent pas de lien significatif avec l'autotoilettage.

1.3.2. Proximité et rangs de dominance des congénères

De nombreuses études investiguent la relation entre la proximité du sujet avec les congénères et leur sexe et rang. Potentiellement, la proximité physique de congénères peut générer de l'anxiété sociale puisque ces individus peuvent représenter une menace à laquelle l'anxiété les prépare à réagir, mais aussi parce que leur présence peut avoir d'autres implications telles qu'augmenter la compétition alimentaire ou alors diminuer la pression de prédation, comme cela sera expliqué dans la section sur le modèle socioécologique.

1.3.2.1. Rangs

L'étude de Castles et al. (1999) sur des femelles babouins olive témoigne d'une augmentation de 40 % de CDS lorsque les individus se trouvent près de dominants, généralement perçus comme plus dangereux. Les auteurs suggèrent donc que ces comportements peuvent être des indicateurs d'incertitude dans les interactions sociales de ces babouins. Aussi, les auteurs ont remarqué que la fréquence des CDS varie selon la relation existante entre les deux primates, de sorte que les CDS seraient aussi indicatifs de la façon dont un individu envisage la sécurité de sa relation avec un autre. Ensuite, l'étude de Painter (2018), chez les babouins hamadryas, a montré que les CDS augmentaient avec le rang de dominance du sujet contrairement à l'étude de

Kutsukake (2003), chez les chimpanzés, qui a plutôt identifié que les niveaux d'anxiété seraient plus élevés chez les subordonnées, visibles par une fréquence de CDS plus importante.

L'étude de Manson et Perry (2000), une des rares études sur des platyrhiniens arboricoles mène des résultats plutôt contradictoires et en arrive à suggérer qu'il est possible que les femelles capucins à tête blanche n'expriment pas leur anxiété par les CDS. En plus de la proximité et des rangs, ils ont testé l'effet de la descente au sol qui les rend plus vulnérables à la prédation. Bien que la descente au sol n'exerçât aucune influence, ils ont décelé une augmentation des grattements et de l'autotoilettage chez les femelles se trouvant près de congénères, surtout lorsqu'il s'agit d'une femelle de rang similaire. La proximité du mâle alpha présentant le plus grand risque en matière d'agression n'avait pas d'incidence sur les CDS (Manson et Perry 2000). Les résultats de cette étude pourraient être expliqués par la compétition alimentaire. Puisque les femelles sont en compétition les unes avec les autres pour les mêmes ressources alimentaires, il est possible que leur proximité se traduise par une augmentation des niveaux de stress et par conséquent, une augmentation de la fréquence des indicateurs comportementaux de stress que sont les CDS.

1.3.2.2. Sexe

Pavani et al. (1991) et Troisi et Schino (1987) chez *Macaca fascicularis* arrivent à la conclusion similaire que les femelles expriment davantage de grattements à proximité d'un mâle plutôt que seule. Chez des chimpanzés en liberté, l'étude de Kutsukake (2003) arrive à une conclusion concordante avec Pavani (1991) en montrant que les femelles se grattent de façon plus intense lorsqu'elles se trouvent à proximité de congénères, ce qui n'est pas le cas pour les mâles. Cette tendance est d'autant plus importante lorsque les individus à proximité sont des membres non affiliatifs du groupe. Maestripieri (1993) similairement a trouvé que les femelles se grattent plus à proximité de mâles ou de femelles dominantes. Ces résultats pourraient être liés à la compétition alimentaire que les femelles peuvent subir à proximité de congénères (voir section Modèle Socioécologique pour davantage d'explications).

1.3.2.3. Toilettage social

Le toilettage social est un événement durant lequel deux ou plusieurs individus doivent entrer en contact direct et par conséquent, être à proximité les uns des autres. À ce sujet, Duboscq et al. (2016) chez des femelles macaques japonais ont trouvé une corrélation positive entre l'autotoilettage et le toilettage social renforçant l'hypothèse de l'incertitude liée à un risque d'agression qui augmente en même temps que la proximité avec l'autre augmente. Similairement, Manson et Perry (2000), chez des capucins, ont remarqué une augmentation des CDS avant et après le toilettage social, comme si ces moments de toilettage pouvaient induire une incertitude quant à la relation entre les deux femelles.

L'étude de Schino et al. (1988) chez *Macaca fascicularis*, mentionnée plus haut et largement citée dans les études subséquentes, cherche à comprendre l'effet du toilettage social sur la réduction des tensions par l'observation des CDS en créant une situation de tension sociale où un mâle et une femelle qui ne sont pas familiers sont mis ensemble durant la phase périovulatoire de la femelle. La réception du toilettage réduisait la tension par le biais d'une diminution des CDS surtout chez les mâles, avec un effet apaisant persistant après les tensions. Toutefois, l'effet du toilettage sur les femelles ne se poursuivait pas après coup. Cette étude pourrait supporter l'idée que les mâles non affiliatifs sont perçus comme une menace durant la période de reproduction d'une femelle et que malgré la réception de comportements affiliatifs, la tension demeure pour la femelle. Il pourrait être intéressant d'évaluer si la situation anxiogène vécue par la femelle ici est due à la présence d'un mâle non affiliatif ou à la proximité forcée d'un mâle durant la période périovulatoire. Encore une fois, en approfondissant le sujet, ces résultats pourraient indiquer que la présence des mâles et la menace qu'ils représentent, en ce qui concerne les agressions, l'infanticide ou la coercition sexuelle, pourraient générer un état de stress chez les femelles et davantage de CDS.

1.3.2.4. Anxiété maternelle et comportements des petits

Maestriperi (1993) chez *Macaca mulatta* conclut que les mères sont capables d'évaluer le degré de risque que chaque congénère représente pour leur petit et que l'anxiété qui en découle vient influencer sur leurs comportements maternels. Cette conclusion vient de l'augmentation des grattements lorsque l'enfant s'éloigne et encore plus, lorsqu'il se trouve près

d'un mâle adulte ou d'une femelle adulte (de rang supérieur ou inférieur). Cela renforce l'idée que les mâles du groupe de cette espèce sont perçus comme une menace pour les femelles. Également, plus l'enfant vieillit, moins la mère se gratte lorsqu'il s'éloigne puisque c'est surtout lorsqu'ils sont petits que les congénères ont un intérêt marqué envers eux. Une conclusion intéressante de l'étude de Maestriperi (1993), et un peu différente des études précédentes, est que l'anxiété maternelle atteint son pic lorsque le petit est près d'une femelle de rang supérieur plutôt qu'un mâle, puisque même si les mâles peuvent attaquer les mères, ils interagissent moins avec les petits et moins de façon négative.

Ces résultats de Maestriperi (1993) contredisent la conclusion de Kutsukake (2003), chez les chimpanzés, qui ne rapportait aucune différence dans le taux de CDS lorsque le petit était en contact avec la mère ou lorsqu'il était séparé. Toutefois, il faut se rappeler que les travaux de Kutsukake ne contrôlent pas pour l'âge des petits alors qu'en se fiant à l'étude de Maestriperi (1993), l'âge des petits avait un impact sur le comportement anxieux de la mère. Ces études renforcent aussi l'idée, indirectement, que les femelles ne craignent pas forcément l'infanticide commis par les mâles appartenant à leur groupe. Comme mentionné précédemment, c'est plutôt l'arrivée de mâles émigrants ou les contacts intergroupes qui peuvent mener à des infanticides et par conséquent, générer un stress chez les femelles (Cristóbal-Azkarate et al. 2007; Kutuskake 2003 ; Teichroeb et al. 2012).

1.3.2.5. Reproduction

La reproduction est non seulement une situation de proximité sociale, mais aussi un moment où le niveau d'agression peut être supérieur. En effet, comme le montre l'étude de Sclafani et al. (2012), sur les lémurs catta où les femelles sont dominantes, la fréquence des CDS était plus élevée chez les deux sexes durant la phase la plus visible de leur œstrus (enflement). Les auteurs mentionnent que durant l'œstrus, beaucoup d'instabilité sociale et d'imprévisibilité liées aux rangs de dominance influencent le niveau d'anxiété général du groupe. Cela suggère donc que la reproduction en soit, peut être une source de stress pour les femelles. Cela n'est pas surprenant considérant que chez certaines espèces, la période de reproduction est marquée par des agressions des mâles envers les femelles pouvant mener à de la coercition sexuelle (Baniel et al. 2017; Muller et al. 2007). À vrai dire, chez une espèce de babouins chacma en liberté, les

agressions par les mâles envers les femelles présentant un cycle menstruel étaient très coûteuses et constituaient la cause principale des blessures subies par ces dernières (Baniel et al. 2017). Ainsi, cela porte à croire que les femelles pourraient subir un certain stress durant cette période qui se traduirait par des CDS.

1.3.3. Tâches expérimentales

La fréquence des comportements dirigés vers soi, tels que les grattements et les frottements, augmente lorsque les sujets sont confrontés à une tâche cognitive difficile après avoir résolu une tâche simple (Leavens et al. 2001). Cela suggère que ces comportements sont de bons indicateurs de la réactivité émotionnelle des chimpanzés même hors d'un contexte social.

1.4. L'étude des comportements dirigés vers soi et du stress physiologique

Une autre série d'études s'est attardée à valider la pertinence des CDS comme indicateurs de stress en tenant d'établir des corrélations significatives entre les taux d'hormones de stress, soit le cortisol dans l'urine, la salive ou les matières fécales en relation avec la fréquence de comportements dirigés vers soi (Higham et al. 2009; Mandalaywala et al. 2014 ; Pearson et al. 2015). Malgré tout, le lien entre les CDS et le stress physiologique semble complexe à bien définir et surtout, différent d'une espèce à l'autre.

1.4.1. Rythme cardiaque

L'étude de cas de Boccia et al. (1989) chez une femelle macaque à queue de cochon, a montré que la moyenne du rythme cardiaque durant les épisodes d'autotoilettage n'était pas différente de celle observée lors d'autres comportements, suggérant que cela n'avait pas d'influence sur leur état. Ainsi, il est possible que l'autotoilettage ne soit pas le comportement dirigé vers soi par excellence pour évaluer le lien avec le stress hormonal chez cette espèce de macaque.

1.4.2. Corrélation entre les CDS et les hormones de stress

L'étude d'Ellis et al. (2011) sur les mâles babouins olive se penche sur la relation entre les niveaux de glucocorticoïdes des matières fécales (FGC) et les CDS. D'après les résultats, il n'y aurait aucune corrélation entre les deux paramètres. Parallèlement, Higham et al. (2009) n'ont également trouvé aucune corrélation significative entre les valeurs moyennes de FGS et les changements de fréquence dans les CDS chez les femelles babouins olive.

1.4.3. Utilisation d'anxiolytique

L'étude de Schino et al. (1991) vient quant à elle confirmer un lien entre les CDS et l'anxiété. Les chercheurs ont utilisé du lorazepam, un anxiolytique, pour moduler la fréquence des comportements de grattements chez *M. fascicularis*. Avec une dose du produit, les individus surtout de rangs faibles, donc généralement plus sujets à l'anxiété, se grattaient moins (Schino et al. 1991).

1.4.4. Tâches cognitives

L'étude d'Elder et Menzel (2001) chez une femelle orang-outan cherche à évaluer le lien entre les comportements de frustration, incluant les grattements, et le niveau de cortisol dans la salive, dans un contexte de tâches à l'ordinateur générant de la frustration. Il a été montré que le niveau de cortisol durant la tâche de performance atteignait des niveaux inférieurs à celui de base, alors que les comportements de frustration ou de grattements augmentaient lors de la tâche plus frustrante (Elder et Menzel 2001). Cela pourrait suggérer que les primates peuvent exprimer des CDS en réponse à des situations frustrantes.

1.4.5. Facteurs socioécologiques

Ellis et al. (2011) ont aussi vérifié les relations entre les CDS, le cortisol et différentes situations telles qu'être victime d'agression ou être toiletté. Il n'y avait pas de relation entre les CDS ou les FGC et le temps passé à toiletter ou à être toiletté de même qu'être victime d'une agression. Cependant, les CDS diminuaient lorsque le nombre de temps passé avec une femelle comme voisine augmentait.

1.4.5.1. Surpopulation

Chez des babouins hamadryas, Pearson et al. (2015) infirment le lien entre les CDS et les niveaux de cortisol dans la salive. En effet, il semblerait que même si les niveaux de cortisol augmentaient en contexte de surpopulation, les CDS n'augmentaient pas. Le risque de comportements agonistiques entre les individus pourrait expliquer l'augmentation du niveau de cortisol. Concernant les CDS, les auteurs suggèrent qu'il ne s'agit pas de bons indicateurs de stress chez cette espèce. Toutefois, il pourrait être intéressant d'examiner l'influence de la pression de prédation dans ces situations de surpopulation, considérant qu'un plus grand groupe devrait diminuer la pression subie par les individus (voir la section Modèle socioécologique).

1.4.5.2. Comportement des petits

Mandalaywala et al. (2014) montre chez des petits macaques rhésus et leur mère qu'il n'y a aucune corrélation entre la fréquence des CDS et les vocalisations des petits de même qu'avec les niveaux de glucocorticoïdes fécaux. Toutefois, puisque les vocalisations de détresse de l'enfant augmentaient lorsqu'il était rejeté par la mère, cela indique qu'il s'agissait d'un événement pouvant causer de la détresse. Cette étude illustre encore une fois comment il est possible que les indicateurs comportementaux et physiologiques du stress soient dissociés.

1.4.6. Hypothèses justifiant l'absence de liens

Les auteurs présentés plus haut suggèrent de nombreuses explications afin de comprendre la complexité du lien entre les CDS et le cortisol ainsi que l'absence de corrélation dans certains cas. Elder et Menzel (2001) évoquent la possibilité qu'un sujet soit très réactif au niveau comportemental, mais très peu au niveau physiologique à travers l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien, expliquant la dissociation entre les deux. Ils expliquent qu'il avait été montré chez les enfants qu'il y a une grande variabilité interindividuelle suggérant qu'une forte réaction comportementale au stress en combinaison avec un faible taux de cortisol ou l'inverse est possible. De façon similaire, Higham et al. (2009) soulèvent qu'il y a une possibilité que les CDS soient liés à l'anxiété seulement (et non le stress) ou à des niveaux trop bas et potentiellement plus spontanés de stress qui ne se reflèteraient pas dans les niveaux de cortisol puisque leur augmentation ne serait pas assez prolongée et significative. Ensuite, il est possible

que les CDS augmentent l'activité de la médullosurrénale plutôt que celle dans le cortex surrénal, augmentant donc la production de catécholamines plutôt que de glucocorticoïdes empêchant les FGC de corrélérer avec les CDS (Higham et al. 2009).

Également, il y a la supposition que les CDS sont une stratégie efficace pour réduire la réponse physiologique au stress (Elder et Menzel 2011 ; Higham et al. 2009). En d'autres mots, cela expliquerait que l'on peut observer une diminution des taux de cortisol sans pour autant assister à une diminution de la fréquence des CDS. Une autre hypothèse suggérée est que les CDS rempliraient davantage une fonction hygiénique plutôt qu'ils soient associés à un état émotionnel quelconque (Duboscq et al. 2016 ; Higham et al. 2009). Une autre hypothèse alternative, concernant le toilettage social, vient Manson et Perry (2000) qui croient que le désir des primates de se faire toiletter les stimulerait à s'autotoiletter et se gratter.

Troisi et al. (1991) apporte une hypothèse supplémentaire intéressante suggérant, dans le cas de leur étude, que les mères très anxieuses ou pas du tout anxieuses montreraient moins de CDS, puisqu'elles vivraient rarement un conflit de motivation ou de l'incertitude, expliquant donc le manque de corrélation observé entre les CDS et les glucocorticoïdes. Celles qui sont très anxieuses ne pourront s'empêcher d'intervenir et ne feront donc pas face à un conflit interne. Ce qui fait en sorte qu'elles n'exprimeront pas davantage de CDS. Quant aux mères très calmes, elles interviendront tout simplement moins, sans avoir un conflit de motivation, n'influençant donc pas la fréquence des CDS. Ainsi, les mères modérément anxieuses seraient celles qui feraient face à un conflit de motivation : intervenir ou non, et seraient donc plus sujettes à exprimer des CDS. Dans ce cas, l'expression des CDS ne corrèlerait pas directement avec les niveaux de cortisol. D'une part, on s'attendrait à ce que les mères modérément anxieuses présentent des niveaux modérés de cortisol et des fréquences de CDS élevées, alors que de l'autre, les mères très anxieuses ou pas du tout anxieuses pourraient présenter respectivement des niveaux élevés ou faibles de cortisol, mais avec une fréquence plus basse de CDS dans les deux cas.

1.5. Le modèle socioécologique

Les différentes études présentées précédemment font état de certaines situations sociales et possiblement écologiques pouvant influencer les comportements dirigés vers soi et par association, le stress. Afin de mieux comprendre les différents facteurs de stress auxquels peuvent être soumis les primates et plus particulièrement les femelles, il importe de se tourner vers le modèle socioécologique de Sterck et al. (1997). D'un point de vue conceptuel, le modèle socioécologique fournit un cadre théorique pour l'étude de la formation des groupes et sert d'outil dans la compréhension de la socialité des primates et leur occupation du territoire en se basant sur différentes pressions de sélection auxquelles sont sujettes les femelles. Le modèle socioécologique prédit la façon dont les espèces vont s'organiser en se basant sur des facteurs écologiques tels que la distribution des ressources naturelles et la prédation, ainsi que sur des facteurs sociaux tels que l'évitement de l'infanticide et la saturation des habitats (Sterck et al. 1997). Cela va ensuite dicter les relations sociales entre les femelles (Sterck et al. 1997). Comme la force de ces pressions peut aller jusqu'à influencer la configuration des groupes, on peut supposer que ces facteurs socioécologiques représentent des éléments de stress et pourraient éventuellement se traduire par l'expression de davantage de comportements dirigés vers soi.

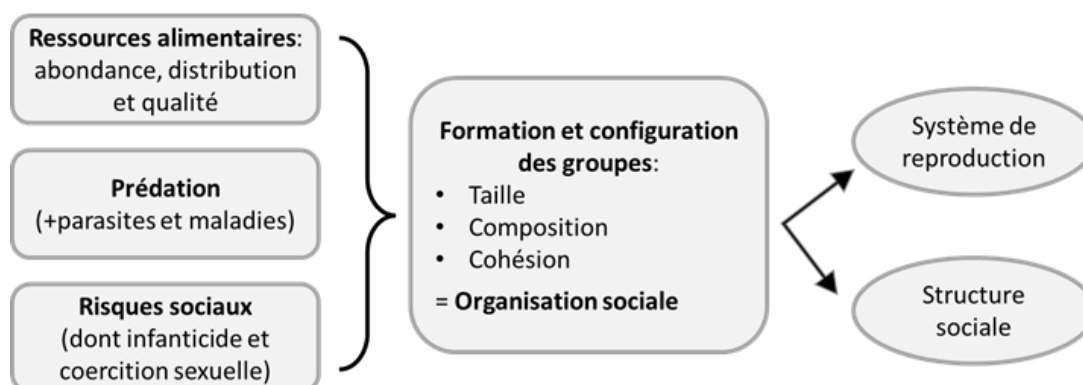
La dispersion, ou migration, passe surtout par la migration d'un sexe, ou plus rarement les deux, du groupe de naissance vers un nouveau groupe. Le sexe qui reste dans le groupe appelé philopatric et celui qui le quitte est théorisé par les modèles socioécologiques avec la femelle au cœur de cette théorie (Sterck et al. 1997; Koenig et al. 2013 ; Isbell et Young 2002). Ce type de mouvement des sexes va favoriser des relations et alliances entre les femelles selon si elles demeurent dans leur groupe de naissance avec leurs apparentées féminines ou non (Sterck et al. 1997). Ainsi, quatre tendances de regroupement des femelles ont été définies selon leur niveau de compétition intragroupe, intergroupe, leur philopatrie ou dispersion et le type de hiérarchie de dominance entre les femelles (Sterck et al. 1997) (figure 1). Ces quatre types sont : dispersion-égalitaire, résidente-égalitaire, résidente-népotiste et résidente-népotiste-tolérante (Sterck et al. 1997)

Figure 1. – Les quatre catégories sociales possibles des femelles selon la force de leur compétition, la philopatrie et leur hiérarchie de dominance. Tiré de Sterck et al. (1997), traduction libre.

Catégories sociales des femelles	Compétition intragroupe	Compétition intergroupe	Philopatrie femelle	Hiérarchie de dominance
Dispersion-égalitaire	Faible	Faible	Non	Égalitaire
Résidente-égalitaire	Faible	Forte	Oui	Égalitaire
Résidente-népotiste	Forte	Faible	Oui	Népotiste et despotique
Résidente-népotiste-tolérante	Forte (possiblement)	Forte	Oui	Népotiste, mais tolérante

Pour résumer, plusieurs pressions de sélection, visibles dans la figure 2, telles que la compétition alimentaire et la prédation ainsi que les facteurs de risque sociaux incluant le risque d’infanticide et de coercition poussent les espèces à adopter certaines organisations sociales (unimâle/multifemelles, multimâles/multifemelles, unifemelle/multimâles, etc.) et former des groupes de taille, de composition et de cohésion variables comme cela est illustré par Koenig et al. (2013). Ensuite, la formation des groupes va indiquer la structure sociale (la nature des relations) d’une part, puis le système de reproduction (monogamie, polygynie, promiscuité, etc.) de l’autre (Koenig et al. 2013).

Figure 2. – Schéma résumant le modèle socioécologique et ses différents facteurs socioécologiques influençant le système social des espèces. Adaptation et traduction libre, tirée de Koenig et al. (2013).



La vie en groupe est considérée être si avantageuse que sa seule limite correspond à ses coûts. Ainsi, chez les primates qui vivent en groupe, la taille des groupes est modulée par

différentes pressions de sélection et correspond à un compromis que détaille le modèle socioécologique de Sterck et al. (1997). Deux forces principales influent sur la formation des groupes : la prédation et la compétition alimentaire (Sterck et al. 1997). Il existe une taille de groupe optimale qui permet aux individus du groupe de bénéficier de la présence des autres sans pour autant devoir composer avec les désavantages d'un trop grand groupe. La taille optimale d'un groupe est le résultat d'un compromis entre la compétition alimentaire fixant la taille maximale viable et la pression de prédation imposant une taille minimale. Par conséquent, ces deux pressions écologiques, combinées à d'autres facteurs, modulent en partie la dispersion des femelles.

1.5.1. La compétition alimentaire

La compétition alimentaire est un de ces facteurs pouvant potentiellement causer du stress chez les femelles. Plus le groupe est grand, plus la compétition alimentaire est importante et donc la taille du groupe va généralement être limitée par la disponibilité des ressources nutritionnelles (Teichroeb et Sicotte 2009). Il existe deux types de compétition dépendamment de la nature et la distribution des ressources, soit la compétition de vitesse et la compétition agressive. La compétition de vitesse s'observe surtout lorsque les ressources alimentaires sont de moins grande valeur nutritive, qu'elles sont plutôt abondantes proportionnellement au nombre d'individus et qu'elles sont très réparties sur le territoire (Sterck et al. 1997). C'est la forme de compétition généralement observée pour les espèces folivores. La compétition agressive quant à elle concerne davantage les espèces se nourrissant de ressources dont l'accès peut être restreint aux autres étant donné leur nature plus limitée et isolée sur le territoire (Sterck et al. 1997).

La compétition de vitesse suit davantage le dicton « premier arrivé, premier servi » où la compétition passe par accéder au point de ressources en premier. Il s'agit donc d'une compétition indirecte où les individus en accédant aux ressources réduisent leur disponibilité pour les autres femelles qui passeront par la suite (Sterck et al. 1997; Isbell et Young 2002). D'ailleurs, de façon générale, ce type de compétition alimentaire va favoriser de plus petits groupes. En effet, un plus grand groupe devra franchir une plus grande distance journalière afin de combler ses besoins alimentaires, considérant qu'il épuise les ressources sur son passage (Sterck et al. 1997; Teichroeb

et Sicotte 2009). Même dans le cas où les ressources sont plus distantes et ne peuvent être épuisées, chaque individu devra augmenter son périmètre de recherche de nourriture ce qui aura comme conséquence d’empiéter sur celui des autres de sorte que chaque individu découvrira moins de nourriture et devra augmenter aussi sa distance journalière (Teichroeb et Sicotte 2009). Cette augmentation des déplacements journaliers avec une diminution progressive de l’apport nutritif peut mener à une dépense énergétique substantielle ne justifiant plus la formation et le maintien d’un grand groupe.

La compétition agressive, quant à elle, est marquée par un accès différentiel aux ressources. Généralement, cet accès passe par des comportements agonistiques ou alors repose sur les rangs de dominance établis permettant aux individus dominants un accès privilégié (Isbell et Young 2002 ; Sterck et al. 1997). Cette hiérarchie est nécessaire afin d’éviter les conflits entourant l’accès aux ressources de haute qualité (Wikberg et al. 2013).

Certaines pressions écologiques et sociales sont plus coûteuses pour les femelles que les mâles. C’est le cas de la compétition alimentaire où les femelles, d’un même groupe, peuvent entrer en compétition alimentaire les unes avec les autres en s’alimentant ensemble aux mêmes ressources. Autant dans la compétition de vitesse qu’agressive, la présence et la quantité d’autres individus peuvent amener les femelles à vivre un stress sachant que leur accès aux ressources alimentaires, que ce soit directement ou indirectement, peut être menacé ou moindre selon la taille du groupe. La possibilité qu’elles doivent franchir de plus grandes distances et donc dépenser davantage d’énergie sans nécessairement parvenir à combler ses besoins alimentaires peut devenir un stress important puisque leur apport calorique est essentiel à leur succès reproducteur. Les femelles doivent encaisser de grands coûts liés à la reproduction, la gestation et la lactation en plus de soutenir le développement de leur petit par la suite (Sterck et al. 1997). Cela va de même pour la compétition agressive où elles risquent d’être victimes de comportements agonistiques leur empêchant un accès optimal aux ressources. Par conséquent, l’accès à la nourriture est primordial pour les femelles, ce qui peut entraîner une compétition et de l’anxiété chez elles en présence d’un plus grand nombre d’individus. Par conséquent, la taille maximale des groupes est restreinte par la compétition alimentaire entre les individus afin de limiter cette compétition.

1.5.2. La pression de prédation

La pression de prédation est un second facteur pouvant peser sur les femelles et induire un état de stress. En effet, chez les espèces grégaires, les individus et les femelles vont avoir tendance à se réunir en plus grand groupe afin de se protéger des prédateurs (Sterck et al. 1997). La taille minimale du groupe est donc influencée par la pression de prédation. En effet, plus le groupe est grand, moins les individus sont susceptibles, statistiquement, d'être la proie choisie par le prédateur (effet de dilution) (Sterck et al. 1997). Également, dans certaines situations et chez certaines espèces, la présence de congénères permet une meilleure défense contre les prédateurs (Sterck et al. 1997). Finalement, l'agrégation permet une détection plus rapide et efficace des prédateurs en comparaison avec un plus petit groupe (Sterck et al. 1997). Plus précisément, un plus grand groupe permet généralement de mieux détecter les prédateurs puisque davantage d'individus sont vigilants, c'est-à-dire, plus d'individus scannent les environs à la recherche d'un potentiel prédateur. Cela est d'autant plus important pour les espèces où les comportements de vigilance sont incompatibles avec ceux de la recherche de nourriture et où les comportements de scans se traduisent par une diminution du temps accordé à la recherche visuelle de nourriture (Treeves 2002).

Parallèlement, il est possible que la femelle s'inquiète également de la sécurité de ses petits dans un plus petit groupe. Bien que les femelles et les mâles peuvent être sujets à la prédation, les jeunes primates peuvent représenter une cible plus vulnérable et être plus susceptibles d'être tués ou blessés dans un groupe de plus petite taille (van Schaik 1983 ; Teichroeb et Sicotte 2012). Par conséquent, il ne serait pas surprenant qu'une femelle ressente plus de stress en appartenant à un plus petit groupe ou qu'elle ne se trouve pas à proximité de congénères comme cela a été soulevé plus tôt.

1.5.3. Le risque d'infanticide et la présence des mâles

Une autre pression, de nature sociale, influence l'agrégation des femelles et il s'agit du risque d'infanticide. Le modèle socioécologique initial de Sterck et al. (1997), repris par la suite par Koenig et al. (2013) puis par Isbell et Young (2002), a été développé en réponse au modèle écologique précédent qui présentait certaines lacunes en ne considérant pas l'influence de

certaines composantes sociales telles que le risque d'infanticide dans le mouvement des femelles sur le territoire (Sterck et al. 1997; Saj et Sicotte 2007). Toutefois, comme le mentionnent Sterck et al. (1997), l'infanticide est également une pression favorisant le regroupement des femelles et par conséquent, la répartition des mâles.

Comme abordé plus tôt, les mères sont sujettes au stress associé au risque de l'infanticide qui représente une stratégie reproductive des mâles étudiée par Hrdy (1977) pesant sur les mères lorsque de nouveaux mâles arrivent dans le groupe (Teichroeb et Sicotte 2008 ; Teichroeb et al. 2012). Il est avantageux pour le ou les nouveaux mâles de tuer les petits qui ne partagent pas leur génétique afin que la mère redevienne sexuellement réceptive pour pouvoir se reproduire plus rapidement plutôt que d'attendre que le petit soit assez âgé, indépendant et sevré (Teichroeb et al. 2012; Hrdy 1997). D'ailleurs, comme l'explique Hrdy (1977), la position d'alpha temporairement acquise par un nouvel arrivant peut être courte et le mâle a avantage à agir rapidement s'il veut avoir une progéniture viable. En effet, attendre que les femelles redeviennent naturellement fertiles en laissant ses petits vieillir pour ensuite se reproduire avec elles prend plus de temps et en plus de laisser sa future progéniture à risque d'infanticide lors de nouveaux renversements susceptibles de se produire rapidement (Hrdy 1977). Dans tous les cas, l'infanticide réduit le succès reproducteur des femelles et dilapide tous les efforts investis par la mère (Teichroeb et al. 2013). Dans ce contexte, il est logique de penser que l'arrivée d'un nouveau mâle peut représenter une source de stress ou d'anxiété importante chez les femelles qui pourraient se traduire par des comportements dirigés vers soi, surtout pour celles ayant un nouveau-né non sevré. Même pour les femelles sans petits, la présence d'un mâle résident peut constituer une menace pour elles puisqu'elles ne sont pas à l'abri d'agressions (Maestriperi 1993).

Le modèle socioécologique de Sterck et al. (1997) présente aussi une explication sociale alternative suggérant que les attaques et le harcèlement des mâles envers les femelles seraient responsables de la formation de coalition et de groupes entre les femelles bien que chez certaines espèces, l'association avec un mâle demeure la meilleure protection contre le harcèlement des autres mâles. D'ailleurs, c'est pourquoi Koenig et al. (2013) intègre la coercition sexuelle comme un risque social influençant la composition et la formation des groupes (figure 2). Par conséquent,

on pourrait supposer, dans une certaine mesure, que les mâles, par leurs comportements coercitifs sexuels envers les femelles, représentent une source de stress pour elles.

Malgré tout, pour répondre à ce risque d'infanticide, les femelles ont quelques contre-stratégies telles que former des alliances entre femelles pour tenir tête à un mâle en particulier (Hrdy 1977). Également, bien qu'il soit difficile pour elles de complètement éviter l'infanticide, elles vont avoir tendance à s'accoupler avec les nouveaux mâles responsables des renversements, et ce même si elles ne sont pas fertiles à ce moment, dans l'objectif de confondre la paternité (Hrdy 1977). Après la naissance de l'enfant, comme cela a été observé chez les langurs étudiés par Hrdy (1977), une des stratégies est de s'associer avec un mâle pouvant être le père ou du moins exprimant une tolérance envers le petit. Cela passe parfois par la migration de la femelle hors de son groupe.

1.6. Pertinence

La plupart des études en primatologie s'intéressant aux comportements dirigés vers soi, donc cette réponse comportementale au stress, ont été réalisées chez des espèces de cercopithécinés terrestres, surtout des babouins ou des macaques (Tableau 1). Quelques autres études ont également été réalisées chez de grands singes notamment chez le chimpanzé et une chez l'orang-outan. Une seule étude a été faite chez une espèce arboricole et de plus petite taille. Ainsi, les résultats des études sont généralement similaires puisqu'elles s'intéressent aux mêmes espèces qui présentent des similarités au niveau de leur organisation sociale, leur mode de reproduction, de locomotion et de vie. Ces éléments peuvent grandement influencer l'expression des comportements dirigés vers soi. C'est pourquoi il demeure important d'examiner ces indicateurs comportementaux de stress chez une plus grande variété d'espèces puisqu'il est possible que certains CDS soient de bons indicateurs de stress chez une espèce, mais pas chez une autre, et qu'ils varient selon les contextes. Il est également probable que dans une certaine mesure, les CDS remplissent des fonctions hygiéniques en plus de sociales selon les espèces, comme vu dans la section sur les différentes hypothèses. Ainsi, il demeure important et pertinent d'étudier les CDS chez une variété d'espèces et dans une multitude de situations.

De plus, un peu plus de la moitié des études se déroulent en contexte expérimental ou en captivité où le stress est produit artificiellement (Tableau 1), que ce soit par les chercheurs ou

l'environnement en soi, et ne peut donc pas rendre compte fidèlement des CDS tels qu'ils seraient exprimés en milieu naturel (Schino et al. 1988; Baker et Aureli 1997). Cette attention portée à la distinction entre les milieux naturels et les milieux expérimentaux ou captifs est due à l'influence du milieu sur l'expression des comportements naturels. Les études en contexte naturel sont très utiles puisque comme le mentionnent Castles et Whiten (1998, 150), certains des comportements dirigés vers soi qui peuvent être observés dans un environnement de captivité sont en réalité des produits de cet environnement même. Il est donc essentiel d'étudier ces comportements en milieu naturel lorsqu'ils sont générés par des éléments socioécologiques de leur quotidien. Les études en contexte naturel, quant à elles, reposent la plupart du temps sur de petits échantillons. Les conclusions des différentes études sont parfois paradoxales et le lien entre les deux types de réponses, comportementales et physiologiques, reste incompris. En primatologie et en éthologie, on ne peut généraliser la conclusion de certaines études à l'ensemble des espèces d'un ordre, ici les primates. L'ordre des primates est vaste et les espèces sont très variées en ce qui a trait leur mode de locomotion, leur organisation sociale, leur mode de reproduction, leur alimentation et leur habitat entre autres. Ce sont toutes des variables pouvant mener à un registre comportemental différent et des stress divers d'une espèce à l'autre. Ainsi, il demeure pertinent d'approfondir les connaissances entourant le lien entre les réponses comportementales de stress et les différentes pressions sociales et écologiques en milieu naturel.

Ensuite, la majorité des études sur les comportements dirigés vers soi, même celles en contexte naturel, s'attardent à évaluer la fréquence de CDS face à des événements ponctuels et spontanés (artificiels ou non) tels qu'un conflit ou une intervention expérimentale pouvant causer un stress. Les chercheurs vont comparer ces fréquences avant et après l'événement en tentant parfois de trouver une corrélation avec l'hormone de stress du cortisol. Toutefois, peu d'études semblent chercher à comprendre les CDS autrement qu'à court terme ou en réaction à un événement spontané. Or, en plus des événements plus rares tels que l'arrivée d'un nouveau mâle par exemple, plusieurs éléments de la vie quotidienne et types d'interactions peuvent susciter du stress et demeurer un facteur de stress sur une longue période. Ainsi, même si certaines recherches ne trouvent pas d'augmentation significative de CDS lors de situations très spécifiques où quelque chose survient, il est probable que sur une longue période, en comparant les

fréquences de CDS des femelles se trouvant des situations différentes, par exemple dans un groupe de taille différente, une certaine tendance se dégage. Connaissant les effets néfastes du stress à long terme sur l'organisme, il devient pertinent de mieux documenter le savoir entourant le stress chez les primates non humains.

Finalement, le modèle socioécologique de Sterck et al. (1997), expliqué plus haut, renseigne sur les différentes pressions écologiques et sociales influençant la formation des groupes telles que la prédation, la compétition alimentaire et les stratégies reproductives des mâles telles que l'infanticide. Comme le coût de ces pressions sont plus élevées chez les femelles, il est pertinent d'évaluer la façon dont cela peut les affecter sur le plan comportemental en générant davantage ou moins de stress chez elles. Il est aussi intéressant d'évaluer si cela peut s'exprimer par une augmentation des comportements dirigés vers soi, et éventuellement, si cela peut affecter la formation des groupes par leur décision de migrer vers un autre groupe. Il est logique de croire que voulant éviter certaines pressions associées à la vie en groupe, ces dernières influencent la configuration des groupes.

Pour résumer, il existe une lacune dans la littérature pouvant être comblé par une espèce évoluant en nature et n'étant idéalement pas une espèce de cercopithécins terrestres. De plus, des données longitudinales permettraient de répondre à certaines questions auxquelles les études s'intéressant aux stress ponctuels ne peuvent répondre.

1.7. Objectifs et prédictions

Afin d'identifier les pressions liées à la vie en groupe qui peuvent mener à du stress, je devrai investiguer si les comportements dirigés vers soi varient d'une femelle à l'autre selon différents facteurs de stress potentiels. La présente étude se basera sur une espèce de colobinés arboricoles, les colobes magistrats ou colobes noir et blanc (*Colobus vellerosus*), à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary, Ghana, afin de combler les lacunes dans la littérature sur les CDS. Une population évoluant en contexte naturel, donc pouvant témoigner de facteurs de stress naturels, est toute désignée. Des données longitudinales sont disponibles sur les femelles de cette population, que ce soient des données démographiques ou comportementales, permettant l'étude des différents facteurs de stress agissant sur plusieurs mois voire années.

Cette étude a deux objectifs principaux complémentaires. Le premier est de comprendre la façon dont les comportements dirigés vers soi, associés au stress chez certaines espèces, varient ou non selon différentes pressions sociales et écologiques chez l'espèce à l'étude. Par exemple, il sera possible de vérifier si certaines situations que l'on assume être stressantes telles que les renversements par les mâles, les comportements sexuels ou encore la taille du groupe ont un effet sur la manifestation des comportements dirigés vers soi et donc, sur le stress vécu par les femelles. Ensuite, cette étude vise à identifier les éléments de la vie en groupe qui génèrent davantage de stress aux femelles à long terme. En effet, il sera possible d'étudier la façon dont les CDS s'expriment à long terme, sur plusieurs mois voire plusieurs années et non seulement lors d'événements sporadiques.

Quatre hypothèses, basées chacune sur une pression ou un facteur de stress externe, ont été développées dans le but d'expliquer les variations pouvant être observées dans l'expression des CDS chez *C. vellerosus*. Ainsi, l'objectif est d'étudier la façon dont les comportements dirigés vers soi (variables dépendantes) varient selon le nombre d'individus dans le groupe, le nombre de mâles, la présence de renversements ainsi que l'expression de comportements sexuels et reproducteurs (variables indépendantes).

La première hypothèse est celle de la compétition alimentaire suggérant que l'intensité de cette compétition devrait augmenter en fonction du nombre d'individus dans le groupe. Par conséquent, la prédiction est que les individus devraient produire plus de comportements dirigés vers soi lorsqu'il y a plus d'individus dans le groupe qui rivalisent pour les mêmes ressources nutritionnelles limitées (Sterck et al. 1997; Isbell et Young 2002).

De l'autre côté, la seconde hypothèse prédit l'inverse de la première. En effet, celle-ci concerne la prédation et prédit que l'intensité de cette pression devrait augmenter lorsque le nombre d'individus total diminue dans le groupe. Ainsi, les individus devraient exprimer davantage de CDS lorsque la taille du groupe est plus petite. Cette hypothèse revient sur les concepts vus dans le modèle socioécologique. Généralement, plus le groupe est grand, meilleure est la détection des prédateurs. Également, plus il y a d'individus, plus les chances d'être la proie sont réduites ce que l'on nomme l'effet de dilution (Sterck et al. 1997; Teichroeb et Sicotte 2012).

La troisième hypothèse correspond à une pression de nature sociale, soit le risque d'infanticide (Koenig et al. 2013). Ce risque devrait augmenter en fonction du nombre de mâles adultes dans le groupe puisqu'il n'est pas rare de voir les relations de dominance contestées par l'arrivée de nouveaux mâles dans les groupes multimâles chez *C. vellerosus* (Teichroeb et al. 2012; Teichroeb et al. 2014). De plus, plusieurs situations peuvent mener à des infanticides telles que des luttes pour le statut de mâle alpha ou encore lors de l'arrivée de nouveaux mâles dans un groupe composé de mâles résidents menant à un renversement de pouvoir (Teichroeb et al. 2012). Il est donc prédit que la fréquence des comportements dirigés vers soi augmentera lorsque davantage de mâles seront présents dans le groupe et que de renversements auront lieu.

Finalement, la dernière hypothèse se tourne vers la pression de copulation subie par les femelles. Son intensité devrait augmenter lors de la reproduction ou plus précisément, lorsque les femelles adoptent des comportements sexuels ou sont en œstrus indiquant qu'elles sont sexuellement réceptives et en ovulation. Durant cette période, les mâles peuvent exprimer des comportements agressifs envers les femelles, les attaquer et éventuellement à se montrer coercitifs envers elles en plus d'instaurer un climat d'incertitude et d'imprévisibilité sociale pouvant contribuer au stress chez la femelle (Baniel et al. 2017; Muller 2007 ; Sclafani et al. 2012). Pour cette hypothèse, la prédiction est que les comportements dirigés vers soi des femelles devraient augmenter lorsque les femelles expriment davantage de comportements sexuels.

Chapitre 2 – Méthodologie

2.1. Site et espèce à l'étude

2.1.1. Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary

Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary (BFMS) se trouve dans la région de Brong-Ahafo au Ghana, en Afrique de l'Ouest. BFMS est un site comprenant 1,92 km² de forêt sèche semi-décidue, c'est-à-dire que la végétation y perd partiellement ses feuilles (Wong et Sicotte 2006). Ce site est relativement isolé des autres forêts de la région et seulement quelques ilots forestiers sont présents dans les environs variant de 0,03 km² à 0,55 km² et sont principalement séparés de BFMS par des fermes agricoles (Wong et Sicotte, 2006). On y retrouve deux espèces de primates diurnes, soit celle d'intérêt pour l'étude, *Colobus vellerosus*, ou les colobes magistrats ou les colobes noir et blanc, ainsi que *Cercopithecus campbelli lowei*, les cercopithèques de Lowe (Bădescu 2011). *C. vellerosus* se retrouve dans la forêt de BFMS, mais également dans les petites concentrations forestières autour (Wong et Sicotte 2006). En 2006, d'après le recensement de Wong et Sicotte (2006, 470), la population de colobes magistrats à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary était estimée entre 217 à 241 individus. La taille des groupes est très variable, pouvant se situer entre 9 à 38 individus et le nombre de groupes est d'approximativement 21 en incluant les primates présents dans les ilots forestiers en plus de ceux vivant dans la forêt de BFMS (Wong et Sicotte 2006). BFMS est un site de recherche actif depuis le début des années 2000 et jusqu'à aujourd'hui (Teichroeb et al. 2003; Saj et Sicotte 2005; Wong et Sicotte 2006; Saj et Sicotte 2007; Teichroeb et Sicotte 2008; Teichroeb et al. 2009; Teichroeb et Sicotte 2010; Bădescu 2011; Teichroeb et Sicotte 2012; Teichroeb et al. 2014; Bădescu et al. 2016; Sicotte et al. 2017; Wikberg 2020).

Les traditions de la population locale aident à la conservation de cette espèce étant donné la présence d'un tabou entourant la chasse des colobes noir et blanc datant des années 1830 (Saj et al. 2005). Ce tabou culturel prend racine dans les légendes locales entourant le mythe de fondation des villages de Boabeng et de Fiema qui racontent l'intervention de divinités faisant la

demande aux villageois de protéger ces primates qui leur apporteraient bonne fortune (Saj et al. 2005). Cela a d'ailleurs grandement contribué à la croissance de leur population jusque dans les années 1970 où les membres d'une secte chrétienne s'étant installée sur les lieux s'est adonné au massacre des colobes afin de se dissocier des traditions locales (Saj et al. 2005). Rapidement, la population locale a fait appel aux autorités afin de protéger les colobes diminuant drastiquement en nombre (Saj et al. 2005). Désormais, leur chasse est interdite et ils sont protégés par la loi ghanéenne par le biais de la présence d'officiers sur le terrain (Wong et Sicotte 2006).

2.1.2. *Colobus vellerosus*

Colobus vellerosus, selon la classification du modèle socioécologique de Sterck et al. (1997), s'apparente davantage au type résident-égalitaire, c'est-à-dire que les femelles demeurent généralement dans leur groupe natal alors que les mâles migrent. Toutefois, on remarque en réalité que les colobes présentent plutôt une dispersion bisexuelle puisque les femelles peuvent également migrer vers d'autres groupes au cours de leur vie (Bădescu 2011 ; Wikberg et al. 2012). En effet, bien que la dispersion soit principalement masculine, l'étude de Wikberg et al. (2012) chez *C. vellerosus* montre que seulement environ la moitié des femelles demeurent dans leur groupe de naissance. D'ailleurs, alors que certains groupes sont composés en grande partie de femelles philopatriques, d'autres sont presque entièrement constitués de femelles immigrantes ou d'un nombre presque équivalent de femelles philopatriques et immigrantes (Wikberg et al. 2012). Puisque leur migration passe souvent par la fission de groupes ou la migration en parallèle, on constate sans surprise que, malgré les événements de dispersion, les femelles se retrouvent dans les mêmes groupes que certaines de leurs proches parentes et maintiennent donc ces liens de parenté, similaires à ceux des groupes de femelles philopatriques (Wikberg et al. 2012). Cela n'est pas toujours forcément le cas puisque certaines femelles migrent seules et ne sont pas parentes avec leur nouveau groupe (Wikberg et al. 2012).

Les colobes noir et blanc sont une espèce au sein de laquelle très peu de compétition intragroupe existe alors que les contacts intergroupes, généralement initiés et menés par les mâles, sont davantage marqués par la compétition et l'agressivité (Teichroeb et Sicotte 2008).

Entre les femelles, les liens hiérarchiques et la dominance sont plus complexes. En effet, on retrouve dans plusieurs groupes des hiérarchies de dominances très faibles, caractéristiques des espèces de primates égalitaires (Wikberg et al. 2013). Toutefois, pour d'autres groupes à BFMS, ce sont plutôt des hiérarchies de dominance marquées qui sont observées se rapprochant des espèces davantage despotiques (Wikberg et al. 2013). Ainsi, on retrouve chez cette espèce une variété d'expressions de la dominance qui peut s'illustrer par une linéarité des hiérarchies marquées avec des taux de comportements agonistiques notables et une stabilité durable de la hiérarchie ou par une linéarité plus faible de la hiérarchie avec moins de comportements agressifs (Wikberg et al. 2013). Cela pourrait en partie s'expliquer par le régime alimentaire et la compétition pour les ressources nutritionnelles (Wikberg et al. 2013).

Les colobes magistrats ont un régime folivore composé en grande partie de jeunes feuilles, de feuilles matures, puis dans de moindres proportions, de graines et leurs cosses, de fruits non mûrs, de fleurs et de bourgeons (Teichroeb et Sicotte 2008). Ils sont majoritairement arboricoles en plus d'être diurnes (Bădescu 2011). *C. vellerosus*, vu son régime folivore, se livre à la compétition alimentaire de vitesse où généralement, le premier arrivé sera le premier à se nourrir (Saj et Sicotte 2007). Cela s'observe habituellement lorsque la nourriture est répartie de façon plutôt uniforme sur le territoire, comme c'est le cas pour les feuilles (Saj et Sicotte 2007). Toutefois, les colobes ne se contentent pas que de ce type de nourriture et certains groupes vont se tourner vers des ressources alimentaires plus recherchées et/ou plus concentrées en créant par le fait même une forme de compétition alimentaire plus agressive qui favorise les individus dominants (Wikberg et al. 2013). D'ailleurs, Wikberg et al. (2013) soulèvent cette explication dans le but de justifier la présence de hiérarchies de dominances entre les femelles chez certains groupes de *C. vellerosus*.

Plusieurs types d'organisations sociales caractérisent cette espèce soit unimâle/multifemelle et multimâle/multifemelle (Bădescu 2011 ; Saj 2007). Il n'est pas rare également d'observer des mâles solitaires voire des groupes uniquement composés de mâles (Teichroeb et Sicotte 2008). Par conséquent, il est possible d'assister à des renversements de contrôle (takeover) par les mâles lorsqu'un ou des mâles migrent dans un groupe comprenant des femelles et quelques mâles (Teichroeb et Sicotte 2008). D'ailleurs, c'est souvent lors de ces

événements que des infanticides peuvent se produire ainsi que lors des contacts intergroupes (Teichroeb et Sicotte 2008). L'infanticide par les mâles à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary est un phénomène bien documenté et représente une menace pour les mères et leurs petits (Teichroeb et Sicotte 2008 ; Teichroeb et al. 2012). Pour *C. vellerosus* à BFMS, l'infanticide peut s'expliquer par l'hypothèse de la sélection sexuelle, c'est-à-dire que l'infanticide par les mâles leur est adaptatif puisqu'il permet d'augmenter le succès reproducteur des mâles comme cela a été détaillé dans le premier chapitre (Teichroeb et Sicotte 2008; Hrdy 1977).

Bien que l'intervalle entre les naissances pour les colobes magistrats ne soit pas clairement établi, il est estimé par Vayro et al. (2016) à 17,75 mois en moyenne (variant de 8 à 20,75 mois) pour les femelles dont les petits ont survécu au sevrage (n=11) alors qu'il se trouve autour de 11,89 mois (variant de 8 à 18,5 mois) dans les cas où le petit est mort (n=9). La durée de la lactation, quant à elle, d'après l'étude de Crotty (2016) s'étend de 39,3 semaines (9mois) à 67,4 semaines (15,5 mois) avec une moyenne de 56,4 semaines (12,97mois), en retirant la donnée aberrante tel que fait par Crotty. De plus, chez cette espèce, les naissances et la reproduction ne sont pas concentrées lors d'une saison et peuvent donc se produire tout au long de l'année (Teichroeb et Sicotte 2008). On estime la durée de la gestation à près de six mois (Teichroeb et Sicotte 2008 ; Vayro et al. 2016). Un trait particulier chez les petits des colobes magistrats est leur pelage natal. En effet, les petits naissent avec un pelage blanc très distinctif des individus plus âgés qui tranquillement change et tend vers le noir et blanc caractéristique de l'espèce en passant par un gris transitoire (Brent et al. 2008 ; Bădescu 2011 ; Bădescu et al. 2016).

2.2. Sujets et groupes à l'étude

La collecte de données qui s'est échelonnée sur plusieurs saisons de terrain a fourni des données comportementales de 64 femelles adultes qui sont réparties en dix groupes de taille variable. La taille et la composition de ces groupes sont présentées dans le tableau 1. Il faut noter que le nombre d'individus total ne comprend pas les petits. On retrouve dans cette catégorie les adultes mâles et femelles, les subadultes mâles et femelles et les juvéniles mâles et femelles. Les fluctuations observées dans le nombre d'individus par groupe et les nombres totaux pour chacun des sexes sont principalement dues aux mouvements de migrations d'un groupe à l'autre ainsi

qu'à l'intégration dans le total des subadultes devenus adultes au cours de la collecte. Comme cela sera davantage détaillé dans la section suivante, puisque les périodes de collecte de données s'étendent de 2004 à 2009 puis en 2019, les dix groupes et les 64 femelles n'ont pas été observés durant chacune des saisons de terrain.

Tableau 2. – Taille et composition des groupes de Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary à l'étude

Nom	Taille du groupe	Nombre de mâles adultes	Nombre de femelles adultes
B2	13-15	1-3	4
BO	13-15	1	8
BS	7-15	1	4-6
DA	18-26	2-9	5-12
NP	7-11	1	4-5
OD	11-26	1-6	5-6
RT	8-22	1-3	5-7
SP	9-26	1	3-4
WT	12-13	1	4
WW	12-31	1-10	4,5-11

Les 64 femelles ainsi que les autres individus du groupe sont identifiables par les chercheurs qui arrivent à les distinguer à l'aide de traits physiques tels que des cicatrices, la forme des sourcils, l'apparence et la forme que prend le pelage facial et celui sur la tête qui varie d'un individu à l'autre. Les profils démographiques des groupes sont connus notamment grâce au long historique de recherches effectuées à BFMS ainsi qu'à plusieurs recensements.

2.3. Collecte des données

Les données ont été collectées lors de trois saisons d'observation différentes réalisées par trois primatologues différentes. La première série de données, qui proviennent des saisons de 2004 à 2005, a été collectée par Dr. Julie Teichroeb (Département d'anthropologie, University of Toronto at Scarborough). Plus précisément, on retrouve des données pour la saison de terrain de juillet 2004 à novembre 2004 et de janvier 2005 à août 2005. À ce moment, les observations comportementales ont été faites sur quatre groupes, soit B2, DA, RT et WW et sur 22 des 64 femelles. Ensuite, la deuxième série de données provient des saisons de terrain de Dr. Eva Wikberg (Département d'anthropologie, University of Texas at San Antonio) et couvre juin 2006 à août 2006, mai 2007 à août 2007 et mai 2008 jusqu'à juin 2009. Ces données concernent huit

groupes qui sont BO, BS DA, NP, OD, RT, SP et WW et touchent 53 des 64 femelles. Finalement, la dernière série de données, beaucoup plus récente, fournie par Allyson King (candidate au doctorat, département d'anthropologie et d'archéologie, University of Calgary) regroupe une saison de terrain des mois d'août 2019 à novembre 2019. Cette série se concentre sur trois groupes : SP, WT et WW ainsi que sur 10 des 64 femelles. Ces 10 femelles n'avaient pas été observées préalablement par les deux autres chercheuses. Ainsi, parmi les 64 femelles, on en dénombre 43 qui n'ont été observées que durant une seule saison d'observation, alors que 21 femelles ont été observées durant plusieurs saisons de terrain. Seulement une femelle a été exclusivement observée par Teichroeb, 32 exclusivement par Wikberg et 10 pour King, ce qui correspond à l'ensemble de son échantillon. Ainsi, les 21 femelles ayant été échantillonnées plus d'une saison l'ont été par Teichroeb et Wikberg.

2.3.1. Méthodes d'observation

En ce qui concerne les méthodes d'observation, les comportements dirigés vers soi (CDS) ont été notés par le biais de l'observation focale centrée sur le sujet, une méthode d'observation répandue en éthologie, soit celle d'Altmann (1974). Cette méthode est utilisée dans de nombreux travaux en primatologie dont ceux de Teichroeb et Wikberg (Teichroeb et Sicotte 2008 ; Teichroeb et al. 2012). L'observation centrée sur le sujet (focal animal sampling) consiste à suivre physiquement un individu du groupe pendant un nombre de temps défini, souvent par période de dix minutes comme c'est le cas pour les travaux mentionnés précédemment, et à noter les comportements produits par le sujet. Il faut aussi noter que d'autres éléments peuvent être enregistrés comme l'identité des congénères à proximité, leur proximité en mètres, le comportement d'autres individus en interaction avec le sujet principal et tout autre élément jugé pertinent se rapprochant ainsi davantage de la méthode *ad libitum* qui se caractérise par la prise en note de tout comportement ou événement important (Altmann 1974).

Bien que la collecte de données de ces chercheuses ayant des sujets de recherche variés ne se concentrait pas uniquement sur les comportements dirigés vers soi, les CDS font partie des données enregistrées malgré tout. Chaque femelle n'a pas été observée de manière égale à travers les saisons de terrain puisque certains groupes et certaines femelles n'étaient pas

forcément d'intérêt pour certaines des chercheuses au moment de leur collecte. Cela va aussi sans dire que certaines femelles n'étaient pas encore nées au début des observations, et certaines décédées lors de la dernière saison d'observation.

Les observations comportementales effectuées sur les femelles, toutes observatrices confondues, représentent un total de 1072,45 heures d'observation avec une moyenne de 107,24h par groupe (Écart-type (E.T.) : 60,91h), avec un minimum de 20,56 heures pour le groupe RT et un maximum de 209,61h pour le groupe WT. Chaque femelle a été observée en moyenne 16,76 heures (E.T. : 9,27; Min. 1,34 ; Max. 34,72).

2.3.2. Définitions et variables à l'étude

Trois comportements dirigés vers soi (CDS) ont été sélectionnés parmi les comportements observés pour cette étude. Ensuite, trois variables ont été retenues parmi les différentes données colligées dans l'objectif de répondre à nos hypothèses en identifiant les facteurs pouvant faire varier les taux des comportements dirigés vers soi. Il s'agit du nombre d'individus total dans le groupe, le nombre de mâles en relation avec les renversements par les mâles ainsi que l'occurrence de comportements sexuels des femelles.

2.3.2.1. Les comportements dirigés vers soi (variables dépendantes)

Concernant les CDS, il s'agit du comportement de grattements, d'autotoilettage ainsi que de bâillements. Ces comportements sont définis dans l'étude de Schino et al. (1988) qui marque les débuts de l'étude des CDS chez les primates. Les grattements sont définis comme des mouvements, normalement répétés, de la main ou du pied durant lesquels le bout des doigts ou des pieds passe au travers de la fourrure généralement de façon plus brève et rapide que pour le toilettage et peut être moins délibéré. L'autotoilettage correspond à faire du « picking » et à broser lentement la fourrure avec les mains en portant possiblement plus attention aux poils en les regardant durant le mouvement. Les bâillements représentent une grande ouverture de la bouche qui dure plusieurs secondes, similairement à ce qui est observé chez l'humain, et où les dents sont visibles (Schino et al. 1988, 45). Concernant les comportements de toilettage, les mouvements moteurs possibles sont nombreux et peuvent être précisés lors de la collecte des données comportementales. Par exemple, l'individu peut caresser sa fourrure avec la main,

gratter ou lécher (Boccia et al. 1989, 668). La présente étude ne s'attarde toutefois pas aux subtilités des mouvements du toilettage. Ces trois comportements ont été choisis notamment parce qu'ils avaient été systématiquement observés par les trois observatrices desquelles proviennent les données. Également, ces trois comportements plutôt simples à observer évitent d'introduire une trop grande variation entre les observateurs pouvant mener à des résultats erronés en regroupant par erreur dans la même catégorie l'observation de comportements très légèrement différents. Aussi, même si Schino et al. (1988) intègrent le comportement de secouement dans les CDS, un peu à l'image du chien secouant sa fourrure, il a été laissé de côté ici puisqu'il n'avait pas été systématiquement noté par toutes les observatrices. C'est également le cas du comportement d'ouverture de la bouche sans fonction agonistique et n'étant pas dirigé vers un congénère. Ce dernier n'avait pas été observé par toutes les chercheuses et lorsque c'était le cas, il était ardu de distinguer si ce comportement était réellement dirigé vers soi plutôt que dirigé vers un congénère. Toutefois, observés de façon systématique, ces comportements pourraient faire l'objet d'une étude reprenant les mêmes hypothèses.

2.3.2.2. Les trois variables indépendantes

Le nombre d'individus

Les données démographiques telles que le nombre de mâles, le nombre de femelles et le nombre d'individus total proviennent en partie de recensements effectués. BFMS est un lieu de recherche depuis plusieurs années et les groupes sont donc étudiés depuis longtemps ce qui fait en sorte que leur composition est bien connue de même que les changements démographiques. Ces données sont également faciles d'accès et partagées entre les chercheuses.

Comme la taille des groupes fluctue tout au long des périodes d'observation et entre les groupes, cela en fait potentiellement une variable pertinente qui permettra de voir si ces variations concordent avec celles observées dans les comportements dirigés vers soi. Dans le cadre des analyses, le nombre total d'individus dans le groupe ne comprend que les juvéniles, les subadultes ainsi que les adultes puisque ce sont eux qui sont en compétition pour les mêmes ressources alimentaires, et non les petits qui ne sont pas encore complètement sevrés du lait maternel.

La taille des groupes varie grandement d'une saison d'observation à l'autre, voire d'un mois à l'autre. La moyenne générale du nombre d'individus est de 16,06 (E.T : 5,61 ; Min. 7 ; Max. 21; Tableau 2). En moyenne, le groupe le plus nombreux est WW avec une moyenne de 23,1 individus (E.T : 4,2 ; Min. 12 ; Max. 31) et le plus petit groupe est NP avec 9 individus en moyenne (E.T : 1,4 ; Min. 7 ; Max. 11).

Le nombre de mâles et les renversements

La deuxième variable indépendante intègre la relation entre le nombre de mâles et les renversements par les mâles dans un groupe appelé aussi le remplacement du mâle alpha. Plus précisément, les renversements correspondent à l'arrivée d'un ou plusieurs nouveau(x) mâle(s) dans un groupe qui mène à l'éviction de mâle(s) résident(s) (Sicotte et al. 2017). Ces nouveaux mâles proviennent généralement d'un groupe multimâle/multifemelle, d'un groupe uniquement composé de mâles ou d'aucun groupe. Lors d'un tel événement, le mâle adulte en place se voit être remplacé par ce ou ces nouveaux mâles, ce qui s'accompagne fréquemment de comportements agonistiques et de conflits. De plus, dans le cadre de cette étude, l'instabilité observée au sein d'un groupe par le biais de conflits et de luttes entre les mâles possiblement pour l'accès au statut d'alpha, a été enregistrée comme un renversement. Dans tous les cas, il s'agit d'instabilité au sein de la hiérarchie masculine du groupe pouvant avoir des effets sur la dynamique sociale du groupe. Tout cela est compris sous le terme de renversement. Le nombre de mâles, tout comme le nombre d'individus total, était une donnée fournie par les autres chercheuses directement dans leur fichier de données ou via le recensement.

Les données concernant les renversements par les mâles ont été d'abord compilées sous la forme de présent ou absent. Pour certains mois, ils ont été intégrés sous forme de commentaires dans le fichier indiquant par exemple qu'il y avait eu des confrontations entre deux mâles du groupe ou une lutte pour le statut d'alpha. Ce type d'informations peut être enregistré lors de l'observation focale ou de manière *ad libitum*.

Le nombre de mâles varie également d'une saison à l'autre et d'un mois à l'autre de sorte que certains groupes contiennent parfois un seul mâle et parfois jusqu'à 10 mâles (Tableau 2). C'est d'ailleurs le cas du groupe WW qui atteint un nombre de 10 mâles (Moyenne : 4,2 ; E.T :

2,7 ; Intervalle : 1 à 10). À l'opposé, certains groupes ont conservé une moyenne d'un mâle tout au long des périodes d'observation, plus fidèle à l'organisation sociale de type unimâle/multifemelles. C'est le cas pour cinq des dix groupes, soit BO, BS, NP, SP et WT. Pour tous les groupes, en moyenne, il y avait 2,47 mâles par groupe (E.T : 2,06 ; Intervalle : 1 à 10).

Les comportements sexuels

La troisième variable correspond aux comportements sexuels des femelles. Dans cette catégorie, presque tous les comportements de nature sexuelle sont compris. Cela inclut les tentatives de monter (attempted mount), l'action de monter, l'action de monter en combinaison avec des mouvements de bassins, l'arrêt du mouvement du bassin mais sans démonter, la résistance à la monte, démonter (dismount), la fin d'une relation sexuelle qui a été remplacée éventuellement par l'observation de l'éjaculation, le « sex grin », l'inspection de l'aire anogénitale, le reniflement de l'aire anogénitale ainsi que le contact avec les hanches. Le comportement associé à l'observation de la copulation entre d'autres individus ou à la présence de la femelle lors de rapports entre congénères n'ont pas été retenus étant donné le rôle passif de la femelle. Également, pour se qualifier dans la présente étude, ces comportements devaient impérativement comprendre un mâle et une femelle rejetant ainsi les quelques cas de comportements sexuels entre deux femelles.

Ces comportements ont pu être observés lors de l'observation centrée sur la femelle précisément ou sur un autre individu. Il est possible que la femelle ait entrepris un comportement sexuel avec un mâle qui lui était le sujet d'observation. C'est d'ailleurs ce qui s'est produit pour certaines femelles lors de la compilation de données où il m'a été possible d'identifier lesquelles des femelles avaient présenté ce type de comportement durant les mois d'intérêt, bien qu'elles n'étaient pas au cœur de l'observation. Les comportements sexuels des femelles ont été notés comme présents ou absents pour chacun des mois d'observation.

Également, les copulations non observées directement, par exemple lorsqu'elles se produisent à l'extérieur des heures d'observation, mais qui ont mené à la naissance d'un petit ont été notées. En effet, une simple opération permet d'identifier les mois où de tels comportements se sont produits. En reculant de six mois à partir du mois de naissance connu d'un petit, il est

possible de trouver le mois où la femelle s'est nécessairement accouplée. L'exercice a été fait pour chacun des petits des femelles à l'étude, sauf pour les femelles de la saison de 2019. Les données sur les comportements sexuels des femelles ne sont pas disponibles pour la saison d'observation de 2019 ainsi que pour le mois de mai 2009 et juin 2009. Par conséquent, il a été considéré qu'il s'agissait de valeurs manquantes et aucune donnée n'est inscrite pour les femelles concernées. Ensuite, on note que 12 femelles n'ont pas présenté de comportements sexuels durant les périodes d'observations alors que les autres femelles, soit 42, ont présenté ce type de comportements.

2.3.3. Acquisition et compilation des données

Les trois chercheuses, Dr. Eva Wikberg, Dr. Julie Teichroeb et Allyson King, ont été sollicitées au début du projet dans l'optique de bâtir une base de données suffisamment grande, autant en ce qui a trait au nombre de femelles concernées qu'au nombre d'observations. Cela a permis la compilation de données longitudinales pour plusieurs femelles de différents groupes. Pour procéder à la compilation des données et dans un souci d'uniformiser celles-ci, un fichier Excel à remplir, avec des en-têtes clairement identifiés, a été envoyé aux trois primatologues. Les informations à intégrer dans le fichier étaient les suivantes : initiales de l'observateur, mois et année de la collecte de données, ID de la femelle, ID du groupe, nombre total d'individus (excluant les petits), nombre d'adultes mâles, nombre d'adultes femelles, renversement par les mâles durant la collecte (Y/N), comportements sexuels/reproductifs (Y/N), commentaires, nombre d'heures total d'observation de la femelle par mois (heures décimales), les fréquences mensuelles de grattements, de l'autotoilettage et de bâillements, c'est-à-dire le nombre de fois que ces comportements se sont produits durant le mois. Au total, on retrouve 853 entrées de données, c'est-à-dire 853 lignes dans le fichier Excel correspondant chacune à un mois de données pour une femelle. Les données de Teichroeb représentent 214 entrées, celles de Wikberg 612 et celles de King, 27 pour un total de 853 entrées.

Le choix de cumuler les données par mois, et par femelle, plutôt que simplement par année par femelle, a été fait dans le but d'accéder à un niveau de précision et de détails plus élevé. En effet, le fait de regrouper les données par mois permettait de mieux déceler les

fluctuations dans les fréquences de CDS qui peuvent être subtiles notamment lors de changements rapides tels que ceux qui m'intéressent (arrivé de nouveaux mâles ou de femelles, infanticide, renversement ou tout autre événement pouvant influencer la composition des groupes et potentiellement l'expression des comportements dirigés vers soi). À l'inverse, en regroupant les données par année ou par saison, il est fort probable que ce niveau de définition plus grossier ne permette pas de saisir la pleine variation des données et que par conséquent, certaines tendance importantes ne soient pas identifiées.

2.4. Analyses

2.4.1. Analyses et traitement des données

Les CDS ont d'abord été enregistrés en tant que fréquences mensuelles, soit le nombre d'occurrences de chaque comportement ciblé à chaque mois d'observation pour chacune des femelles. Puisque chaque femelle n'a pas été observée pendant le même nombre de temps et que cela influence la fréquence mensuelle obtenue, chaque fréquence mensuelle a été transformée en taux mensuel en divisant la fréquence par le nombre d'heures (en décimales) d'observation focale effectuée sur cette femelle pour ce mois afin d'obtenir des données pouvant être comparées entre les femelles. Cela permet de contrôler et prendre en compte l'effet de la variation des heures d'observation de chacune des femelles en obtenant un taux mensuel des CDS pour chaque femelle. Ainsi, cela permet d'avoir des données pour chacun des comportements pouvant être comparées entre les femelles malgré le nombre d'heures qu'elles ont été observées. De plus, les taux mensuels permettent de mieux saisir les fluctuations parfois subtiles dans le temps de ces comportements selon les différentes variables choisies.

Pour ce qui est des données concernant les renversements par les mâles, à des fins pratiques, elles ont été remplacées par les valeurs de 1 et de 2, 1 signifiant l'absence de tels événements et 2 signifiant leur présence. Par la suite, afin d'en faire une variable utile pour la validation ou le rejet de nos hypothèses, une variable imbriquée a été créée en combinant le nombre de mâles dans le groupe et l'occurrence de renversement. En effet, comme ces deux paramètres regroupent l'influence des mâles sur les femelles et le groupe, il est logique de croire

qu'elles œuvrent dans le même sens. L'idée sous-tendant ce choix était de ne pas introduire deux variables qui ne sont pas indépendantes dans le modèle statistique et qui mesurent donc essentiellement la même chose. En d'autres mots, le nombre de mâles dans le groupe augmenterait les chances qu'un renversement se produise ou que de l'instabilité et des luttes entre les mâles surviennent et inversement. La présence d'instabilité au niveau des mâles dans le groupe serait donc un facteur ajoutant au stress associé à la présence des mâles.

Pour produire la variable imbriquée, le nombre de mâles dans le groupe a été multiplié par la valeur de 1 ou 2, selon la présence ou absence d'un renversement. Le fait de multiplier par 1 ou 2 ne sert pas à indiquer spécifiquement que les renversements sont deux fois plus stressants, mais bien à rendre compte d'une façon plus relative de l'influence et potentiellement du stress infligé par les renversements sur les femelles s'ajoutant à la présence des mâles du groupe. Par conséquent, les valeurs obtenues sont plus élevées pour les mois où la femelle se trouve dans un groupe avec plus de mâles et/ou qu'un renversement s'est produit (ex. : 2 mâles sont présents et un renversement a eu lieu, ce qui fait $2 \times 2 = 4$ alors que pour un autre mois, 2 mâles sont présents et aucun renversement n'a eu lieu, donc $2 \times 1 = 2$). Ainsi, pour les trois groupes qui ont subi de tels événements, c'est-à-dire B2, DA et WW, le nombre de mâles a été multiplié par deux, et les valeurs s'étendent donc de 1,0 à 18,0 pour les mois concernés. Pour les mois sans renversement, les valeurs correspondent simplement au nombre de mâles total. Cela est le cas pour les groupes BO, BS, NP, OD, RT, SP et WT. Pour ces groupes, les valeurs s'étendent de 1,0 à 6,0.

Tout comme les renversements, les comportements sexuels ont été codés par les chiffres 1 et 2, 1 signifiant l'absence de comportements sexuels produit par la femelle durant le mois et 2 signifiant que la femelle a présenté un ou des comportements sexuels durant le mois. Cela permet d'éviter une surreprésentation de valeur égale à 0 qu'aurait entraîné la compilation de ces données en taux mensuel. En effet, les comportements sexuels ne sont pas exprimés tous les mois par chacune des femelles et les renversements sont des événements rares. L'effet de la présence disproportionnelle de valeurs égales à 0 sera expliqué dans la prochaine section. La moyenne pour cette variable, par femelle, est de 1,25 avec un minimum de 1 et un maximum de 1,55. À l'échelle des groupes, le groupe B2 est celui où les femelles ont le plus exprimé de

comportements sexuels avec une moyenne de 1,36 alors que le groupe BS en a exprimé le moins avec une moyenne de 1,11.

2.4.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques principales effectuées dans cette étude sont les Équations d'estimations généralisées (EEG) (Liang and Zeger 1986) réalisées à l'aide de SPSS version 26. Ces analyses permettent de comparer les différents taux de comportements dirigés vers soi des femelles adultes (variables dépendantes) en fonction des trois variables indépendantes qui sont le nombre d'individus dans le groupe, le nombre mâle en interaction avec l'occurrence de renversements (variable imbriquée) ainsi que la présence de comportements sexuels. Ce modèle statistique faisant partie des modèles linéaires a été favorisé aux dépens du modèle linéaire généralisé mixte (MLGM) ou encore du modèle linéaire généralisé (MLG) pour sa capacité à mettre l'accent sur l'étude des corrélations intragroupes (Bădescu 2011). Contrairement aux autres modèles, les EEG sont plus efficaces pour l'analyse de données longitudinales (Zuur et al. 2009). De plus, inversement aux autres tests statistiques, les EEG arrivent à traiter un ensemble de données contenant des mesures répétées pour un même individu, comme plusieurs taux pour une même femelle ou encore pour des femelles d'un même groupe (Zuur et al. 2009). Conséquemment, cela permet de comprendre la structure de dépendance qui peut exister entre les variables (Zuur et al. 2009). À l'opposé, pour ce même ensemble de données, le MLG ou le MLGM seraient inadéquats, puisqu'il y aurait violation du principe d'indépendance des observations, principe ancré dans les méthodes traditionnelles de régression (Zuur et al. 2009; Ghisletta et Spini 2004). Finalement, ce modèle réussit à intégrer des variables de natures différentes telles que continues, ordinales ou binaires par exemple, en plus de pouvoir incorporer des valeurs manquantes (les données manquantes concernant les comportements sexuels) ainsi que des valeurs égales à 0 (comme un taux de grattements de 0) (Ghisletta et Spini 2004 ; Bădescu 2011). Finalement, il s'agit d'un modèle utile pour des échantillons de tailles variées (Ghisletta et Spini 2004).

Trois équations d'estimations généralisées ont été retenues afin de tester les relations de corrélation pouvant exister entre les différentes variables dépendantes qui sont les taux des

comportements dirigés vers soi et celles indépendantes qui sont le nombre d'individus total, le nombre de mâles en relation avec les renversements ainsi que la présence de comportements sexuels. Ensuite, deux équations d'estimations généralisées supplémentaires ont été réalisées pour les comportements d'autotoilettage et de bâillements en retirant toutefois les taux mensuels avec une valeur de 0, présents en grand nombre (sensu Gomes and 2011). Pour l'autotoilettage, le EEG a été réalisé en comprenant 320 entrées ayant une valeur supérieure à 0 (533 entrées sur 853 comportaient un taux de 0) ainsi qu'un échantillon de 61 femelles. Pour les bâillements, le EEG comprend 206 entrées (647 entrées sur 853 avaient une valeur de 0) et inclue 54 femelles.

Au total, il s'agit donc de cinq EEG qui ont été réalisés (Tableau 3). En effet, bien que les EEG puissent traiter une certaine proportion de valeurs nulles, il demeure possible que leur présence disproportionnelle dans le modèle influence les résultats et par le fait même, y induisent des erreurs. Comme cela sera illustré plus tard, les résultats de ces deux analyses n'ont toutefois pas modifié la significativité des résultats obtenus. Les résultats des EEG ont été interprétés principalement à l'aide de la constante β et la valeur de p . Les données ont été considérées significatives à une valeur de $p < 0,05$. La direction des corrélations est indiquée par la constante β selon la positivité ou négativité de sa valeur.

Tableau 3. – Les cinq EEG qui ont été réalisés pour chacune des variables dépendantes

EEG	Variable dépendante	Variables indépendantes
1. Avec l'ensemble des données	Taux de grattements	Nombre d'individus total Nombre de mâles x présence/absence renversement Présence/absence comportements sexuels
2. Avec l'ensemble de données	Taux d'autotoilettage	Nombre d'individus total Nombre de mâles x présence/absence renversement Présence/absence comportements sexuels
3. Avec l'ensemble des données	Taux de bâillements	Nombre d'individus total Nombre de mâles x présence/absence renversement Présence/absence comportements sexuels
4. Sans les valeurs de 0	Taux d'autotoilettage	Nombre d'individus total Nombre de mâles x présence/absence renversement Présence/absence comportements sexuels
5. Sans les valeurs de 0	Taux de bâillements	Nombre d'individus total Nombre de mâles x présence/absence renversement Présence/absence comportements sexuels

Chapitre 3 – Résultats

3.1. Les comportements dirigés vers soi

3.1.1. Description générale

Les trois comportements dirigés vers soi ont été observés à des taux mensuels très variables d'une femelle à l'autre avec une tendance claire du comportement le plus exprimé. Le grattement est le comportement qui a été le plus fréquemment observé suivi par l'autotoilettage puis les bâillements.

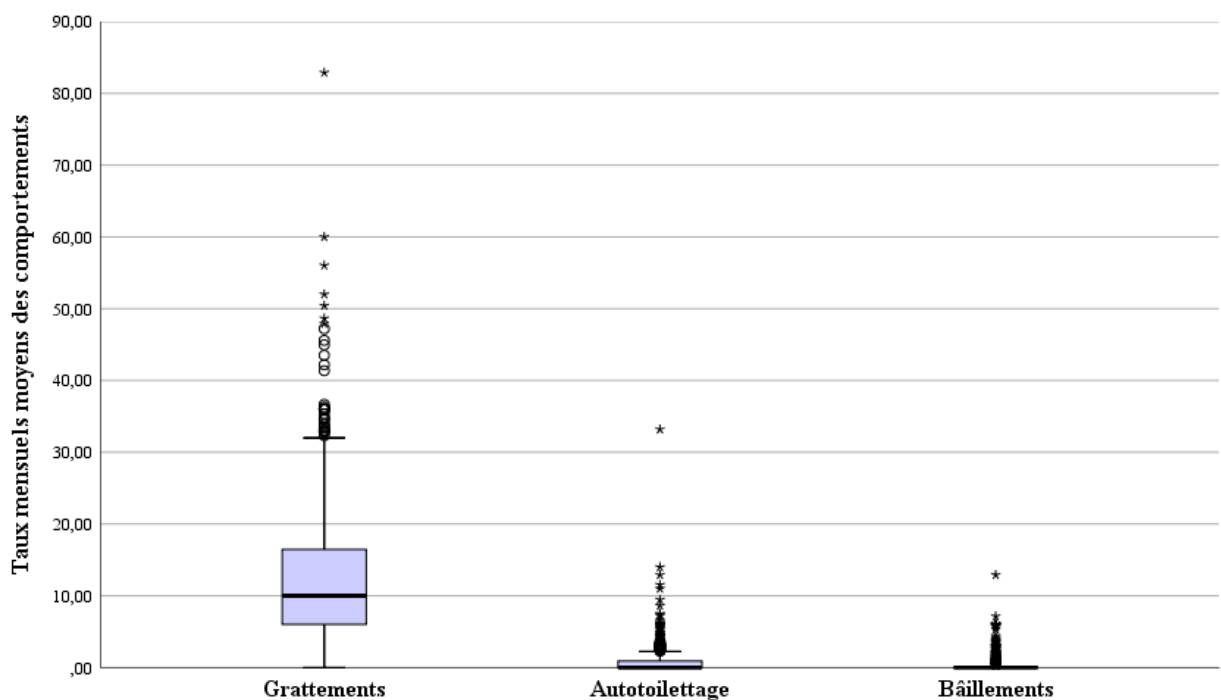
Plus précisément, pour les grattements, ce comportement a été exprimé chez l'ensemble des femelles à un taux mensuel moyen de 12,24 par femelle (Figure 3). Ce comportement demeure tout même très variable au sein des femelles avec un écart type (E.T) de 9,38 (Intervalle : 0,00 à 82,90 par mois). En effet, la femelle ayant exprimé le plus de grattements est TI avec un taux mensuel moyen de 27,29 (E.T : 25,41 ; Intervalle : 7,80 à 56,04) alors que XA, avec un taux mensuel moyen de 2,57 (E.T : 0,49 ; Intervalle : 2,04 à 3,01) en a exprimé le moins proportionnellement au nombre d'heures d'observations.

Ensuite, le comportement d'autotoilettage, avec un taux moyen de 0,78 par mois par femelle, est le deuxième plus observé, bien qu'il soit nettement moins important en comparaison avec les grattements. L'autotoilettage s'étend, quant à lui, d'un taux mensuel par femelle de 0,00 à 33,19 avec un écart type de 1,92 (Figure 3). Ici encore, on remarque une variation entre les femelles. La femelle BE a le taux mensuel moyen le plus élevé avec 3,20 (E.T. : 8,18 ; Intervalle : 0,00 à 33,19). Trois femelles n'ont pas exprimé ce comportement au cours des périodes d'observation. Autrement, parmi celles qui l'ont exprimé, la femelle qui s'est le moins toillettée est MR avec un taux mensuel moyen de 0,04 (E.T : 0,19 ; Intervalle : 0,00 à 0,83).

Finalement, le bâillement est le CDS que les femelles ont manifesté de façon moindre que les autres avec un taux mensuel moyen par femelle de 0,40 (E.T : 1,10 ; Intervalle : 0,00 à 12,90 par mois; Figure 3). Le comportement de bâillement, avec des taux beaucoup plus bas dans l'ensemble, a été exprimé le plus par CH avec un taux mensuel moyen de 1,32 (E.T : 3,03 ;

Intervalle : 0,00 à 12,90). Tout comme pour l'autotoilettage, les bâillements n'ont pas été observés chez plusieurs femelles (n= 10). Parmi les femelles ayant démontré ce comportement, FJ est celle qui a le moins produit ce comportement avec un taux mensuel moyen de 0,03 (E.T : 0,09 ; Intervalle : 0,00 à 0,29). L'effet du grand nombre de mois durant lesquels les femelles n'ont pas exprimé de comportements d'autotoilettage et de bâillements est bien représenté dans la figure ci-dessous (Figure 3). Cela abaisse drastiquement les taux moyens mensuels de ces comportements.

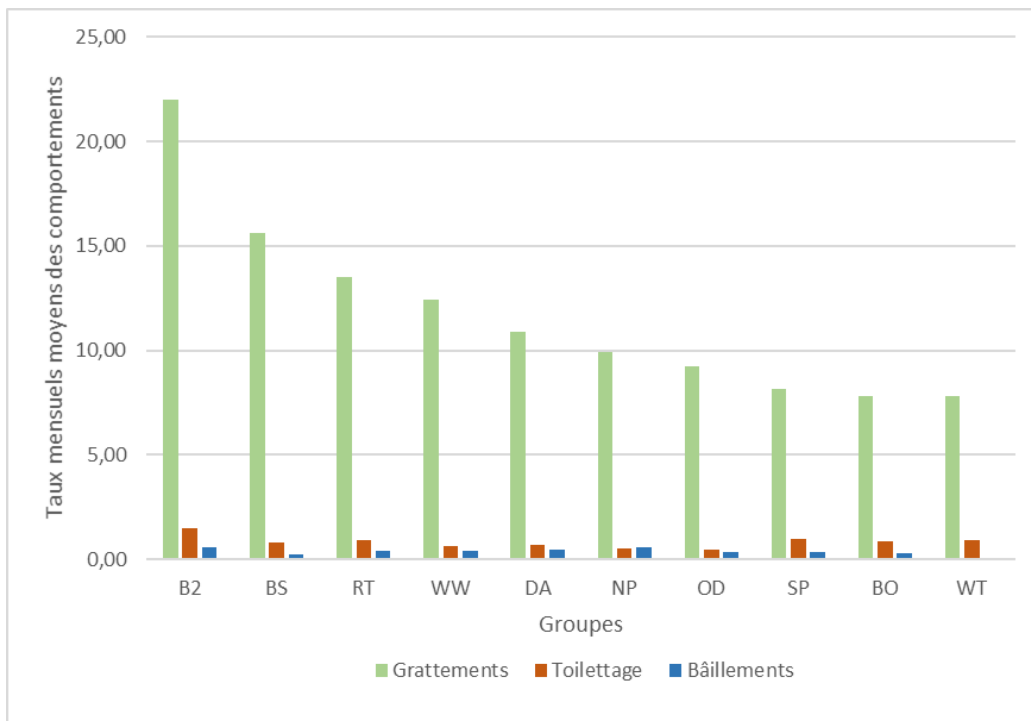
Figure 3. – Taux mensuels moyens de chacun des comportements dirigés vers soi des 64 femelles. Les boîtes montrent les valeurs médianes (ligne horizontale foncée), le 25e et 75e percentile (limites de la boîte), la valeur la plus basse et la plus haute (les moustaches) et les valeurs aberrantes (cercles et étoiles).



À l'échelle des groupes, on remarque que les comportements dirigés vers soi sont exprimés à des taux moyens mensuels très variables selon le groupe (Figure 4). C'est au sein du groupe B2 que le taux moyen de grattements est le plus élevé à 22,01 par mois (E.T : 10,24). Le groupe qui a manifesté le moins de grattements proportionnellement est le groupe WT avec un taux moyen de 7,81 (E.T : 2,38). Pour ce qui est de l'autotoilettage, c'est le groupe B2 également

qui a le taux moyen plus élevé à 1,51 (E.T : 2,69) et OD le plus bas à 0,48 (E.T : 1,14). Pour les bâillements, B2 et NP présentent chacun un taux moyen de 0,56 (B2 E.T : 1,00 ; NP E.T : 1,35), soit le plus élevé, alors que WT présente le taux le plus faible à 0,08 (E.T : 0,15). Ainsi, le groupe ayant manifesté le plus haut taux mensuel moyen de comportements dirigés vers soi est B2 avec 8,03 (E.T : 11,65).

Figure 4. – Taux mensuels moyens des trois comportements dirigés vers soi pour chaque groupe (n=10)



3.1.2. Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux de grattements

Le nombre d'individus total dans le groupe ne semble pas influencer la fréquence de grattements des femelles. En effet, l'effet de la taille du groupe n'est pas significatif (Équations d'estimations généralisées, EEG : $\beta = -0,151$; $p = 0,216$; Tableau 4) pour expliquer la variation de ce comportement. Cela signifie donc que les femelles ne se grattaient pas davantage les mois où leur groupe était plus nombreux ou moins nombreux.

Toutefois, le nombre de mâles présent dans le groupe en relation avec l'occurrence ou la non-occurrence de renversements semble pouvoir expliquer en partie la variation du taux de grattement par mois chez les femelles de manière significative ($\beta = 0,465$; $p = 0,019$; Tableau 4). En d'autres mots, pour les mois où le groupe était composé de plus de mâles et/ou que des renversements par les mâles ont pris place, les femelles se grattaient davantage. Également, pour les mois où moins de mâles étaient présents et/ou qu'aucun renversement n'a eu lieu, les femelles auraient tendance à moins se gratter. Finalement, les femelles se grattaient davantage les mois où elles ont exprimé des comportements sexuels ($\beta = 2,409$; $p = 0,005$; Tableau 4) que les mois où elles n'ont pas présenté de comportements sexuels ou reproductifs.

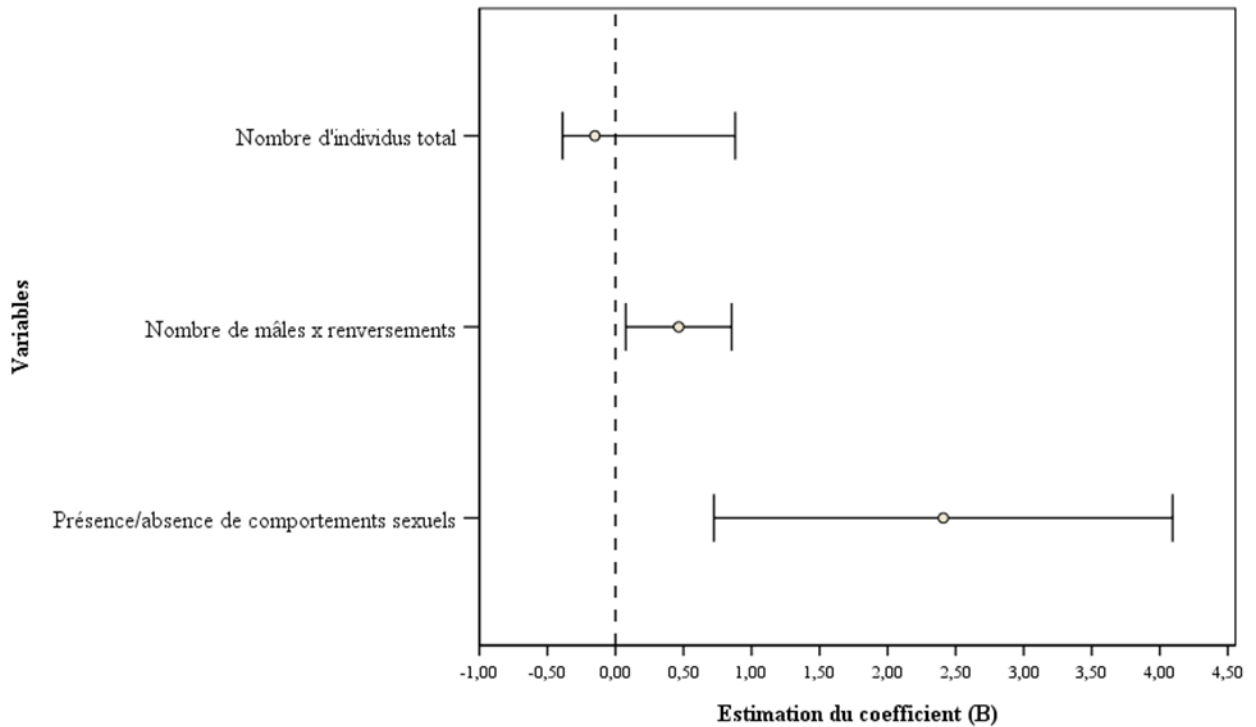
Tableau 4. – EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de grattements mensuel des femelles (n=64)

Effet des variables indépendantes sur le taux de grattements des femelles				
Variabiles indépendantes	β	Wald's X^2 (df = 1)	Erreur standard	Niveau de p
Nombre total d'individus	-0,151	1,534	0,1217	0,216
Nombre de mâles * présence/absence de renversement	0,465	5,478	0,1987	0,019*
Présence/absence de comportements sexuels	2,409	7,853	0,8596	0,005*

*valeur de $p < 0,05$

Afin de mieux illustrer la direction des données avec le coefficient β ainsi que l'effet des deux variables significatives sur la fréquence des grattements, un graphique est présenté ci-bas (Figure 5). Pour résumer, la fréquence des grattements par femelle adulte augmente de manière significative pour les mois où il y a davantage de mâles et/ou de renversements par les mâles dans le groupe ainsi que pour les mois où elles expriment des comportements sexuels.

Figure 5. – Estimation du coefficient β (cercles) et leurs intervalles de confiance 95 % (barres) pour l'effet de chaque variable sur le taux de grattements des femelles.



3.1.3. Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux d'autotoiletage

L'autotoiletage, contrairement aux grattements, chez les femelles ne varie pas de façon significative en fonction des différentes variables (Tableau 5). En effet, les taux mensuels de toilettage des femelles ne sont pas plus ou moins élevés lorsque le nombre d'individus total augmente ou diminue ($p = 0,917$). Ensuite, le nombre de mâles dans le groupe et/ou la présence d'un renversement ne modifient pas significativement les taux d'autotoiletage mensuels des femelles ($p = 0,557$). C'est également le cas pour les comportements sexuels, leur présence ou leur absence ne font pas varier significativement les taux d'autotoiletage ($p = 0,160$).

Tableau 5. – EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux d'autotoilettage des femelles (n=64)

Effet des variables indépendantes sur le taux d'autotoilettage des femelles				
Variables indépendantes	β	Wald's X^2 (df = 1)	Erreur type	Niveau de p
Nombre total d'individus	-0,002	0,011	0,0194	0,917
Nombre de mâles * présence/absence de renversement	0,023	0,345	0,0392	0,557
Présence/absence de comportements sexuels	0,200	1,972	0,1422	0,160

Comme mentionné un peu plus tôt, ce comportement a un taux mensuel moyen relativement faible comparé aux grattements puisque plusieurs femelles n'ont simplement pas manifesté ce comportement durant l'ensemble des saisons de collectes de données ou durant les nombreux mois d'observations. Afin d'écartier la possibilité que les résultats non significatifs soient dus à un nombre excessif de 0, l'influence des mêmes variables a été testée sur le taux d'autotoilettage mensuel lors des mois où ce comportement a été manifesté dans un second EEG. Les résultats évoluent dans le même sens que les analyses précédentes, c'est-à-dire que ce CDS ne varie pas significativement en fonction des trois variables (Tableau 6). La fréquence des grattements n'est pas significativement différente pour les mois où les femelles se trouvent dans un groupe avec plus d'individus ($p = 0,678$), un groupe avec plus de mâles et/ou que des renversements se produisent ($p = 0,235$) ou lorsqu'elles expriment des comportements sexuels ($p = 0,754$).

Tableau 6. – EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux d'autotoilettage des femelles (n=61), excluant les taux d'autotoilettage ayant une valeur de 0.

Effet des variables indépendantes sur le taux d'autotoilettage des femelles sans les valeurs de 0				
Variables indépendantes	β	Wald's X^2 (df = 1)	Erreur type	Niveau de p
Nombre total d'individus	-0,018	0,173	0,0431	0,678
Nombre de mâles * présence/absence de renversement	0,103	1,410	0,0870	0,235
Présence/absence de comportements sexuels	0,070	0,099	0,2243	0,754

3.1.4. Effets de la taille des groupes, du nombre de mâles/renversements et des comportements sexuels sur le taux de bâillements

Les résultats pour les bâillements sont similaires à ceux pour l'autotoilettage. Les analyses du EEG pour le taux de bâillements montrent que les femelles (N=64) ne bâillent pas à des taux mensuels significativement différents en fonction des trois variables (Tableau 7). Les femelles se trouvant dans un plus petit groupe n'ont pas bâillé davantage que celles dans un plus grand groupe ($p = 0,564$). Aussi, le nombre de mâles présents dans le groupe et/ou la présence de renversements n'amène pas de différence significative dans le taux mensuel de bâillements des femelles ($p = 0,810$). Finalement, la présence ou l'absence de comportements sexuels chez les femelles n'influence pas de façon significative leur taux de bâillements ($p = 0,321$).

Tableau 7. – EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de bâillements des femelles (n=64)

Effet des variables indépendantes sur le taux de bâillements des femelles				
Variables indépendantes	β	Wald's X^2 (df = 1)	Erreur type	Niveau de p
Nombre total d'individus	-0,009	2,989	0,0164	0,564
Nombre de mâles * présence/absence de renversement	0,006	0,200	0,0258	0,810
Présence/absence de comportements sexuels	0,121	1,168	0,1214	0,321

Le bâillement, parmi les trois comportements dirigés vers soi d'intérêt, est celui qui a le taux mensuel le plus faible soit de 0,40 comme mentionné plus haut. Plusieurs femelles lors des périodes d'observation focale n'ont pas exprimé ce comportement. Ainsi, comme pour l'autotoilettage, un EEG supplémentaire a été effectué en incluant que les entrées présentant une valeur supérieure à 0., ce qui correspond à 206 entrées (647 mensuelles avaient une valeur de 0). Ici aussi, les résultats pointent vers les mêmes conclusions, c'est-à-dire que le taux mensuel de bâillement des femelles n'est pas significativement influencé par les trois variables (Tableau 8). Ainsi, les femelles ne bâillent pas davantage lorsqu'elles se trouvent dans un plus grand groupe ($p = 0,695$), ni lorsqu'elles se trouvent dans un groupe avec plus de mâles et/ou que des

renversements ont lieu ($p = 0,271$) et ni pour les mois où elles expriment des comportements sexuels ($p = 0,696$).

Tableau 8. – EEG pour l'effet de chaque variable indépendante sur le taux de bâillements des femelles ($n=54,64$), en excluant les taux de bâillements ayant une valeur de 0.

Effet des variables indépendantes sur le taux de bâillements des femelles excluant les valeurs de 0				
Variables indépendantes	β	Wald's X^2 (df = 1)	Erreur type	Niveau de p
Nombre total d'individus	-0,017	0,154	0,0434	0,695
Nombre de mâles * présence/absence de renversement	0,099	1,211	0,0900	0,271
Présence/absence de comportements sexuels	-0,121	0,153	0,3083	0,696

Chapitre 4 – Discussion

4.1. Résultats clés

Cette étude portant sur les comportements dirigés vers soi et les différentes pressions associées à la vie en groupe est l'une des seules s'intéressant à une espèce de colobinés, *Colobus vellerosus*, en liberté et possédant un mode de vie arboricole. Comme cela a été vu dans le tableau 1, la plupart des études existantes se concentrent sur des espèces de cercopithécinés terrestres et bien souvent, prennent place en contexte de captivité ou expérimental. L'un des points forts de cette étude est son aspect longitudinal puisque les comportements dirigés vers soi en lien avec les différentes variables ont pu être examinés sur plusieurs années et chez un grand nombre de femelles. Cela a permis d'identifier les facteurs de stress modulant le comportement des femelles chez cette espèce.

La principale conclusion se dégageant des résultats est que parmi les trois comportements dirigés vers soi sélectionnés, soit les grattements, l'autotoilettage et les bâillements, seuls les grattements varient significativement en fonction de certaines des variables choisies. Cela porte à croire, d'une part, que l'autotoilettage et les bâillements ne sont pas nécessairement de bons indicateurs de stress chez les femelles de *C. vellerosus* et/ou d'autre part, que les variables choisies ne peuvent expliquer la variation des taux mensuels de ces deux comportements chez les femelles à l'étude. Plus précisément, les résultats montrent que les femelles se grattent davantage lorsqu'elles se trouvent dans un groupe incluant plus de mâles et/ou lorsque des renversements et luttes de pouvoir entre les mâles ont lieu ainsi que lorsque les femelles expriment des comportements sexuels. Le nombre d'individus dans le groupe n'a pas eu d'influence sur les comportements des femelles. Par conséquent, à la lumière des résultats obtenus, il est possible de confirmer deux des quatre hypothèses de départ formulées, soit la pression d'infanticide ainsi que la pression de copulation. Ces pressions représentent les deux facteurs de stress pouvant expliquer de façon significative les variations de fréquence de grattements observés d'une femelle à l'autre.

4.2. Les grattements et les différentes hypothèses

Ni la compétition alimentaire ni la pression de prédation n'arrivent à expliquer la variation présente dans les fréquences de grattements. Ainsi, on peut supposer que ces deux facteurs écologiques n'imposent pas un stress suffisamment important aux femelles pour que cela se traduise significativement au niveau comportemental. Il ne faut pas oublier que ces deux prédictions concernent le nombre d'individus et que par conséquent, une devait être fautive pour que l'autre soit vraie. Il s'est avéré que ni l'une ni l'autre ont su expliquer les variations de grattements : les femelles n'ont pas exprimé plus de grattements en présence de moins ou de plus d'individus.

4.2.1. La compétition alimentaire, prédiction 1

La première prédiction formulée renvoyait à l'idée que plus il y a d'individus adultes dans le groupe, plus la compétition alimentaire pour les mêmes ressources nutritionnelles est élevée et donc plus les femelles devraient ressentir un stress (Sterck et al. 1997). Une des explications pouvant justifier le rejet de cette hypothèse se résume au régime alimentaire folivore des colobes noir et blanc et par conséquent, à la possibilité que la compétition alimentaire ne soit pas suffisamment importante pour influencer la fréquence des comportements dirigés vers soi (Saj et Sicotte 2007 ; Saj et al. 2007 ; MacIntosh et Sicotte 2009). Également, on ne peut exclure la supposition que la variable choisie, soit le nombre d'individus, n'arrive pas à bien rendre compte de la compétition alimentaire et qu'une variable différente pourrait être comme la proximité physique serait plus représentative du stress potentiel vécu par les femelles (Maestriperi 1993; Pavani et al. 1991; Manson et Perry 2000) ou encore que les stratégies des groupes pour compenser la compétition alimentaire seraient assez efficaces pour que les femelles ne ressentent pas un stress visible par davantage de grattements (Saj et Sicotte 2007 ; Teichroeb et Sicotte 2009).

Tout d'abord, comme cela a été vu précédemment, *Colobus vellerosus* est une espèce folivore et qui est donc sujette à la compétition de vitesse (Saj et Sicotte 2007). Étant folivores, les colobes ont accès à des ressources alimentaires plus abondantes réparties sur le territoire rendant leur accès difficilement monopolisable par quelques individus. Ainsi, contrairement à la

compétition de vitesse, les femelles faisant face à la compétition agressive doivent se montrer agressives les unes envers les autres afin d'accéder aux ressources monopolisables et limitées, ce qui permet aux dominantes un accès privilégié (Sterck et al. 1997 ; Wikberg et al. 2013). Ainsi, on s'attend à assister à la mise en place de dominance linéaire pour s'assurer un meilleur accès aux ressources alimentaires et par conséquent, un meilleur succès reproducteur qui dépend de cet accès aux ressources nutritionnelles (Wikberg et al. 2013). Dans la compétition de vitesse, la nécessité de bâtir ce type de hiérarchie est moins claire puisqu'un rang plus élevé n'assure pas un accès différentiel à la nourriture. Il avait longtemps été pensé que les femelles colobes noir et blanc n'avaient pas de hiérarchie de dominance et que la compétition alimentaire agressive n'existait pas. Toutefois, comme cela a été brièvement expliqué dans le chapitre 2, l'étude Wikberg et al. (2013) a montré que, contrairement à ce qui était admis, les colobes, occasionnellement, se disputent des ressources limitées et monopolisables ce qui par conséquent, justifie le maintien d'une hiérarchie de dominance linéaire d'intensité et de stabilité variable d'un groupe à l'autre (Wikberg et al. 2013). Cela est similaire à d'autres espèces de primates principalement folivores, incluant les gorilles des montagnes, où de la compétition agressive occasionnelle et des hiérarchies de dominance chez les femelles ont été documentées (Robbins et al. 2007 ; Wikberg et al. 2013). Par conséquent, les colobes noirs et blancs à BFMS sont bels et biens soumis à une compétition de vitesse et occasionnellement une compétition agressive. C'est pourquoi il serait logique de penser que la compétition alimentaire pourrait influencer la fréquence des CDS. Toutefois, il est possible que cette compétition, bien que présente, ne mette pas les femelles dans un état de stress ou d'anxiété justifiant l'expression de grattements à des fréquences variables selon la taille des groupes auxquelles elles appartiennent. D'ailleurs, l'étude de MacIntosh et Sicotte (2009) sur les comportements de vigilance montre que les colobes n'étaient pas davantage vigilants (ne produisaient pas davantage de comportement de scan) lorsqu'ils se nourrissaient en présence de membres de leur groupe. Cela suggère que les congénères, lors de cette activité, ne semblaient pas poser une menace pour l'individu (MacIntosh et Sicotte 2009). Ainsi, il est possible que le régime folivore, davantage associé à une compétition de vitesse avec des ressources plus abondantes, ne permettent pas de rendre compte d'un stress alimentaire élevé. De plus, le fait que les femelles *C. vellerosus* forment des

hiérarchies de dominance lorsque la compétition alimentaire s'intensifie suggère que la formation de hiérarchies pourrait parvenir à diffuser une partie du stress ou de la tension associée à la compétition alimentaire entre les femelles. Chez plusieurs espèces, les femelles arrivent à éviter efficacement les conflits entre elles en contexte de recherche de nourriture puisque leurs rangs de dominance prescrivent exactement lesquelles ont un accès préférentiel aux ressources. Ainsi, les rangs de dominance aident les femelles à éviter les comportements agonistiques et les situations conflictuelles (Sterck et al. 1997 ; Saj et al. 2007 ; Wikberg et al. 2013). De façon similaire chez *C. vellerosus*, l'instauration de rangs de dominance lors des périodes de compétition alimentaire accrue, pourrait permettre d'atténuer le conflit potentiel ce qui en échange entraînerait une diminution du stress et une absence d'augmentation des CDS chez les femelles.

Ensuite, l'hypothèse de la compétition alimentaire se basait entre autres sur l'influence de la taille des groupes qui semblait moduler la compétition alimentaire (Saj et Sicotte 2007 ; Teichroeb et Sicotte 2009). En effet, la compétition de vitesse pousse les plus grands groupes à BFMS à passer davantage de temps à se nourrir et à parcourir de plus grandes distances afin que les femelles puissent combler leurs besoins alimentaires par opposition aux plus petits groupes (Saj et Sicotte 2007 ; Teichroeb et Sicotte 2009). Ainsi, cela porte à croire que la variable du nombre d'individus aurait pu rendre compte des différences de force dans la compétition alimentaire, mais ce n'est pas le cas. En effet, il est possible que, bien que la taille des groupes exerce une influence sur la façon dont les groupes se meuvent dans l'espace pour combler leurs besoins nutritionnels en réponse à la compétition alimentaire, la taille des groupes en soit ne module pas le stress vécu par les femelles à BFMS. À la place, il serait possible de considérer l'hypothèse que ces stratégies de groupe servant à compenser une taille plus grande telles que l'éparpillement des femelles pour se nourrir lorsqu'elles sont dans un plus grand groupe et leur éloignement de leurs voisins pour s'alimenter soient adéquates pour réduire la compétition alimentaire et par le fait même, réduire le stress vécu par les femelles (Saj et Sicotte 2007).

Dans le même ordre d'idée, il ne faut pas exclure l'hypothèse qu'une variable autre que la taille des groupes aurait dû être choisie, telle que la proximité des femelles avec leurs voisins immédiats, pour évaluer l'effet de la compétition alimentaire. Comme cela a été vu à travers différentes études (Maestriperi 1993; Pavani et al. 1991; Manson et Perry 2000), notamment

celle de Manson et Perry (2000) chez une espèce arboricole aussi, la proximité avec d'autres congénères peut augmenter la fréquence des CDS. La proximité, en s'inspirant plus largement du modèle socioécologique (Sterck et al. 1997), pourrait être un facteur augmentant la compétition alimentaire puisque les individus, près les uns des autres, se disputent les mêmes ressources. À ce sujet, comme mentionné plus tôt, Saj et Sicotte (2007) ont justement remarqué que les femelles peuvent réduire ou du moins influencer la force de la compétition alimentaire en se nourrissant près d'un plus petit nombre de voisins ou en s'éloignant davantage lorsqu'elles sont dans un plus grand groupe.

Il est difficile de quantifier la force de la compétition alimentaire surtout considérant que cette espèce, à la lumière des travaux de Saj et al. (2007), se classifie à la jonction des catégories résidente-égalitaire et dispersion-égalitaire où de façon générale, la compétition au sein du groupe demeure plutôt basse, et que même les instances de compétition intergroupe à BMFS demeurent relativement rares (Saj et al. 2007). Ainsi, il est probable que la compétition alimentaire ne soit pas suffisamment forte pour faire varier les grattements ou que la variable de la taille des groupes ne reflète pas efficacement cette compétition. Autrement, si l'on voulait conserver la taille des groupes comme variable, il serait pertinent d'ajouter une composante temporelle à l'analyse. En effet, les groupes subissent une compétition alimentaire de force variable selon la disponibilité et la qualité des ressources ainsi que selon la période de l'année (Wikberg et al. 2013). Il pourrait être intéressant d'intégrer une composante temporelle afin de mieux cerner lorsque la compétition alimentaire est plus marquée ou plus faible, comme lors de la saison des pluies par rapport à la saison sèche à BFMS (Saj et Sicotte 2007). Cela pourrait permettre de déceler une corrélation entre les CDS et la taille des groupes à certains moments et dans certains groupes lorsque la compétition est prononcée.

4.2.2. La pression de prédation, prédiction 2

La seconde hypothèse faisait référence à la pression de prédation qui devrait être plus élevée dans un groupe composé d'un nombre moindre d'individus. Cela aurait comme conséquence de causer plus de stress chez les femelles puisqu'un plus grand groupe est mieux outillé pour faire face efficacement à la prédation, que ce soit du point de vue de la vigilance ou

de l'effet de dilution comme cela avait été mentionné (Sterck et al. 1997 ; Teichroeb et Sicotte 2012). Toutefois, ce lien n'a pas été observé et cela pourrait s'expliquer par la faible pression de prédation vécue par les colobes à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary surtout dû à la protection des colobes par la population ghanéenne, mais aussi dû à la rareté des prédateurs (Saj et al. 2005; Wong et Sicotte 2006 ; MacIntosh et Sicotte 2009 ; Teichroeb et Sicotte 2012 ; Teichroeb et al. 2012). Par conséquent, les occasions où les singes doivent réagir à la prédation sont plutôt rares et remontent à plusieurs décennies. Il sera tout de même vu dans la présente section que la pression de prédation et les comportements qui y sont liés ne semblent pas avoir été tout à fait évincés du répertoire comportemental de l'espèce.

Premièrement, il est important de se souvenir du statut particulier des colobes au Ghana actuellement, bien que cela n'ait pas toujours été le cas. Jusque dans les années 1970, *Colobus vellerosus* au Ghana était une proie de choix au cœur de l'industrie de la chasse (Saj et al. 2005). D'ailleurs, cette chasse intensive de *C. vellerosus* motivée par l'attrait de leur viande et leur pelage les aurait presque poussés à leur disparition dans certaines régions avec une exportation de près de 17 000 peaux par année au début du 19e siècle (Saj et al. 2005). C'est seulement dans les années 1970 que des lois ont été mises en place par les gouvernements de plusieurs pays de l'Afrique de l'Ouest afin de protéger les colobes. Cela a permis à *C. vellerosus* de croître à nouveau sur le territoire malgré la présence de braconniers (Saj et al. 2005). À Boabeng-Fiema, plus précisément, ce serait la population locale qui aurait réquisitionné l'aide des autorités gouvernementales pour aider à la protection des colobes qui détiennent un statut sacré pour la population (Fargey 1992; Saj et al. 2005). En effet, un tabou entourant la chasse des colobes prend racine dans les légendes locales remontant aux années 1830 faisant intervenir des divinités à l'origine des villages de Boabeng et Fiema (Fargey 1992; Saj et al. 2005). Bien que les histoires diffèrent d'un village à l'autre, l'idée que les colobes sont les enfants de divinité est bien ancrée traditionnellement auprès de la population locale (Fargey 1992). C'est beaucoup plus tard, au début des années 1970, que l'arrivée d'une secte chrétienne, voulant s'assurer que ses membres reniaient les dieux locaux, a relancé la mise à mort de singes (Fargey 1992; Saj et al. 2005). C'est à ce moment que les mesures gouvernementales, à la demande des aînées, ont été instaurées et que le site est devenu un sanctuaire puis un site d'écotourisme (Saj et al. 2005). Ainsi, depuis

1974, *C. vellerosus* n'est presque plus menacé par l'humain sur ce site ce qui fait en sorte que l'humain ne participe plus à la pression de prédation. Les données de l'étude de Saj et al. (2005) confirment cette hypothèse en démontrant l'absence de réaction des colobes noir et blanc en réponse à des coups de feu tiré près d'eux, suggérant qu'ils ne sont pas familiers au danger que cela représente et donc, qu'ils sont très peu chassés par les humains.

Ensuite, les prédateurs non humains sont rares à BFMS puisque tout comme les colobes autrefois, ils ont été chassés et certains ont vu leur habitat se réduire et se fragmenter (Wong et Sicotte 2006). De façon générale, selon les habitats, les principaux prédateurs de *C. vellerosus* sont l'aigle couronnée, les chimpanzés, les léopards ainsi que les lions (MacIntosh et Sicotte 2009). Toutefois, comme les auteurs le mentionnent, le seul prédateur potentiel restant à BFMS est l'aigle, menaçant davantage les petits, alors que les plus gros félins ont disparu du site et ses environs (MacIntosh et Sicotte 2009 ; Teichroeb et Sicotte 2012 ; Teichroeb et al. 2012). Aucun événement de prédation n'a été observé par les aigles et aucun n'a été aperçu par les chercheuses Teichroeb et Sicotte (2012) lors de leur terrain. De plus, même l'aigle ne semble pas représenter une grande menace pour les colobes qui ne sont pas plus vigilants lorsqu'ils se situent dans le haut de la canopée, endroit où ils seraient plus vulnérables face aux prédateurs ailés (MacIntosh et Sicotte 2009). Également, d'autres prédateurs potentiels, soit les chiens, sont plutôt rares puisque les habitants demeurant près du sanctuaire ont l'interdiction d'en posséder afin d'éviter de mettre à risque les colobes lors de contacts agressifs entre les deux espèces, bien que cela continue de se produire à l'occasion (Teichroeb et Sicotte 2012). Autrement, certains prédateurs moins menaçants auxquels peuvent très occasionnellement faire face les colobes sont différentes espèces de serpents, de rapaces ou encore de petits carnivores comme le serval (Teichroeb et al. 2012).

Ainsi, nous supposons que la pression de prédation à Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary chez *Colobus vellerosus* n'exerce peut-être plus une aussi grande pression sur la population. Cela pourrait expliquer pourquoi cela ne se traduit pas par davantage de grattements chez les femelles. L'étude de MacIntosh et Sicotte (2009) s'intéressait au comportement de vigilance, mesuré par les comportements de scan, face à certaines situations telles que les contacts intergroupes, intragroupes ou encore la prédation. Ce que les auteurs ont trouvé, c'est que les

primates étaient davantage vigilants dans l'objectif de déceler les menaces liées aux autres groupes, donc surtout lors de contacts intergroupes, mais aussi lorsque les individus se trouvaient sur un territoire partagé avec un autre groupe (MacIntosh et Sicotte 2009). En d'autres mots, la menace que représente la prédation n'est pas aussi importante que celle posée par les congénères. Toutefois, cette même étude a montré que la prédation n'est possiblement pas exempte d'influence à BFMS puisque les comportements de vigilance augmentaient lorsque les individus se trouvaient dans le bas de la canopée, endroit où ils peuvent être plus à risque des prédateurs terrestres (MacIntosh et Sicotte 2009). Cela a aussi été confirmé par Teichroeb et Sicotte (2012). Malgré tout, comme les prédateurs terrestres demeurent rares à BFMS, MacIntosh et Sicotte (2009) soulèvent la possibilité que la vigilance, dans ce contexte, puisse être déclenchée par d'autres éléments que la prédation. Par exemple, ils ont remarqué dans certains cas que c'était la présence d'humains, que ce soient les observateurs ou les touristes, qui provoquait et était la cible des comportements de scan. D'ailleurs, Teichroeb et Sicotte (2012) ont observé certains cris d'alerte en réaction à la présence d'humains, mais seulement dans des contextes précis où les singes étaient surpris, sur le sol ou bas dans les arbres dans des zones où peu de gens circulent normalement. Il semblerait aussi que les cochons domestiques, pouvant se promener librement dans la forêt, pourraient être perçus comme des prédateurs par les singes (I. Bădescu, communication personnelle, 27 décembre 2021). Il est également probable que les scans augmentent étant donné que la densité de la végétation plus importante dans le bas de la canopée réduit leur visibilité ou encore, qu'en cas de danger, ils ont moins d'accès pour fuir (MacIntosh et Sicotte 2009). Teichroeb et Sicotte (2012), quant à elles, considèrent que cette augmentation de la vigilance dans le bas de la canopée renforce l'idée que la pression de prédation qu'ils subissent provient majoritairement du sol (humains, chiens, serpents, etc.), notamment dû au fait qu'ils répondent aux cris d'alerte en grimpant plus haut dans les arbres. Il faut tout de même garder en tête que les instances de prédation observées sont rares à BFMS.

Également, un autre élément pouvant laisser supposer que malgré la rareté des prédateurs, les colobes continuent d'être sensibles à la prédation, est l'augmentation du comportement de vigilance lorsque moins d'individus se trouvent dans un rayon de proximité de 5 m (Teichroeb et Sicotte 2012). Cela rejoint l'hypothèse formulée dans la présente étude

concernant la pression de prédation. Il est possible que la variable du nombre d'individus total n'arrive pas à bien capter la pression de prédation et que la proximité représente une meilleure variable. En effet, comme le mentionnent Teichroeb et Sicotte (2012, 463) : « In several animal species, a greater number of near neighbors has been shown to be more important in decreasing vigilance than absolute group size ». Il semblerait donc que le plus important est les individus se trouvant à proximité plutôt que le reste du groupe qui est possiblement invisible pour l'individu à travers le feuillage dense des arbres (Teichroeb et Sicotte 2012). Il serait donc intéressant d'étudier chez les colobes le lien entre les CDS et la proximité des individus plutôt que la taille absolue du groupe.

De plus, une autre étude, celle de Teichroeb et al. (2012), vient réitérer l'effet modéré que la pression de prédation semble avoir sur la façon dont les colobes choisissent l'emplacement où passer la nuit, même si l'accès à la nourriture demeure la motivation première dans le choix du site pour la nuit. Les auteures ont observé que la nuit venue, les colobes vont avoir tendance à choisir de gros arbres, à se positionner dans le haut de la canopée dans un feuillage plus dense, loin du tronc et sur des branches plus petites qui vibreraient sous les mouvements des prédateurs ou même ne pourraient soutenir leur poids ainsi qu'à ne pas réutiliser le même arbre (Teichroeb et al. 2012). Ces différents éléments laissent croire que les colobes cherchent à limiter leur vulnérabilité aux prédateurs.

En résumé, il semblerait donc que l'impact de la prédation ne soit pas aussi important que l'on aurait pu le croire puisque d'autres éléments semblent les inquiéter davantage, tel que la menace que représentent les individus hors du groupe. L'humain ne semble pas être perçu comme une menace réelle par *C. vellerosus*, les chiens demeurent rares de même que les différentes espèces de rapaces qui menacent principalement les individus immatures. Malgré la rareté des prédateurs, leur présence occasionnelle et leur action des dernières décennies et siècles semblent suffire à la conservation de comportements liés au risque de prédation (Teichroeb et al. 2012). D'ailleurs, les colobes continuent de produire des cris d'alertes en présence d'aigles observés à BFMS (Teichroeb et Sicotte 2012). Ils sont aussi plus vigilants lorsque moins d'individus sont près d'eux, rappelant l'effet de dilution et de détection des prédateurs, lorsqu'ils sont plus bas dans la canopée donc plus vulnérable aux prédateurs, et ils continuent de

construire leur nid pour la nuit de façon à être protégés des prédateurs. Par conséquent, même s'il semble que cette pression ne soit pas suffisante pour se traduire par une plus grande fréquence de grattements, la menace occasionnelle de petits prédateurs combinée à des milliers d'années de sélection naturelle en faveur de mécanismes de prévention de la prédation face à de gros carnivores peut être suffisante pour conserver certains comportements liés à la prédation (Teichroeb et al. 2012).

Il serait donc intéressant d'étudier davantage si l'absence de lien entre les CDS et la pression de prédation est due à une trop faible pression ou au choix de la variable. À la lumière des études présentées, il serait pertinent d'évaluer si les grattements tendent à augmenter lorsque les colobes descendent dans la canopée et lorsqu'ils se trouvent au sol, de la même façon que Manson et Perry (2000) chez les capucins. Finalement, on peut supposer que bien que la pression de prédation soit encore suffisamment importante pour générer des comportements de vigilance, donc de scans, il ne demeure pas impossible qu'elle demeure trop faible pour susciter des comportements dirigés vers soi et réellement activer le système nerveux. Aussi, peut-être que ces comportements d'évitement de la prédation et de vigilance demeurent un héritage de ces années d'évolution aux côtés de gros carnivores (Teichroeb et al. 2012), mais ne se traduisent plus par un état d'anxiété et de stress, considérant que d'autres menaces plus immédiates comme un mâle infanticide ou la présence d'autres groupes peuvent peser davantage sur les colobes.

4.2.3. Les stratégies reproductives des mâles, prédiction 3 et 4

Les résultats sur les grattements sont venus confirmer les hypothèses du risque d'infanticide et de la pression de copulation. Il sera vu un peu plus loin que ces deux facteurs de stress peuvent être étroitement liés.

4.2.3.1. L'infanticide et les renversements

Le risque d'infanticide, dans la présente étude, était considéré comme lié aux nombres de mâles et aux renversements. Comme le risque d'infanticide est élevé à BMFS et que plusieurs instances y sont répertoriées notamment lors des renversements, mais également lors des contacts entre les groupes (Teichroeb et Sicotte 2008a), les résultats obtenus sont en continuité avec ce qui est connu du risque d'infanticide chez les colobes noir et blanc. Lors de l'étude de

13 mois de Teichroeb et Sicotte (2008a), l'infanticide a été la cause de 38,5 % de la mortalité infantile ou encore de 71,4 % si l'on considère en plus les cas suspectés d'infanticide. Le risque d'infanticide est d'autant plus élevé lorsque des renversements ont lieu. D'ailleurs, c'est lors de changements au niveau de la composition des mâles du groupe, situations durant lesquelles les petits sont plus à risques, qu'au moins 61 % des petits ont subi des attaques par les nouveaux mâles (Teichroeb et Sicotte 2008a). Il n'est donc pas surprenant de constater une augmentation des grattements chez les femelles en présence d'un plus grand nombre de mâles et pour les mois où des renversements ont eu lieu. Cela concorde aussi avec les résultats de l'étude de Teichroeb et al. (2012). Les chercheuses ont trouvé que les groupes multimâles présentaient plus d'événements d'immigration de mâles et un taux plus élevé d'infanticide. Ainsi, une femelle appartenant à un groupe composé de plus de mâles vit avec un risque d'infanticide plus élevé. Il n'est donc pas surprenant que ce risque soit un facteur de stress modulant la fréquence des comportements dirigés vers soi.

De plus, les contacts intergroupes menés par les mâles sont généralement agressifs (Teichroeb et Sicotte 2008a), et c'est possiblement pourquoi les comportements de vigilance, chez les colobes à BMFS, sont surtout produits en réponse à la menace que pose ces rencontres (MacIntosh et Sicotte 2009). À ce sujet, une autre étude qui s'intéresse aux niveaux de glucocorticoïdes, donc au stress physiologique chez *Papio hamadryas ursinus*, a montré que les femelles exhibent des niveaux plus élevés lors d'un renversement par un mâle immigrant alors que beaucoup moins de femelles montrent une augmentation lorsque le renversement est réalisé par un mâle du groupe (Beehner et al. 2005). Cela confirme, chez une autre espèce que les colobes, l'impact sur les femelles que peuvent avoir les luttes de pouvoir entre les mâles. Il faut toutefois noter que l'augmentation des taux de FGC se produisait chez les femelles babouins qui allaitent ou qui étaient en gestation (Beehner et al. 2005). Bien que notre étude n'ait pas fait de distinction entre les femelles qui allaitent ou qui sont en gestation, comme *C. vellerosus* n'est pas une espèce à reproduction saisonnière (Teichroeb et Sicotte 2008a), cela signifie que les femelles peuvent se reproduire tout au long de l'année et qu'il y a donc fort à parier que durant les saisons d'observation, plusieurs d'entre elles ont pu appartenir à l'une des deux catégories. Par ailleurs, puisque le cycle ovarien dure environ 24 jours (Vayro et al. 2016), la période d'œstrus est

relativement courte en comparaison avec la durée de la gestation d'environ 6 mois et la période de lactation qui s'étend de 39,3 semaines à 67,4 semaines avec une moyenne de 56,4 semaines (Crotty 2016). Nous pouvons assumer que la plupart des femelles étaient soit gestantes ou allaitantes.

Les résultats de mon étude, soit l'augmentation des grattements en fonction du nombre de mâles dans le groupe et des renversements, vont aussi dans le même sens que les études présentées dans le premier chapitre qui, indirectement, illustraient la menace et la situation conflictuelle que peut faire naître la proximité d'un mâle notamment par l'augmentation des grattements des femelles (Pavani et al. 1991; Troisi et Schino 1987 ; Maestriperi 1993). Les études de Pavani et al. (1991) et Troisi et Schino (1987) chez les macaques crabiers (*M. fascicularis*) et celle de Maestriperi (1993) chez les macaques rhésus (*M. mulatta*) s'intéressant également aux comportements de grattements en lien avec la proximité de la femelle avec un mâle ont trouvé que la fréquence des grattements était plus grande lorsque la femelle se trouvait près d'un mâle plutôt que seule. Les résultats de ces études supportent ceux de l'étude présente en confirmant que les mâles peuvent être un facteur de stress et que les grattements seraient un bon indicateur de ce stress comportemental, non seulement chez les macaques, mais également chez les colobes. Il serait tout de même intéressant de tester l'effet de la proximité des mâles sur la fréquence des grattements.

Les résultats de la présente étude, attestant de l'importance du risque d'infanticide sur le comportement des femelles, sont également supportés par l'étude de Bădescu et al. (2016). En effet, la pression de l'infanticide, en modulant le comportement des femelles, va jusqu'à influencer le développement de leurs petits. Plus précisément, la pression d'infanticide va réduire le temps de transition du pelage natal caractéristique blanc à celui adulte blanc et noir en passant par le gris transitoire (Bădescu et al. 2016). Cela concorde avec la présente étude puisque Bădescu et al. (2016) ont observé que cette transition était plus rapide pour les petits se trouvant dans des groupes multimâles plutôt qu'unimâles. Bădescu et al. (2016) supposent que l'accélération du développement des petits se produit afin d'optimiser leur survie. Dans un contexte où la pression d'infanticide est élevée, accélérer leur transition vers un pelage adulte permettrait d'écourter le moment pendant lequel ils sont plus vulnérables. Les auteures font l'hypothèse que cette

accélération serait due à une augmentation du stress maternel et donc d'une augmentation du cortisol dans le lait qui la déclencherait. Ainsi, il est possible de lier les résultats de l'étude de Bădescu et al. (2016) et avec celle-ci puisque dans les deux cas, la pression d'infanticide impose un stress à la femelle. D'une part, les résultats de la présente étude indiquent que les femelles devraient subir davantage de stress en présence d'un plus grand nombre de mâles, visible par les grattements, et de l'autre, dans l'étude de Bădescu et al. (2016), les femelles devraient vivre plus de stress et c'est ce qui serait probablement responsable de l'accélération du développement des petits. Cela confirme l'important rôle du nombre de mâles sur le risque d'infanticide et son impact sur le comportement des femelles, leur reproduction ainsi que le développement des petits.

Il est intéressant de constater que le risque d'infanticide semble non seulement stimuler la production de grattements et agir sur le développement des petits, mais qu'il pourrait également influencer les *patterns* de dispersion des femelles. En effet, même si l'étude présente ne permet pas d'évaluer dans quelle mesure le risque d'infanticide peut amener les femelles à quitter ou favoriser un groupe plutôt qu'un autre afin de réduire le stress vécu, l'étude de Sicotte et al. (2017) fournit des pistes de réflexion. Sicotte et al. (2017) ont rapporté que les femelles sans petit se dispersent à la suite de renversements appelés lents puisqu'ils impliquent plusieurs mâles tentant d'évincer ceux résidents ainsi que de longues périodes d'agressions entre les mâles. Par conséquent, cela amène de longues périodes de stress potentielles pour les femelles pouvant expliquer leur décision de quitter le groupe (Sicotte et al. 2017). On remarque donc que ces événements peuvent avoir un effet sur le mouvement des femelles. Toutefois, il peut paraître curieux de constater que bien que le risque d'infanticide génère un stress chez les femelles par l'augmentation des CDS, ce risque ne semble pas amener les mères avec un petit à leur charge à quitter le groupe, et ce, même si l'on sait que les petits sont à risque d'être tués lors des renversements. Cela pourrait toutefois s'expliquer par le fait que les femelles qui quittent le groupe avec leur petit, à la suite d'un renversement, suivent généralement le mâle alpha destitué. Comme il a été vaincu et qu'il est possiblement blessé, il peut être dans l'incapacité de défendre la femelle et son petit dans l'éventualité de renversements futurs par des mâles (Sicotte et al. 2017). Les chercheuses ont d'ailleurs observé deux instances de femelles quittant le groupe avec leurs petits pour ensuite revenir au groupe d'origine. Dans les deux cas, les petits ont été tués par

les nouveaux mâles (Sicotte et al. 2017). Ainsi, l'étude de Sicotte et al. (2017) fournit des exemples où les renversements représentent un stress suffisant pour influencer la dispersion des femelles sans enfant, ce qui est cohérent avec l'augmentation des grattements chez les femelles de mon étude. Pour les femelles avec enfants, le calcul de coût-bénéfice semble les convaincre de rester dans le groupe et de faire face aux risques de l'infanticide, en appliquant d'autres contre-stratégies, mais il n'en reste pas moins qu'il s'agit d'une situation stressante pour elles. Également, le risque d'infanticide, d'après l'étude de Teichroeb et al. (2009) semble motiver la dispersion des femelles et le choix des groupes. En effet, afin d'éviter le risque d'infanticide, les femelles vont avoir tendance à émigrer vers de plus petits groupes avec moins de femelles, donc représentant un moins grand attrait pour les mâles et limitant par le fait même la quantité de renversements, ou encore en choisissant un groupe d'accueil composé d'un mâle de qualité pouvant assurer une meilleure défense de ses petits (Teichroeb et al. 2009). Ainsi, il semblerait qu'en plus d'expliquer les variations dans les fréquences des grattements chez les femelles et l'accélération du développement des petits, le stress que représente le risque d'infanticide entraînerait des répercussions sur la dispersion des femelles.

Les résultats de la présente étude fournissent donc des évidences supplémentaires permettant de réaffirmer le rôle important des mâles et du risque d'infanticide chez cette espèce. Le risque d'infanticide représente un facteur de stress chez les femelles qui se traduit par une hausse des grattements lorsqu'elles appartiennent à un groupe contenant plus de mâles et que des renversements ont lieu ce qui abonde dans le même sens de ce qui était connu du rôle de l'infanticide à BFMS, autant sur le comportement des femelles, le développement des petits que la dispersion des femelles et par le fait même, la configuration sociale des groupes.

4.2.3.2. La pression de copulation

Les résultats ont montré que les femelles se grattent davantage les mois où elles manifestent des comportements sexuels ou qu'elles s'accouplent. Plusieurs éléments pourraient expliquer ce phénomène. Le premier étant que ce ne sont pas les comportements sexuels en tant que tels qui génèrent du stress chez la femelle, mais plutôt la proximité physique avec le mâle que cela requiert. Cela abonde dans le sens des différentes études présentées dans le premier chapitre montrant l'augmentation de CDS à proximité de mâles (Pavani et al. 1991; Troisi et

Schino 1987 ; Maestripieri 1993 ; Duboscq et al. 2016). L'étude de Schino et al. (1988) rapportait aussi la situation de tension qui était générée par le pairage d'un mâle non familial et d'une femelle en phase périovulatoire, donc proche de l'ovulation, suggérant un certain stress chez la femelle lors de la période de reproduction. De plus, il ne serait pas surprenant que cette proximité soit à l'origine d'un stress pour les femelles considérant que celles présentant un cycle menstruel peuvent être davantage à risques d'agressions (Baniel et al. 2017). Ces agressions peuvent être coûteuses et il serait cohérent pour elles de vivre un stress lorsqu'elles se retrouvent dans des situations pouvant les mettre à risque. Cela n'est pas sans envisager les risques d'être victime de coercition sexuelle qui comprend des comportements tels que des agressions, du harcèlement et des tentatives des mâles de garder les femelles (mate-guarding) pouvant également entraîner un risque pour leur intégrité physique (Baniel et al. 2017; Muller et al. 2007). Ces types de comportements, et plus précisément le fait de suivre les femelles et de produire des comportements agressifs à leur égard, ont été observés de la part des mâles chez les colobes noir et blanc (Teichroeb et Sicotte 2010).

La deuxième explication serait davantage liée aux mâles et au groupe de façon plus générale. Chez certaines espèces, durant la saison de reproduction, les mâles tendent à produire davantage de comportements agressifs, ce que les auteurs Honess et Marin (2006) expliquent par une augmentation des taux de testostérone durant cette période. De plus, l'étude de Sclafani et al. (2012) a également montré que durant la saison de reproduction, un climat d'instabilité et d'anxiété social tend à s'imposer, ce qui correspond aussi à une hausse des comportements dirigés chez les mâles et les femelles. Bien que ces études ainsi que celles sur la coercition sexuelle concernent davantage les espèces à reproduction saisonnière, il se trouve que chez *C. vellerosus*, bien que n'ayant pas à proprement parler de période de reproduction, les cycles des femelles d'un groupe tendent à se chevaucher et puis éventuellement à se synchroniser dû à l'effet des renversements suivi des infanticides (Teichroeb et Sicotte 2010).

Ainsi, que ce soit à cause de la proximité avec le mâle, du risque de coercition sexuelle et d'agressions ou du climat d'instabilité et d'anxiété du groupe, les résultats laissent supposer que la pression de copulation génère un stress chez les femelles exprimé à travers une augmentation de la fréquence de leurs grattements.

4.2.3.3. Stratégies reproductives des mâles

Le risque d'infanticide et la pression de copulation peuvent être deux hypothèses étroitement liées et pourraient se résumer à l'effet des stratégies reproductives des mâles sur les femelles. En effet, comme cela a été abordé, l'infanticide est une stratégie reproductive masculine qui permet à un nouveau venu de copuler plus tôt en réduisant les intervalles entre les naissances et en s'assurant de la paternité de la nouvelle progéniture (Hrdy 1977). De même, lors des renversements, la pression de l'infanticide est élevée pour les femelles qui ont des petits, mais pour celles qui n'en ont pas, elles vont tout de même avoir tendance à s'accoupler rapidement pour confondre la paternité dès qu'elles le peuvent, au cas où elles donneraient naissance alors que les nouveaux mâles sont encore dans le groupe. Des instances de femelles copulant avec des mâles dans les premiers mois de leur gestation ont été observées à BFMS (Teichroeb et Sicotte 2008a). En d'autres termes, lors des renversements, les femelles doivent s'accoupler avec des mâles dans des situations de forte pression d'infanticide dans le but de confondre la paternité entre les différents mâles, puisque cela peut ultérieurement réduire les chances que ces mâles tentent de tuer leurs petits s'il y a une probabilité qu'ils en soient les pères (Hrdy 1977 ; Teichroeb et al. 2012). Par conséquent, d'une part, le risque d'infanticide durant les renversements représente un stress pour les femelles et de l'autre, s'y ajoute la pression de copulation, qui en elle-même, hors des renversements, peut constituer un facteur de stress. Dans tous les cas, l'augmentation des grattements en réponse à ces deux pressions souligne l'importance du rôle des mâles et de leurs stratégies de reproduction sur les facteurs de stress des femelles.

4.3. Les autres comportements dirigés vers soi

À part les grattements, l'étude cherchait aussi à tester le lien entre deux autres comportements dirigés vers soi, l'autotoilettage et les bâillements, et les différentes variables choisies afin de tester les quatre hypothèses. Les résultats n'ont pas montré de lien significatif avec ces deux comportements pour aucune des variables. Cela laisse supposer que ces deux comportements ne sont possiblement pas de bons indicateurs de stress comportemental chez les femelles *Colobus vellerosus* pour ces différentes situations sociales ou alors, que les variables

choisies n'arrivent pas expliquer adéquatement la variation observée dans la fréquence de ces comportements.

4.3.1. L'autotoilettage

L'autotoilettage est un comportement qui a été moins observé chez les femelles que les grattements. D'ailleurs, le toilettage social, plus largement, est un comportement plutôt rare chez les colobes noir et blanc à BMFS en comparaison avec des espèces de babouins et macaques où ce comportement occupe une grande partie de leur temps (Saj et al. 2007). En effet, alors que *C. vellerosus* ne consacre que 0,8 % à 1,2 % de leur temps en moyenne au toilettage social, ce comportement peut atteindre jusqu'à 27,5 % chez d'autres espèces tels que les macaques rhésus, avec une moyenne de 7 % pour les singes de l'Ancien Monde (Saj et al. 2007). Il est donc logique de supposer, du même coup, que l'autotoilettage ne soit pas un comportement se produisant souvent. Par conséquent, il est possible que ce comportement plutôt occasionnel ne soit pas un indicateur efficace d'un état de stress chez les femelles colobes et que d'autres facteurs qui ne sont pas d'ordre social puissent venir expliquer l'expression de ce comportement. Par exemple, certains auteurs, dont Duboscq et al. (2016), soulignent la pertinence de considérer des explications complémentaires touchant aux conditions environnementales ou encore aux parasites. En effet, pour les macaques japonais femelles dans l'étude de Duboscq et al. (2016), la fréquence de l'autotoilettage était négativement corrélée à la charge de poux, suggérant que l'autotoilettage avait comme fonction efficace de retirer ces parasites en plus d'être une activité de déplacement dans leur cas. De plus, suivant l'hypothèse de contagion sociale soulevée par ces mêmes auteurs, il ne serait pas impossible que l'autotoilettage soit produit par imitation d'un autre ou dans le but de prolonger l'effet du toilettage social préalablement reçu. Manson et Perry (2000), quant à eux, suggèrent que l'autotoilettage pourrait être stimulé par le désir des individus de se faire toiletter ce qui les inciterait à se toiletter eux-mêmes.

De plus, notre étude ne serait pas la seule à ne pas avoir trouvé de lien avec l'autotoilettage. C'est également le cas de l'étude de Baker et Aureli (1997) chez les chimpanzés qui n'a pas trouvé de corrélation entre l'autotoilettage et leur facteur de stress, soit l'écoute de vocalisations de voisins. L'étude de Boccia et al. (1989), chez une femelle macaque à queue de cochon, quant à elle, vient

illustrer que l'autotoilettage est sans effet sur la fréquence cardiaque d'un individu, signifiant que ce comportement dirigé vers soi n'est peut-être pas un indicateur de stress pertinent, puisqu'on se serait attendu à une baisse du rythme cardiaque lors de l'expression de ce CDS. Ellis et al. (2011), Higham et al. (2009) et Mandalaywala et al. (2014) ne trouvent également pas de corrélation entre l'indicateur de stress physiologique que sont les taux de glucocorticoïdes et les comportements dirigés vers soi, dont l'autotoilettage (Tableau 1).

4.3.2. Les bâillements

Pour ce qui est des bâillements, un peu de la même façon que pour l'autotoilettage, leur fréquence n'était pas liée aux différentes variables laissant supposer qu'ils ne représentent potentiellement pas un indicateur optimal du stress chez les femelles *C. vellerosus*. Ce comportement est celui qui a été le moins observé et parfois, tout simplement pas observé chez certaines des femelles à l'étude. Par conséquent, il s'agit d'un comportement plutôt rare dans l'étude. Il est donc possible que ce comportement ne rende pas compte d'un état de stress. D'ailleurs, chez des groupes de *Cercocebus albigena* et de *Macaca fascicularis*, la majorité des occurrences de bâillements, soit 90 %, est qualifiée de bâillements de repos qui se trouve à être un comportement transitoire entre le repos et une autre activité alors que seulement 10 % des bâillements sont produits dans un contexte d'interactions sociales (Deputte 1994). Notre étude ne s'attardait pas à faire la distinction entre ces types de bâillements. Par conséquent, il est possible que parmi les bâillements considérés dans l'étude, plusieurs d'entre eux fussent de type « repos » et ne soient pas des indicateurs potentiels de stress. De plus, l'étude de Deputte (1994) rapportait que les mâles produisaient davantage ce comportement que les femelles. Il serait intéressant d'évaluer si ce comportement possiblement plus fréquent chez le mâle serait davantage indicatif d'un état de stress chez eux puisque les mâles n'étaient pas inclus dans mon étude.

Aussi, il semblerait que le bâillement a un effet contagieux même chez les primates non humains. Chez des babouins géladas, les résultats de l'étude de Palagi et al. (2009) montrent que le bâillement est surtout contagieux entre les individus proches les uns des autres sur le plan social et émotionnel. Cela est encore plus marqué chez les femelles adultes qui vont même imiter

le type de bâillements des individus près d'elles (Pagali et al. 2009). Il faut tenir compte de l'hypothèse que ces bâillements, plutôt qu'être des indicateurs de stress, sont produits en réponse à ceux des autres femelles.

Finalement, comme l'expliquait Aureli et van Schaik (1991) dans leur étude visant la fréquence des CDS à la suite de conflits chez les chimpanzés, il est possible que le bâillement entraînant un dévoilement des canines soit plutôt lié à une fonction d'intimation (démonstration des canines), plutôt qu'à une activité de déplacement générée par le stress vécu. Toutefois, comme notre étude ne s'intéressait pas aux conflits, il est difficile de dire si cela a pu avoir un lien dans le faible taux d'expression de ce comportement. De plus, il faut noter que le bâillement peut être très similaire au comportement d'ouverture de la bouche (open-mouth display) des colobes qui parfois se produit en contexte agonistique (Teichroeb et Sicotte 2010). Il est donc possible que ces deux comportements aient pu être confondus lors de la collecte de données et que certains bâillements enregistrés aient été en réalité des ouvertures de la bouche. Ainsi, l'enregistrement des bâillements n'est pas aisé et n'est probablement pas systématique entre tous les différents chercheurs. Dans tous les cas, il semble que le bâillement puisse avoir une fonction autre que celle d'être un indicateur de stress comportemental chez les femelles colobes noir et blanc, que ce soit simplement un comportement produit en réaction aux bâillements d'un autre, lié à un état de repos ou confondu avec un autre comportement.

4.4. Limites et directions futures

4.4.1. Les femelles à l'étude

Puisque cette étude se voulait être une analyse de la variation des comportements dirigés vers soi en réponse à des facteurs de stress présents sur une longue période, des données de style longitudinales ont été utilisées. Toutefois, comme les observations se sont étalées sur plusieurs saisons de terrain de 2004 à 2009 de manière non consécutive ainsi qu'en 2019 et qu'elles ont été menées par différentes chercheuses, toutes les femelles et tous les groupes n'ont pas été également échantillonnés. En effet, c'est seulement 21 des 64 femelles de l'étude qui ont été observées pendant plus d'une saison d'observation et donc pour lesquelles des données

s'échelonnant sur plusieurs années sont réellement disponibles. Afin d'avoir un portrait juste de l'expression des CDS chez les femelles à travers le temps, il serait préférable d'avoir recours à des données longitudinales pour chacune des femelles, c'est-à-dire, des données provenant de plusieurs années ou saisons d'observation pour chacune des femelles.

De plus, comme mentionné, les données proviennent de trois chercheuses différentes à différents moments dans le temps. Par conséquent, il est possible qu'il existe un biais inter-observateur au niveau de la collecte des données ou du moins, qu'on retrouve certaines différences entre les observatrices. Il s'agit là d'une limite possible à l'étude. Dans une éventuelle étude future, il serait judicieux de réaliser un test de fiabilité inter-observateur afin de s'assurer que les données ont été collectées de manière similaire d'un observateur à l'autre. Toutefois, il y a raison de croire que la collecte des données s'est effectuée avec une certaine cohérence à travers les années. En effet, étant donné la nature des relations entre les chercheuses, elles ont réalisé le même type de collecte de donnée en utilisant le même éthogramme. De plus, il y a eu du chevauchement entre les différentes chercheuses sur le terrain ce qui fait en sorte que chacune d'entre elles a été formée par la précédente directement ou indirectement. Par exemple, Julie Teichroeb a formé Eva Wikberg à la collecte de données. Dans tous les cas, le fait que ces dernières se sont côtoyées sur le terrain et aient appris les unes des autres contribue à assurer une cohérence dans la collecte des données à travers les années. Aussi, ces chercheuses collaborent régulièrement entre elles et se partagent leurs données. Malgré cela, il demeure que cette étude ne peut contrôler pour les différences de conditions écologiques qui ont pu exister entre les saisons d'observation pouvant inclure par exemple des changements concernant la disponibilité des ressources alimentaires ou encore le changement de saison. Il faudrait donc valider, dans le cadre d'une étude ultérieure, si ces possibles différences ont eu un impact ou pourraient avoir un impact sur le stress vécu par les femelles et éventuellement, la manifestation des comportements dirigés vers soi. Cela pourrait mettre au jour de nouveaux facteurs exerçant une influence sur le stress chez les colobes.

Également, la présente étude ne tient pas compte de certains paramètres ayant pu exercer une influence sur les différentes variables choisies et la fréquence des comportements. Les informations concernant le cycle précis des femelles et le moment de leur œstrus n'étaient

pas disponibles, puisque les femelles ne présentent pas de signes physiques visibles d'ovulation, comme un enflément (Teichroeb et Sicotte 2010). Toutefois, comme cela a été vu un peu plus haut, le cycle des femelles peut revêtir un rôle important dans les comportements agressifs des mâles (Baniel et al. 2017) et donc, dans la pression de copulation. Il serait donc intéressant de voir si les femelles au stade périovulatoire sont davantage stressées que les autres. De plus, le choix d'exclure les femelles subadultes de l'étude avait été fait dans l'objectif de ne garder que les femelles pouvant avoir des petits. Cela semblait logique, d'après le modèle socioécologique (Sterck et al. 1997), puisque les femelles fertiles sont celles subissant les coûts des différentes pressions sociales et écologiques. Toutefois, comme nous l'avons vu avec l'étude de Sicotte et al. (2017), les femelles subadultes ainsi que celles nullipares sont celles qui ont tendance à quitter les groupes lors des renversements. Il aurait été intéressant de se pencher sur les comportements dirigés vers soi de ces femelles sans enfants en lien avec l'infanticide et les renversements, sachant que ces événements semblent avoir un effet sur les *patterns* de dispersion des femelles *C. vellerosus*. Cela pourrait permettre une meilleure compréhension de la dispersion des femelles de cette espèce s'il s'agit également d'une situation stressante pour les femelles sans petits.

4.4.2. Le choix des variables et des comportements

Bien que le choix des variables se soit arrêté sur la taille des groupes, le nombre de mâles, l'occurrence de renversements ainsi que l'expression de comportements sexuels, plusieurs autres variables seraient intéressantes à investiguer dans de futures recherches en commençant par le statut de la progéniture des femelles. Le fait qu'une femelle ait un petit sevré ou non pourrait modifier l'intensité des différents facteurs de stress chez les femelles concernant le risque d'infanticide comme la proximité des congénères. Cependant, il s'agit d'une variable difficile à considérer puisqu'il peut être impossible de déterminer si l'enfant est sevré sans avoir recours à des analyses d'isotopes stables fécaux qui permettent de déterminer si un nourrisson boit encore du lait ou non, et donc d'identifier si la mère allaite encore (Bădescu 2017). Malgré tout, dans l'optique où cette information est connue, il serait intéressant de réétudier le lien entre le risque d'infanticide et les comportements dirigés vers soi. Également, il serait possible de reproduire les études d'éloignement du petit non sevré en comparaison avec un petit sevré et de sa proximité avec les congénères (Maestriperi 1993 ; Kutsukake 2003) afin de mieux comprendre l'anxiété

maternelle et son effet sur le comportement chez *C. vellerosus*. Plus précisément, il serait intéressant d'évaluer si les femelles expriment davantage de grattements lorsque leur petit non sevré est à proximité de congénères, et plus encore, d'un mâle. Cela pourrait même s'étendre aux études sur l'aloparentalité (*alloparenting*) qui inclue l'intérêt des congénères pour le petit (le toucher, le toiletter) et la manipulation de celui-ci (le prendre, le porter), puisque cela est très commun chez cette espèce (Bădescu et al. 2015). Ainsi, le stress maternel en lien avec l'aloparentalité pourrait être investigué en étudiant si les mères sont davantage stressées et produisent plus de CDS lorsque les alloparents sont des femelles inexpérimentées, des mâles sexuellement immatures ou des non-parents.

Un biais présent dans notre étude pouvant créer un manque de précision est la variable des renversements par les mâles. Nous avons inclus dans cette variable les renversements effectués par des mâles immigrants ainsi que toutes luttes entre les mâles résidents pour le statut d'alpha, de façon à obtenir toutes les situations d'instabilité au niveau des mâles dans le groupe. Toutefois, comme nous l'avons vu, les femelles d'une espèce de babouin étaient nettement plus stressées par les renversements provoqués par des mâles non résidents plutôt que résidents (Beehner et al. 2017). Il pourrait donc être pertinent d'évaluer la relation entre les comportements dirigés vers soi femelles et les renversements exclusivement produits par des mâles non-résidents. Également, je crois qu'il serait intéressant d'approfondir seulement l'effet des contacts intergroupes, généralement agressifs et pouvant mener à des renversements, sur les CDS et donc, sur le stress des femelles en comparant les fréquences des CDS de celles-ci avant et pendant ces contacts.

De plus, comme cela a été discuté dans la section précédente, la proximité de la femelle, ou la non-proximité, avec les congénères serait une variable pertinente à tester en lien avec l'hypothèse de la compétition alimentaire et de la pression de prédation plutôt que la taille des groupes à la lumière des différentes études (Maestripieri 1993; Pavani et al. 1991; Manson et Perry 2000 ; Teichroeb et Sicotte 2012). La proximité pourrait jouer un plus grand rôle dans le stress associé à ces pressions ressenti par les femelles. Cependant, il serait difficile de démêler et départager, dans le cas de la proximité avec les mâles, la part de stress provenant du risque

d'infanticide et de la pression de copulation de celle de la compétition alimentaire et de la pression de prédation.

Concernant les comportements dirigés vers soi, trois ont été sélectionnés en se basant sur l'étude de Schino et al. (1988) et celles subséquentes s'intéressant aux CDS. Toutefois, un autre comportement qui pourrait être intégré dans une étude similaire est le secouement. Comme il n'avait pas été observé systématiquement lors des saisons d'observation et lorsqu'il l'avait été, les instances étaient rares, nous n'avons pas retenu ce comportement. Il est possible que ce comportement ne soit pas un bon indicateur pour cette espèce, mais il peut demeurer pertinent de l'observer chez d'autres espèces le produisant davantage.

Finalement, comme la pression de copulation et le risque d'infanticide sont deux facteurs de stress pouvant être liés à la même situation, notre étude ne permet pas de départager entièrement l'influence du premier de l'influence du second, pouvant donc instaurer un certain biais dans les corrélations trouvées. Dans une recherche future, si l'on voulait démêler les deux influences, il pourrait être intéressant d'investiguer plus en profondeur la production des CDS en contexte de reproduction en excluant les comportements sexuels produits lors des renversements afin d'avoir un portrait plus clair de la pression de copulation.

4.4.3. D'un point de vue physiologique

Comme certaines études l'ont fait chez d'autres espèces, en particulier chez des macaques et des babouins (Elder et Menzel 2001 ; Higham et al. 2009 ; Ellis et al. 2011 ; Mandalaywala et al. 2014 ; Pearson et al. 2015), il serait intéressant de tester s'il existe une corrélation significative entre les indicateurs de stress comportementaux, les CDS, et les indicateurs de stress physiologiques que sont les taux d'hormone de stress, soit le cortisol. Cela permettrait d'évaluer si les CDS fluctuent dans le même sens que les taux de cortisol, confirmant ainsi en partie la validité des CDS comme indicateur de stress chez *Colobus vellerosus*. De plus, cela permettrait de d'identifier si certains facteurs de la vie en groupe génèrent un stress sur le plan physiologique sans que cela soit détectable via leurs comportements.

4.5. Conclusion

La présente étude a permis de brosser un portrait des facteurs de stress associés à la vie en groupe chez les femelles d'une espèce de colobinés arboricoles en liberté, *Colobus vellerosus*. Ainsi, parmi trois types de comportements dirigés vers soi, soit les grattements, l'autotoilettage et les bâillements, les grattements semblent être le seul indicateur de stress comportemental à varier selon différents facteurs de stress. La fréquence des grattements chez les femelles augmente en même temps que le nombre de mâles dans le groupe et/ou la présence de renversements et l'expression de comportements sexuels des femelles. L'autotoilettage et les bâillements ne varient pas de façon significative selon les variables choisies. La taille des groupes associée soit à la compétition alimentaire ou la pression de prédation n'a pas eu d'influence sur les grattements. Ainsi, les résultats confirment plutôt les hypothèses du risque d'infanticide et de la pression de copulation chez les femelles de cette espèce pour expliquer le mieux une partie des variations observées dans les grattements. Par conséquent, cela ajoute du poids à l'idée que les stratégies reproductives des mâles, en influençant les comportements des femelles, pourraient moduler la vie de groupe par le biais des décisions des femelles, comme celle de migrer dans l'objectif de réduire le stress vécu. Cette recherche permet donc de réitérer l'influence qu'exercent les mâles sur les femelles et la socialité de façon plus générale en générant davantage de stress chez elles. Ayant maintenant identifié certains des éléments de la vie en groupe qui produisent davantage de stress aux femelles à long terme, il serait intéressant de voir de quelle façon les femelles peuvent chercher à éviter les coûts de ces stress et si ces pressions sont suffisamment fortes pour influencer significativement leurs *patterns* de dispersion. Évidemment, des études approfondies incluant une composante physiologique avec une analyse des taux de cortisol sont essentielles afin de mieux comprendre la façon dont le stress est vécu et influence la configuration sociale des groupes. Éventuellement, il serait intéressant de prolonger l'étude des CDS aux petits, sachant déjà que le risque d'infanticide très présent à BMFS affecte leur développement, afin de comprendre l'impact de cette pression sur leur niveau de stress (Bădescu et al. 2016).

Plus largement, étant donné le rôle primordial joué par les femelles dans la configuration des groupes sociaux (Sterck et al. 1997), cette étude amène une meilleure compréhension de la

socialité chez les primates par l'étude des facteurs de stress qu'elles subissent. Ces facteurs influencent leur décision de se disperser ou non, en plus de déterminer les groupes sociaux dans lesquelles elles choisissent de rester. Par conséquent, les femelles, par le biais de ces facteurs de stress, ont une incidence directe sur la formation des groupes sociaux des espèces et donc plus globalement, sur la socialité des primates. D'ailleurs, même au cours de l'évolution d'*Homo sapiens*, le rôle des femmes a été primordial pour l'évolution des sociétés humaines et l'atteinte de la structure sociale humaine, que ce soit par son importance dans la reconnaissance des apparentés, dans l'exoreproduction et l'échange bidirectionnel de femelles entre les groupes ou encore par le biais de leur rôle de pacificatrice dans les relations entre consanguins et affins de groupes différents (voir Chapais 2015 pour retracer l'évolution des sociétés humaines). Les femelles contribuent et ont contribué à prescrire la configuration typique de la socialité chez différentes espèces de primates. Ainsi, si effectivement la façon dont les femelles forment des groupes est autant déterminée par le stress, ce mémoire s'inscrit dans l'étude et la compréhension de la socialité des femelles et de la formation des groupes.

Références bibliographiques

- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227-267.
- Aureli, F., van Schaik, C. P., & Hooff, J. A. R. A. M. V. (1989). Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 19(1), 39-51. <https://doi.org/10.1002/ajp.135019010>
- Aureli, F., & van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict Behaviour in Long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 89(2), 101-114. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1991.tb00297.x>
- Aureli, F., & Waal, F. B. M. D. (1997). Inhibition of social behavior in chimpanzees under high-density conditions. *American Journal of Primatology*, 41(3), 213-228. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)41:3<213::AID-AJP4>3.0.CO;2-#](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)41:3<213::AID-AJP4>3.0.CO;2-#)
- Bădescu, I. (2011). *The effect of female kinship and relatedness on infant handling in ursine colobus* [Mémoire de maîtrise, University of Calgary]. The Vault: Electronic Theses and Dissertations. <http://dx.doi.org/10.11575/PRISM/4210>
- Bădescu, I., Katzenberg, M. A., Watts, D. P., & Sellen, D. W. (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), 285-299. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23116>
- Bădescu, I., Sicotte, P., Ting, N., & Wikberg, E. C. (2015). Female parity, maternal kinship, infant age and sex influence natal attraction and infant handling in a wild colobine (*Colobus vellerosus*). *American Journal of Primatology*, 77(4), 376-387. <https://doi.org/10.1002/ajp.22353>
- Bădescu, I., Wikberg, E. C., MacDonald, L. J., Fox, S. A., Vayro, J. V., Crotty, A., & Sicotte, P. (2016). Infanticide pressure accelerates infant development in a wild primate. *Animal Behaviour*, 114, 231-239. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.013>
- Baker, K. C., & Aureli, F. (1997). Behavioural Indicators of Anxiety : An Empirical Test in Chimpanzees. *Behaviour*, 134(13-14), 1031-1050. <https://doi.org/10.1163/156853997X00386>

- Baniel, A., Cowlshaw, G., & Huchard, E. (2017). Male Violence and Sexual Intimidation in a Wild Primate Society. *Current Biology*, 27(14), 2163-2168.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.013>
- Beehner, J., Bergman, T., Cheney, D., Seyfarth, R. M., & Whitten, P. L. (2005). The effect of new alpha males on female stress in wild chacma baboons. *Animal Behaviour*, 69, 1211-1221. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.08.014>
- Boccia, M. L., Reite, M., & Laudenslager, M. (1989). On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiology & Behavior*, 45(3), 667-670. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90089-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90089-9)
- Brent, L. J. N., Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008). Preliminary assessment of natal attraction and infant handling in wild *Colobus vellerosus*. *American Journal of Primatology*, 70(1), 101-105. <https://doi.org/10.1002/ajp.20478>
- Castles, D. L., & Whiten, A. (1998). Post-conflict Behaviour of Wild Olive Baboons. II. Stress and Self-directed Behaviour. *Ethology*, 104(2), 148-160. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00058.x>
- Castles, D. L., Whiten, A., & Aureli, F. (1999). Social anxiety, relationships and self-directed behaviour among wild female olive baboons. *Animal Behaviour*, 58(6), 1207-1215. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1250>
- Chapais, B. (2015). *Liens de sang : Aux origines biologiques de la société humaine*. Les Éditions du Boréal.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2009). Chapter 1 Stress and Coping Mechanisms in Female Primates. Dans *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 39, p. 1-44). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(09\)39001-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(09)39001-4)
- Cristóbal-azkarate, J., Chavira, R., Boeck, L., Rodríguez-luna, E., & Veà, J. J. (2007). Glucocorticoid levels in free ranging resident mantled howlers: A study of coping strategies. *American Journal of Primatology*, 69(8), 866-876. <https://doi.org/10.1002/ajp.20383>
- Crotty, A. (2016). *Influences on Lactation Length and the Timing of Weaning Events in Colobus vellerosus* [Mémoire de maîtrise, University of Calgary]. The Vault: Electronic Theses and Dissertations. <https://doi.org/10.11575/PRISM/26523>

- Deputte, B. L. (1994). Ethological Study of Yawning in Primates. I. Quantitative Analysis and Study of Causation in Two Species of Old World Monkeys (*Cercocebus albigena* and *Macaca fascicularis*). *Ethology*, 98(3-4), 221-245. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb01073.x>
- Diezinger, F., & Anderson, J. R. (1986). Starting from scratch : A first look at a “displacement activity” in group-living rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 11(2), 117-124. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350110204>
- Duboscq, J., Romano, V., Sueur, C., & MacIntosh, A. J. J. (s. d.). Scratch that itch : Revisiting links between self-directed behaviour and parasitological, social and environmental factors in a free-ranging primate. *Royal Society Open Science*, 3(11), 160571. <https://doi.org/10.1098/rsos.160571>
- Elder, C. M., & Menzel, C. R. (2001). Dissociation of cortisol and behavioral indicators of stress in an orangutan (*Pongo pygmaeus*) during a computerized task. *Primates*, 42(4), 345-357. <https://doi.org/10.1007/BF02629625>
- Ellis, J. J., MacLarnon, A. M., Heistermann, M., & Semple, S. (2011). The social correlates of self-directed behaviour and faecal glucocorticoid levels among adult male olive baboons (*Papio hamadryas anubis*) in Gashaka-Gumti National Park, Nigeria. *African Zoology*, 46(2), 302-308. <https://doi.org/10.1080/15627020.2011.11407503>
- Fargey, P. J. (1992). Boabeng–Fiema Monkey Sanctuary – an example of traditional conservation in Ghana. *Oryx*, 26(3), 151-156. <https://doi.org/10.1017/S0030605300023589>
- Ghisletta, P., & Spini, D. (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), 421-437. <https://doi.org/10.3102/10769986029004421>
- Gomes, C. M., & Boesch, C. (2011). Reciprocity and trades in wild West African chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11), 2183. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1227-x>
- Higham, J. P., MacLarnon, A. M., Heistermann, M., Ross, C., & Semple, S. (2009). Rates of self-directed behaviour and faecal glucocorticoid levels are not correlated in female wild olive baboons (*Papio hamadryas anubis*). *Stress*, 12(6), 526-532. <https://doi.org/10.3109/10253890902756565>

- Honesty, P. E., & Marin, C. M. (2006). Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(3), 390-412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.04.003>
- Hrdy, S. B. (1977). Infanticide as a Primate Reproductive Strategy : Conflict is basic to all creatures that reproduce sexually, because the genotypes, and hence self-interests, of consorts are necessarily nonidentical. Infanticide among langurs illustrates an extreme form of this conflict. *American Scientist*, 65(1), 40-49. <http://www.jstor.org/stable/27847641>
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition : Patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155. <https://doi.org/10.1093/beheco/2.2.143>
- Isbell, L. A., & Young, T. P. (2002). Ecological Models of Female Social Relationships in Primates : Similarities, Disparities, and Some Directions for Future Clarity. *Behaviour*, 139(2/3), 177-202. <https://www.jstor.org/stable/4535920>
- Koenig, A., Scarry, C. J., Wheeler, B. C., & Borries, C. (2013). Variation in grouping patterns, mating systems and social structure : What socio-ecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120348. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0348>
- Kutsukake, N. (2003). Assessing Relationship Quality and Social Anxiety among Wild Chimpanzees Using Self-Directed Behaviour. *Behaviour*, 140(8/9), 1153-1171. <http://www.jstor.org/stable/4536082>
- Leavens, D. A., Aureli, F., Hopkins, W. D., & Hyatt, C. W. (2001). Effects of cognitive challenge on self-directed behaviors by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 55(1), 1-14. <https://doi.org/10.1002/ajp.1034>
- Liang, K.-Y., & Zeger, S. L. (1986). Longitudinal Data Analysis Using Generalized Linear Models. *Biometrika*, 73(1), 13-22. <https://doi.org/10.2307/2336267>
- MacIntosh, A. J. J., & Sicotte, P. (2009). Vigilance in ursine black and white colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) : An examination of the effects of conspecific threat and predation. *American Journal of Primatology*, 71(11), 919-927. <https://doi.org/10.1002/ajp.20730>

- Maestriperi, D. (1993). Maternal Anxiety in Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *Ethology*, 95(1), 19-31. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00453.x>
- Maestriperi, D. (2018). Maternal influences on primate social development. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8), 130. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2547-x>
- Maestriperi, D., Schino, G., Aureli, F., & Troisi, A. (1992). A modest proposal : Displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, 44(5), 967-979. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80592-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80592-5)
- Mandalaywala, T. M., Higham, J. P., Heistermann, M., Parker, K. J., & Maestriperi, D. (2014). Physiological and behavioural responses to weaning conflict in free-ranging primate infants. *Animal Behaviour*, 97, 241-247. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.016>
- Manson, J. H., & Perry, S. (2000). Correlates of Self-Directed Behaviour in Wild White-Faced Capuchins. *Ethology*, 106(4), 301-317. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00527.x>
- Muller, M. N., Kahlenberg, S. M., Emery Thompson, M., & Wrangham, R. W. (2007). Male coercion and the costs of promiscuous mating for female chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 1009-1014. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0206>
- Painter, M. (2018). *Social Relationships and Self-Directed Behavior in Hamadryas Baboons (Papio hamadryas hamadryas)* [Mémoire de maîtrise, Bucknell University]. Bucknell Digital Commons. https://digitalcommons.bucknell.edu/masters_theses/200
- Palagi, E., Leone, A., Mancini, G., & Ferrari, P. F. (2009). Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(46), 19262-19267. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910891106>
- Pavani, S., Maestriperi, D., Schino, G., Turillazzi, P., & Scucchi, S. (1991). Factors Influencing Scratching Behaviour in Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Folia Primatologica - FOLIA PRIMATOL*, 57, 34-38. <https://doi.org/10.1159/000156561>

- Pearson, B. L., Reeder, D. M., & Judge, P. G. (2015). Crowding increases salivary cortisol but not self-directed behavior in captive baboons. *American Journal of Primatology*, 77(4), 462-467. <https://doi.org/10.1002/ajp.22363>
- Robbins, M. M., Robbins, A. M., Gerald-Steklis, N., & Steklis, H. D. (2007). Socioecological influences on the reproductive success of female mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(6), 919-931. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0321-y>
- Saj, T. L., & Sicotte, P. (2005). Male takeover in *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary, central Ghana. *Primates*, 46(3), 211-214. <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0118-4>
- Saj, T. L., & Sicotte, P. (2007). Scramble Competition Among *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema, Ghana. *International Journal of Primatology*, 28(2), 337-355. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9125-9>
- Saj, T. L., Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2005). The population status of the ursine colobus (*Colobus vellerosus*) at Boabeng-Fiema, Ghana. Dans: *Commensalism and conflict: the human primate interface* (Paterson, JD & Wallis, J., éditeurs) Norman, OK: American Society of Primatologists. p 350–375
- Saj, T., Martinson, S., Chapman, C., & Sicotte, P. (2007). Controversy over the application of current socioecological models to folivorous primates : *Colobus vellerosus* fits the predictions. *American journal of physical anthropology*, 133, 994-1003. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20609>
- Schino, G., alfonso, T., Perretta, G., & Monaco, V. (1991). Measuring Anxiety in Nonhuman Primates : Effect of Lorazepam on Macaque Scratching. *Pharmacology Biochemistry & Behavior*, 38, 889-891
- Schino, G., Scucchi, S., Maestriperi, D., & Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism : A behavioral approach. *American Journal of Primatology*, 16(1), 43-50. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350160106>
- Sclafani, V., Norscia, I., Antonacci, D., & Palagi, E. (2012). Scratching around mating : Factors affecting anxiety in wild Lemur catta. *Primates*, 53(3), 247-254. [https://doi.org/10.1007/s10329-012-0294-](https://doi.org/10.1007/s10329-012-0294-6)

- Sicotte, P., Teichroeb, J. A., Vayro, J. V., Fox, S. A., Bădescu, I., & Wikberg, E. C. (2017). The influence of male takeovers on female dispersal in *Colobus vellerosus*. *American Journal of Primatology*, 79(7), e22436. <https://doi.org/10.1002/ajp.22436>
- Stead, S. M., Bădescu, I., & Boonstra, R. (2022). Of mammals and milk : How maternal stress affects nursing offspring. *Mammal Review*, 52(1), 129-147. <https://doi.org/10.1111/mam.12267>
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 291-309. <https://doi.org/10.1007/s002650050390>
- Teichroeb, J. A., Holmes, T. D., & Sicotte, P. (2012). Use of sleeping trees by ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) demonstrates the importance of nearby food. *Primates; Journal of Primatology*, 53(3), 287-296. <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0299-1>
- Teichroeb, J. A., Saj, T. L., Paterson, J. D., & Sicotte, P. (2003). Effect of Group Size on Activity Budgets of *Colobus vellerosus* in Ghana. *International Journal of Primatology*, 24(4), 743-758. <https://doi.org/10.1023/A:1024672604524>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008a). Infanticide in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana: New cases and a test of the existing hypotheses. *Behaviour*, 145, 727-755. <https://doi.org/10.1163/156853908783929160>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008b). Social correlates of fecal testosterone in male ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*): The effect of male reproductive competition in aseasonal breeders. *Hormones and Behavior*, 54(3), 417-423. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.04.006>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2009). Test of the ecological-constraints model on ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana. *American Journal of Primatology*, 71(1), 49-59. <https://doi.org/10.1002/ajp.20617>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2010). The Function of Male Agonistic Displays in Ursine Colobus Monkeys (*Colobus vellerosus*): Male Competition, Female Mate Choice or Sexual Coercion? *Ethology*, 116(4), 366-380. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01752.x>

- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2012). Cost-free vigilance during feeding in folivorous primates? Examining the effect of predation risk, scramble competition, and infanticide threat on vigilance in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(3), 453-466. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1292-1>
- Teichroeb, J. A., Wikberg, E. C., Bădescu, I., Macdonald, L. J., & Sicotte, P. (2012). Infanticide risk and male quality influence optimal group composition for *Colobus vellerosus*. *Behavioral Ecology*, 23(6), 1348-1359. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars128>
- Teichroeb, J. A., Wikberg, E. C., Ting, N., & Sicotte, P. (2014). Factors influencing male affiliation and coalitions in a species with male dispersal and intense male–male competition, *Colobus vellerosus*. *Behaviour*, 151(7), 1045-1066. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003089>
- Teichroeb, J. A., Wikberg, E., & Sicotte, P. (2009). Female dispersal patterns in six groups of ursine colobus (*Colobus vellerosus*): Infanticide avoidance is important. *Behaviour*, 146(4-5), 551-582. <https://doi.org/10.1163/156853909X426363>
- Tinbergen, N. (1952). « Derived » Activities; Their Causation, Biological Significance, Origin, and Emancipation During Evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 27(1), 1-32. <https://doi.org/10.1086/398642>
- Treves, A. (2002). Predicting predation risk for foraging, arboreal monkeys. Dans L. E. Miller (Éd.), *Eat or be Eaten : Predator Sensitive Foraging Among Primates* (p. 222-241). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511610233.015>
- Troisi, A. (2002). Displacement Activities as a Behavioral Measure of Stress in Nonhuman Primates and Human Subjects. *Stress*, 5(1), 47-54. <https://doi.org/10.1080/102538902900012378>
- Troisi, A., Schino, G., D'Antoni, M., Pandolfi, N., Aureli, F., & D'Amato, F. R. (1991). Scratching as a behavioral index of anxiety in macaque mothers. *Behavioral and Neural Biology*, 56(3), 307-313. [https://doi.org/10.1016/0163-1047\(91\)90469-7](https://doi.org/10.1016/0163-1047(91)90469-7)
- van Schaik, C. P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87(1-2), 120-144. <https://www.jstor.org/stable/4534297>

- Vayro, J. V., Fedigan, L. M., Ziegler, T. E., Crotty, A., Clendenning, R., Potvin-Rosselet, E., Wikberg, E. C., & Sicotte, P. (2016). Hormonal correlates of life history characteristics in wild female *Colobus vellerosus*. *Primate*, *57*, 509-519. <https://doi.org/10.1007/s10329-016-0551-1>
- Wikberg, E. C., Sicotte, P., Campos, F. A., & Ting, N. (2012). Between-Group Variation in Female Dispersal, Kin Composition of Groups, and Proximity Patterns in a Black-and-White Colobus Monkey (*Colobus vellerosus*). *PLOS ONE*, *7*(11), e48740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048740>
- Wikberg, E. C., Teichroeb, J. A., Bădescu, I., & Sicotte, P. (2013). Individualistic female dominance hierarchies with varying strength in a highly folivorous population of black-and-white colobus. *Behaviour*, *150*(3/4), 295-320. <https://www.jstor.org/stable/23434999>
- Wong, S., & Sicotte, P. (2006). Population size and density of *Colobus vellerosus* at Boabeng- Fiema Monkey Sanctuary and surrounding forest fragments in Ghana. *American journal of primatology*, *68*, 465-476. <https://doi.org/10.1002/ajp.20242>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Generalised Estimation Equations. Dans A. F. Zuur, E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, & G. M. Smith (Éds.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (p. 295-321). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_12